

DETERMINAÇÃO E DIFERENCIAÇÃO DE CASTAS EM
Mischocyttarus (Mischocyttarus) drewseni
SAUSSURE, 1857 (HYMENOPTERA, VESPIDAE)
DE ACORDO COM A PERSPECTIVA NUTRICIONAL
E ASPECTOS RELACIONADOS

SÍLVIA CRISTINA MARI NODA

**Tese apresentada ao Instituto de Biociências
da Universidade Estadual Paulista “Júlio de
Mesquita Filho”, Campus de Rio Claro, para
obtenção do título de Doutor(a) em Ciências
Biológicas (Área de Concentração: Zoologia).**

Rio Claro
Estado de São Paulo-Brasil
Abril de 2005

DETERMINAÇÃO E DIFERENCIAÇÃO DE CASTAS EM
Mischocyttarus (Mischocyttarus) drewseni
SAUSSURE, 1857 (HYMENOPTERA, VESPIDAE)
DE ACORDO COM A PERSPECTIVA NUTRICIONAL
E ASPECTOS RELACIONADOS

SÍLVIA CRISTINA MARI NODA

Orientadora: Profa. Dra. SULENE NORIKO SHIMA

**Tese apresentada ao Instituto de Biociências
da Universidade Estadual Paulista “Júlio de
Mesquita Filho”, Campus de Rio Claro, para
obtenção do título de Doutor(a) em Ciências
Biológicas (Área de Concentração: Zoologia).**

Rio Claro
Estado de São Paulo-Brasil
Abril de 2005

À meus pais,
Kikuko e Kiyoshi, minhas bases
e principalmente,
Ao Cláudio e ao pequeno Pedro,
os amores que iluminam minha vida

Dedico

AGRADECIMENTOS:

Meus sinceros agradecimentos às pessoas que de forma direta, ou indireta, contribuíram para este trabalho:

Profa. Dra. Sulene Noriko Shima pela orientação, apoio, incentivo, confiança e principalmente pelo exemplo. Obrigada por ter contribuído para minha formação tanto profissional quanto pessoal. Obrigada pela paciência e principalmente amizade.

FAPESP – Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, (proc. n° 00/02547-7) pela concessão do auxílio à pesquisa sem a qual não seria possível a realização deste trabalho

Ao acessor da FAPESP pelas sugestões e pelo acompanhamento do trabalho

Desenhista Jaime R. Somera por suas belas figuras

Prof. Dr. Cláudio José Von Zuben pelo empréstimo de seus computadores, pelo auxílio com as referências, pelas dicas e sugestões

Guilherme Gomes pelo incansável auxílio com as figuras no computador

Prof. Dr. Silvio Govone pelo auxílio com as análises estatísticas

Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências, UNESP, Rio Claro, em especial à Cinara, Fernando e Cristina por toda ajuda tantas vezes solicitada

Prof. Dr. Edilberto Giannotti, “Betinho” pelo auxílio com as bibliografias e pela amizade

Minha família, pais e irmãos pelo apoio, incentivo e ajuda

À Sra Loris, Sr. Cláudio, Paula e Fernando pelo apoio e incentivo

À amiga de “casinha” Eliani pela amizade e principalmente pelo otimismo

À sempre amiga não só de “casinha” Luciana “Macarena” principalmente pela saltitante alegria e magia

Aos colegas e amigos de Rio Claro e principalmente aos amigos e amigas que mesmo distantes continuam sempre... amigos, obrigada pela torcida!

Ao meu marido Cláudio, pelo exemplo, pelo incentivo, apoio, principalmente compreensão, paciência... por *tudo*...

ÍNDICE:

	Página:
1-Introdução.....	1
1.1-Aspectos biológicos gerais da espécie.....	1
1.2-Determinação e diferenciação de castas em vespas sociais sob a perspectiva nutricional.....	3
1.3-Objetivos.....	8
1.4-Justificativas.....	9
2-Material e Métodos.....	10
2.1-Materiais.....	10
2.2-Metodologia.....	10
2.2.1-Quantificação e qualificação do alimento ingerido pelas larvas e adultos.....	11
2.2.2-Diferenciação comportamental das castas.....	13
2.2.3- Diferenciação morfológica das castas.....	16
2.2.4- Análise dos dados.....	19
3-Resultados e Discussão.....	20
3.1- Diferenciação comportamental das castas.....	20
3.1.1-Considerações gerais sobre a diferenciação comportamental das castas em <i>Mischocyttarus drewseni</i>	42
3.2- Determinação de castas pré-imaginal em <i>Mischocyttarus drewseni</i>	44
3.2.1-A relação da quantificação e qualificação do alimento ingerido durante o período larval e o estabelecimento da hierarquia social em <i>Mischocyttarus drewseni</i>	44
3.2.1.1- Considerações gerais sobre a relação da quantificação e qualificação do alimento ingerido durante o período larval nas fases de pré e pós-emergência e o estabelecimento da hierarquia social em <i>Mischocyttarus drewseni</i>	53
3.2.2-A influência da doação da saliva larval no estabelecimento da hierarquia social em <i>Mischocyttarus drewseni</i>	57

3.3 - A relação da alimentação do adulto e a hierarquia social em <i>Mischocyttarus drewseni</i>	61
3.4 –Manipulação experimental.....	76
3.5 – Diferenciação morfológica de castas.....	82
3.5.1 – Padrões de desenvolvimento ovariano, inseminação e idade relativa.....	82
3.5.2-Análise morfométrica.....	89
4-Conclusões.....	92
5-Referências.....	95

RESUMO

Nas espécies eusociais primitivas, como nas vespas Polistinae de fundação independente, evidências de determinação pré-imaginal de castas têm se acumulado. Os principais objetivos deste estudo foram verificar, na vespa eusocial primitiva *Mischocyttarus drewseni*, a influência da nutrição na determinação pré-imaginal e imaginal de castas, de acordo com o desenvolvimento colonial, e a relação de hierarquia social e alimentação do adulto com a morfofisiologia das castas. Os resultados mostraram que existe forte tendência das castas desta espécie não serem determinadas pré-imaginalmente, já que a grande maioria das colônias não mostrou relação entre a quantidade de alimento ingerido pelas larvas e o posicionamento ocupado pelos respectivos adultos na hierarquia social. A determinação de castas, sob a forma de castração nutricional, ocorreu em uma das colônias, com incidência maior desta castração no início do ciclo colonial. As fêmeas dominantes foram as que ingeriram maior quantidade de alimento e as que mais solicitaram doação de saliva larval. Estas ingeriram mais alimento líquido (carboidratos) do que sólido (proteínas), mas considerando somente sólido, foram as que mais receberam este tipo de alimento em relação às fêmeas das posições inferiores. A alta capacidade reprodutiva das dominantes foi confirmada pelo maior desenvolvimento ovariano observado nestas fêmeas, que também apresentaram mais tecido gorduroso do que as subordinadas. As dominantes também apresentaram maior comprimento do mesoscuto e largura do 3º tergito. Em relação à qualificação do alimento ingerido ocorreu variação intercolonial e intracolonial. As interações de dominância nesta espécie estão principalmente associadas ao estabelecimento da hierarquia, e ocorrem no sentido de manter uma única poedeira, com as interações ocorrendo das fêmeas dominantes às subordinadas, em somente uma direção. Entretanto, esta estrutura não se mantém, tanto logo após a fundação quanto nos estágios de pós-emergência avançada, fato relacionado à substituição de fêmeas. Esta deve estar associada à idade das fêmeas, já que as fundadoras iniciais foram substituídas por suas filhas. Em duas colônias, as fundadoras iniciais foram substituídas por fêmeas que se desenvolveram na pré-emergência, mostrando que potenciais reprodutoras podem ser oriundas da 1ª geração.

ABSTRACT

In the primitively eusocial species, as the independent-founding polistine wasps evidences for pre-imaginal caste determination have been accumulated. The main objectives of this study were to verify, in the primitively eusocial wasp *Mischocyttarus drewseni*, the nourishment influence on pre-imaginal and imaginal caste determination according to the colony development, and the relation of social hierarchy and adult nourishment with caste morpho-physiology. The results showed a strong tendency of castes to be not determined pre-imaginally once on most colonies there was no relation between food quantity ingested by the larvae and their respective adult positions on social hierarchy. The caste determination by nutritional castration occurred on one of the colonies with major incidence in the beginning of the colony cycle. The dominant females were those who ingested most of the food and who ingested most of larval saliva. They ingested more liquid food (carbohydrates) than solid (proteins) but considering only solid food, they received more the latter one in relation to the low-ranked females. The high reproductive capacity of dominant females was confirmed by the higher ovary development observed in these females who showed higher fat body than the subordinates. The dominant females also showed too bigger mesoscutum length and third tergite width. Considering the quality of food ingested there was intra and inter-colonial variation. The dominance interactions in this species were mainly associated with hierarchy establishment and they occur, in the sense of to maintain a single egg layer, with the interactions occurring from dominant females to subordinates, in only one direction. However, this structure did not continue as in the period just after to foundation as much in the later stages of colony cycle. This fact must be associated with females' age once the foundresses were superseded by daughters. In two colonies, foundresses were superseded by females who developed on pre-emergence, showing that potential reproductives could be arising from the first offspring.

1- INTRODUÇÃO

1.1-Aspectos biológicos gerais da espécie

O gênero *Mischocyttarus* faz parte da tribo Mischocyttarini, e é um dos maiores gêneros dos vespídeos sociais. Através de análise cladística feita por CARPENTER (1993), foi separado da antiga tribo Polybiini (RICHARDS, 1978), atualmente denominada Epiponini, e sendo colocado na tribo Mischocyttarini. Possui ampla diversidade, com 235 espécies nominais, atualmente reconhecidas em 9 subgêneros (SILVEIRA, 2000) e sua distribuição está essencialmente restrita à América do Sul, com duas espécies se estendendo até o sul e oeste da América do Norte (GADAGKAR, 1991).

As espécies deste gênero caracterizam-se por apresentarem o primeiro segmento gastral longo e delgado e o terceiro e quarto segmentos tarsais das pernas mediana e posterior, assimétricos (RICHARDS, 1978).

As colônias de *Mischocyttarus* são relativamente pequenas e o ninho é formado por único favo descoberto, fixo ao substrato por um fino pedúnculo, no qual são usualmente impregnadas substâncias repelentes para formigas (RICHARDS, 1978; JEANNE, 1970).

Mischocyttarus drewseni (SAUSSURE, 1853), com distribuição originária da região amazônica, é a espécie melhor estudada do gênero. Segundo JEANNE (1972), a mesma habita áreas de pouca vegetação, preferencialmente construções e outros locais protegidos. Adultos e larvas alimentam-se de presas como artrópodos, além de néctar.

Nesta espécie, são freqüentes comportamentos de dominância e subordinação entre fêmeas, determinando uma hierarquia linear. Outros aspectos estudados por JEANNE (1972) referem-se à construção do ninho, defesa e inimigos naturais, divisão de trabalho e ciclo de vida da colônia.

ARAÚJO (1980) fez estudo sobre a bionomia comparada de *Mischocyttarus drewseni* das regiões subtropical e tropical do Brasil. As principais variações observadas por este autor se devem principalmente a fatores climáticos. Durante os dias frios da primavera, os adultos se agregam no ninho uns sobre os outros, procurando manter o calor corporal. Nessa situação, os indivíduos mais velhos se sobrepõem aos mais jovens. Chegando o inverno, os adultos procuram se abrigar dentro das células do próprio ninho ou em hibernáculos, onde passam o período desfavorável.

O comportamento reprodutivo dos machos de *M. drewseni* foi observado por JEANNE & CASTÉLLON-BERMUDEZ (1980), os quais voam em locais floridos e arbustivos sem defesa territorial. As chances de acasalamento são maximizadas pela patrulha dos machos em áreas onde as fêmeas forrageiam.

Os estudos sobre a dinâmica populacional em colônias de *Mischocyttarus cassununga*, *M. drewseni* e *M. cerberus styx*, realizados na região tropical sudeste do Brasil, correlacionando aspectos biológicos destas espécies com as variáveis ecológicas, mostraram que cada uma das espécies apresenta picos de produtividade em diferentes épocas do ano, sendo que o período de abandono é semelhante para *M. drewseni* e *M. cassununga* (junho e julho) e ocorre novamente para *M. cassununga* em setembro (SIMÕES *et al.*, 1985).

O desenvolvimento pós-embrionário desta espécie foi estudado por GIANNOTTI & TREVISOLI (1993) que caracterizaram cinco ínstares larvais.

SILVA (2002) estudou aspectos da atividade forrageadora de *M. drewseni*, e observou que o pico da mesma ocorreu entre 12:00 e 16:00 horas, sendo que esta foi mais intensa quando temperatura e luminosidade estavam mais elevadas, e quando a umidade relativa estava mais baixa. No verão e primavera, a atividade foi mais intensa do que no inverno e outono. A maioria das viagens de coleta foi bem sucedida e o néctar foi o alimento mais coletado. Também foi verificado por SILVA (2002), que o estágio do desenvolvimento colonial, número de larvas e adultos influenciaram a intensidade da atividade forrageadora nesta espécie, não havendo indícios de recrutamento para a

forragem e nem de especialização individual em coletar os diferentes itens (néctar, presa, polpa e água).

1.2-Determinação e diferenciação de castas em vespas sociais sob a perspectiva nutricional

Os insetos eusociais, caracterizados pela sobreposição das gerações dos adultos, cuidado cooperativo da cria e divisão reprodutiva de trabalho, representam as formas mais avançadas de vida social entre os animais (WILSON, 1971; MICHENER, 1974).

As vespas (Hymenoptera: Vespidae) incluem espécies que apresentam uma série de comportamentos que variam do solitário ao eusocial (JEANNE, 1980; CARPENTER, 1991). Devido a esta diversidade na estrutura social, as vespas são reconhecidas como um grupo chave para entender as origens evolutivas e manutenção da divisão reprodutiva de trabalho, sendo que esta se caracteriza por alguns indivíduos se reproduzirem enquanto outros deixam de se reproduzir e ajudam no cuidado com a cria (castas estéreis) (WILSON, 1971; O'DONNELL, 1998a).

Na maioria das espécies eusociais avançadas, tais como formigas, abelhas (*honey bees*) e vespas Vespinae, as diferenças morfológicas entre as castas reprodutivas e estéreis são nítidas e consistentes. A nutrição diferencial larval tem sido proposta como um processo fundamental no desenvolvimento diferencial da cria, que resulta nas castas morfolologicamente distintas (WHEELER, 1986; HUNT, 1991, 1994; 2002).

MARCHAL (1896, 1897) apud WILSON (1971) foi o primeiro a ressaltar que a divergência física da rainha e castas operárias nos Vespinae é baseada na discriminação nutricional, durante o crescimento larval. Este autor considera que as operárias são vítimas de castração nutricional. Ao serem desprovidas de adequada nutrição no período larval, estes indivíduos tornam-se adultos com ovários não desenvolvidos.

Na maioria das espécies eusociais primitivas, entretanto, há pouca ou nenhuma diferença morfológica entre as castas reprodutivas e estéreis. Isto sugere que a divisão reprodutiva de trabalho ocorre principalmente entre os adultos, os quais mostram considerável flexibilidade no papel social que possam adotar.

A reprodução determinada através de interações de dominância é comum nos Hymenoptera sociais sem uma casta rainha morfolologicamente especializada, tais como

algumas espécies de formigas Ponerinae (BOURKE, 1988; HEINZE *et al* 1994; MONNIN & PEETERS, 1998 e 1999) e vespas Polistinae (RÖSELER, 1991).

JEANNE (1980) subdividiu a sub-família Polistinae em espécies enxameantes e espécies de fundação independente, entre as quais encontram-se os gêneros *Mischocyttarus*, *Belonogaster*, *Parapolybia*, *Polistes* e *Ropalidia*.

As espécies enxameantes são consideradas mais avançadas, e as colônias são iniciadas por enxames consistindo de um grupo de rainhas e um grande número de operárias. As colônias freqüentemente alcançam tamanhos grandes e a divisão reprodutiva de trabalho é estabelecida por meio de feromônios (JEANNE, 1991).

Em espécies de fundação independente, consideradas eusociais primitivas, as colônias são iniciadas sem assistência das operárias, por fundadoras solitárias (haplometrose), às quais, em algumas espécies, podem se unir uma ou mais fêmeas, formando uma associação, ou são iniciadas por várias fêmeas (pleometrose). As colônias não alcançam tamanhos grandes, sendo que a divisão reprodutiva de trabalho é estabelecida por meio de dominância física (GADAGKAR, 1991). A formação de hierarquias de dominância é comum nestas espécies, e tem recebido especial atenção desde o clássico estudo de PARDI (1948) em *Polistes*. Desde então, a nutrição diferencial entre adultos tem sido ressaltada como um componente explícito da hierarquia de dominância.

O estabelecimento de uma hierarquia de dominância resulta em: 1 - distinta vantagem trófica para a fêmea dominante que ingere mais alimento durante as trocas trofaláticas com as menos dominantes (JEANNE, 1972; RÖSELER, 1991; SPRADBERRY, 1991); 2 - indivíduos dominantes permanecem por longos períodos no ninho, evitando atividades de custo energético e de risco, tais como forrageamento, as quais são desempenhadas pelas subordinadas (STRASSMAN *et al*, 1984; O'DONNELL, 1998b; MARKIEWCZ & O'DONNELL, 2001).

Como consequência, fêmeas dominantes melhor alimentadas, forrageando menos, desenvolvem mais seus ovários às custas das subordinadas, cujos ovários se mantêm num estágio não desenvolvido. Numa associação de fundadoras, a fêmea dominante é a principal poedeira (WILSON, 1971; SPRADBERRY, 1973; 1991; WEST-ERBERHARD, 1981; RÖSELER, 1991).

Hierarquias de dominância, como a descrita para *Polistes*, ocorrem em várias espécies de *Michocyttarus*, *Belonogaster* e *Ropalidia*.

De acordo com WILSON (1971), a hipótese de Marchal ajusta-se ao sistema de castas em *Polistes*. Operárias desse gênero são indivíduos subordinados que devem despendar grande parte do tempo e energia em viagens de forrageamento. Quando retornam ao ninho, o alimento coletado é transferido desproporcionalmente para as fêmeas dominantes, que usam a energia para produzir mais ovos. Como considerou Marchal, existem evidências que sugerem que o crescimento diferencial larval que leva à diferença de casta morfológica entre adultos, tem origem na nutrição larval (WILSON, 1971).

ROUBAUD (1916) apud HUNT (1991) propôs que a atratividade da saliva larval aos adultos é a razão da socialidade dos vespídeos. Ele propôs ainda a teoria da castração alimentar, na qual a superexploração da saliva larval pode levar à subnutrição produzindo adultos menores com ovários não desenvolvidos. Custos nutricionais do comportamento operário, impostos pela deficiente nutrição larval, mantêm a esterilidade da operária.

SPRADBERY (1973) considera que a diferenciação morfológica de castas em vespas deve resultar de variações na qualidade e quantidade de alimento recebido durante o estágio larval. Diferentes hábitos alimentares de operárias e rainhas adultas podem reforçar o polimorfismo existente, e o inadequado suprimento de alimento mantém os ovários das operárias num estágio não desenvolvido.

Apesar da maioria dos estudos nas espécies eusociais primitivas considerarem que a divisão reprodutiva de trabalho ocorre principalmente entre adultos, evidências de determinação pré-imaginal de castas têm se acumulado nestas espécies. Segundo HUNT (1991, 1994), as operárias de espécies eusociais primitivas são inicialmente castradas em seu papel, em virtude da nutrição deficiente durante o período de crescimento larval, e também na fase adulta, contribuindo assim para a manutenção do sistema. O autor propõe os termos; operárias ontogenéticas para as operárias determinadas por nutrição larval diferencial, e operárias subordinadas para as operárias determinadas por nutrição diferencial do adulto. Operárias ontogenéticas são encontradas em espécies eusociais primitivas e também nas eusociais avançadas, e destacam a importância da trofaláxis na evolução social dos vespídeos.

Alguns elementos do cenário nutricional foram destacados por HUNT (1999), como importantes na evolução da eusocialidade. Por exemplo, o aprovisionamento fracionado foi acompanhado de mastigação em que parte da hemolinfa era ingerida pela vespa transportadora (HUNT, 1984), servindo como complemento nutricional, aumentando a longevidade e fecundidade. O canibalismo é outro elemento considerado como a maior força seletiva na origem e elaboração da trofaláxis adulto-larva (HUNT, 1988). Esta pode reforçar, de uma forma relativa, a baixa nutrição larval no início do ciclo colonial e o desenvolvimento larval, direcionando as fêmeas da primeira geração ao cuidado parental (HUNT, 1999; 2002). A saliva larval teria sido primeiramente expressada para prevenir o canibalismo e foi aceita pelos adultos como um nutriente semelhante ao néctar floral (HUNT *et al.*, 1982).

Outros trabalhos em espécies eusociais primitivas evidenciam que a determinação de castas é pré-imaginal, como em *Ropalidia marginata*. GADAGKAR *et al.* (1988, 1990) mostraram que nesta espécie, ao menos em parte, a determinação de casta ocorre antes da emergência do adulto, e que a taxa de alimentação durante a vida adulta é importante para a fêmea se tornar ou não poedeira. GADAGKAR *et al.* (1991) confirmam, em *R. marginata*, que a nutrição diferencial larval leva à diferenciação entre poedeiras e não poedeiras.

Em *Polistes chinensis antennalis*, MIYANO (1998) verificou uma relação da nutrição com a velocidade de desenvolvimento da larva e um mínimo efeito no tamanho do corpo. A duração larval diminuiu com o aumento da taxa de alimento.

Foi verificado por KARSAI & HUNT (2002), que colônias de *Polistes metricus* são parcialmente capazes de responder a diferentes condições nutricionais, alocando excesso de alimento para aumentar o número de rainhas em potencial (*gynes*) às custas das operárias.

De acordo com O'DONNELL (1998a), evidências comportamentais e morfológicas sugerem que a determinação de castas ocorre antes da emergência do adulto em muitas espécies de Vespidae, e têm sido documentadas nos Polistinae de fundação independente, nos quais pensava-se que tal determinação não ocorria. Estudos indicam que diferenças na nutrição durante o desenvolvimento larval são freqüentemente a base para a determinação pré-imaginal de castas. Segundo

O'DONNELL (1998a), as castas podem diferir morfológicamente ou fisiologicamente, após a emergência do adulto.

Estudos morfofisiológicos têm mostrado a relação da nutrição com a determinação de castas. Por exemplo, HUNT *et al.* (2003), estudando proteínas de estocagem em algumas espécies de Vespidae, mostraram que a presença de uma dessas proteínas em fêmeas adultas de *Monobia quadridens* foi resultado da quantidade recebida nas provisões larvais. E em *Polistes*, essas proteínas desempenham papel na diferenciação de castas.

Para MARKIEWICZ & O'DONNELL (2001), o balanço energético sustenta o sistema dinâmico de determinação de castas em vespas tropicais, e no estudo com *Mischocyttarus mastigophorus*, estes autores propõem um sistema de *feedback* que integra dominância, desenvolvimento das tarefas, nutrição e fisiologia reprodutiva.

Até recentemente, diferenças morfológicas eram consideradas ausentes entre castas das vespas Polistinae de fundação independente. WENZEL (1992) mostrou para *Ropalidia galimatia* (= *R. ignobilis*), que rainhas e operárias são distintas não somente em tamanho, mas também em forma. KEEPING (2002) também mostrou diferenças morfológicas entre castas de *Belonogaster petiolata*, sugerindo que as diferenças na morfologia externa e fisiologia reprodutiva entre as castas ocorrem pré-imaginalmente, e que a dominância social da rainha mantém as operárias subordinadas.

Determinação pré-imaginal de casta tem sido documentada em Epiponini, através de estudos morfométricos, mostrando padrões de dimorfismo que não podem ser explicados por crescimento alométrico, levantando assim, a hipótese de reprogramação de parâmetros de crescimento, durante o período larval (JEANNE *et al.*, 1995; HUNT *et al.*, 1996; JEANNE, 1996; NOLL *et al.*, 2000; NOLL & ZUCCHI, 2002; NOLL *et al.*, 2004). Para se testar melhor tal hipótese, estudos etológicos são necessários. Entretanto, especialmente na tribo Epiponini, os principais obstáculos que têm impedido a realização de estudos etológicos no interior das colônias estão relacionados a: construção de um invólucro (envelope) com o qual as vespas recobrem totalmente os favos, deixando apenas um pequeno orifício de entrada e saída, e a presença de muitos indivíduos na população, chegando a atingir cerca de um milhão, como por exemplo, em *Agelaiia vicina* (ZUCCHI *et. al.*, 1995).

A tribo *Mischocyttarini* (a qual inclui a espécie do presente trabalho) é o grupo mais próximo filogeneticamente dos *Epiponini* (CARPENTER, 1993) e, portanto, muito adequado para se conhecer os primórdios da diferenciação e determinação de castas em vespas sociais. HUNT (2002) aponta *Mischocyttarus* como um dos taxa em que estudos são necessários, para se responder questões chave sobre estados antecedentes e intermediários na evolução da predisposição fisiológica da diferenciação de castas. A tribo apresenta características tais como: ninho formado por único favo descoberto, colônias pouco populosas e pequena capacidade de ferroar, devido à escassa quantidade de fibras musculares associadas ao aparelho de ferrão (RICHARDS, 1978). Essas características permitem o estudo etológico detalhado de larvas e adultos.

1.3-Objetivos:

Através da quantificação e qualificação do alimento ingerido pelas larvas e adultos, de acordo com os estágios de desenvolvimento colonial, pretende-se, como objetivos principais, verificar:

- a) Se as castas podem ou não ser determinadas na fase pré-imaginal (antes da emergência dos adultos), via nutrição diferencial;
- b) Se a quantidade e qualidade do alimento ingerido durante o estágio larval e de adulto, influenciam na diferenciação etológica das castas, principalmente comportamentos de dominância e subordinação e conseqüente posicionamento na hierarquia social;
- c) Se a quantidade e qualidade do alimento ingerido pelas larvas e adultos variam conforme o desenvolvimento progressivo das colônias, e conseqüentemente, observar se tal variação pode influenciar na determinação das castas de *M. drewseni*.
- d) Se há relação entre a hierarquia social, alimentação dos adultos e a morfofisiologia das castas.

1.4-Justificativas:

- a) São poucos os estudos até agora realizados em *Mischocyttarus* e os que existem, referem-se a alguns aspectos da diferenciação e determinação de castas.
- b) A espécie estudada é relativamente abundante na região de Rio Claro e, portanto, fornece subsídios para coletas de dados sequenciais.
- c) Através de estudos em *Mischocyttarus*, será possível entender melhor os primórdios da diferenciação e determinação de castas em vespas sociais, já que suas espécies são eusociais primitivas.

2- MATERIAL E MÉTODOS

2.1-Materiais:

Foram realizadas observações comportamentais, sob condições naturais, num total de 360 horas e 30 minutos, em 11 colônias (v. tabela 1) de *Mischocyttarus* (*Mischocyttarus*) *drewseni* (SAUSSURE, 1853) localizadas no Câmpus da Universidade Estadual Paulista, no município de Rio Claro, SP (22°24'36"S; 47°33'36" W; altitude média de 612 metros). Tais observações foram registradas através de filmagens com câmera de vídeo digital 8 mm SONY-TRV 120.

2.2-Metodologia:

As colônias foram observadas nas seguintes fases cuja terminologia foi baseada em JEANNE (1972):

- a) pré-emergência
- b) pós-emergência: -subfase pré-macho
-subfase pós-macho

A identificação das fases do ciclo e do conteúdo das células estudadas (ovo, larva, pupa) foram feitos mediante mapeamento de no mínimo três vezes por semana, sendo que esta frequência foi aumentada após a pupação. Após a emergência, os adultos foram marcados com tinta acrílica para aeromodelismo atóxica e de rápida secagem, no mesoscuto (maior porção do mesosoma), através de dois códigos de cores, sendo que um deles para identificar a colônia e outro, os indivíduos.

Tabela 1: Fase das colônias observadas de *Mischocyttarus (Mischocyttarus) drewseni* e tempo de observação

Colônias	Fase	Horas observadas	Período
1	pré-emergência	16 h	Jan/01-Março/01
5	pós-emergência pós-macho	27h 20min	Out/01-Jan/02
7	pré-emergência → pós-emergência pré-macho	61h 30min	Agosto/01-Nov/01
8	pré-emergência → pós-emergência pré-macho	117 h 10min	Out/01-Jan/02
9	pré-emergência → pós-emergência pré-macho	25h	Fev/02-Abril/02
10	pré-emergência → pós-emergência pré-macho	45h 30min	Agosto/02-Nov/02
12	pré-emergência → pós-emergência pré-macho	15h	Dez/03-Fev/03
13	pós-emergência pré-macho	12h 30min	Maio/03
14*	pré-emergência	16h	Jun/03-Jul/03
15	pós-emergência pós-macho	13h 30min	Fev/03
16**	pré-emergência	11h	Fev/03-Março/03

* A colônia 14 foi fundada após o ninho ter sido derrubado, possivelmente por ação antrópica.

** O ninho da colônia 16 foi encontrado no chão após um período de chuvas e a colônia foi fundada novamente por pleometrose, por 15 fêmeas e um macho.

2.2.1-Quantificação e qualificação do alimento ingerido pelas larvas e adultos

As observações foram feitas no horário de maior atividade de forragem para otimização da coleta de dados. Para *Mischocyttarus (Mischocyttarus) drewseni* (SILVA, 2002), *M. cerberus styx* (SILVA & NODA, 2000) o período das 12:00 às 16:00 horas, tanto no período quente/ úmido quanto no frio/seco, foi o de maior atividade.

Para a quantificação e qualificação do alimento ingerido pelas larvas, foram consideradas as seguintes colônias: 1, 8, 9, 10 e 12 (larvas que se desenvolveram durante a fase de pré-emergência) e colônias 5, 7 e 8 (larvas que se desenvolveram durante a fase de pós-emergência). Para os adultos: colônia 5 (pós-emergência pós-macho), 7, 10 e 12 (pré e pós-emergência pré-macho), 8 e 9 (pós-emergência pré-macho).

a) Quantificação:

A quantificação foi feita através do número de vezes que cada larva e adulto foi alimentado, em cada atividade de coleta das forrageadoras.

Em relação aos adultos, outros aspectos foram abordados:

- Frequência e tempo em que um adulto permaneceu com a cabeça dentro das células contendo larvas. Embora seja impossível afirmar (pelo método visual) de que se trata de trofaláxis entre larva-adulto, esses dados foram tomados, pois segundo HUNT (1991, 1994) a superexploração da saliva larval pode levar à subnutrição, e conseqüentemente, a adultos menores com ovários não desenvolvidos, determinando operárias ontogenéticas.

- Tempo de maceração do alimento sólido realizado pelo adulto, já que os mesmos podem ingerir algum nutriente durante esse processo (HUNT, 1984, 1991, 1994). Este autor sugere que a maceração das provisões fornece nutrientes para sustentar a reprodutividade dos adultos.

b) Qualificação:

O alimento foi qualificado em:

- Sólido, pois não é possível identificar o tipo de presa já que é característica da espécie alimentar-se de presas de artrópodos maceradas (JEANNE, 1972) e talvez pólen, pois segundo HUNT (1982) e HUNT *et al.* (1991), algumas espécies de vespas também ingerem esse item alimentar. Os ovos ingeridos pelos adultos (oofagia) também foram considerados. O alimento sólido foi identificado através de uma massa sólida, geralmente de cor clara e brilhante, segura pelas peças bucais (e pernas anteriores dependendo do tamanho) e posteriormente macerada e dividida com outros adultos e larvas (SILVA & NODA, 2000).
- Líquido, o qual pode ser néctar (JEANNE, 1972) e segundo HUNT (1982), mais fontes de alimento têm sido identificadas: saliva larval, regurgitado do papo de um adulto coespecífico, hemolinfa de provisões mastigadas, exudados

de Homoptera e insetos fitófagos similares, além de exudados de plantas e mel; isto impede a qualificação exata do item alimentar, apenas visualmente. O alimento foi considerado líquido, quando houve trofaláxis adulto-adulto ou adulto/larva.

2.2.2-Diferenciação comportamental das castas

Após conhecido o histórico da nutrição larval, observações comportamentais foram feitas e as interações de dominância entre as fêmeas quantificadas, para se determinar sua função social, ou seja, se de dominantes ou de subordinadas e seu posicionamento na hierarquia social.

De acordo com APPLEBY (1983), muitas medidas diferentes em interações de dominância têm sido usadas no posicionamento na hierarquia (*ranking*) de grupos de animais. Simples medidas que incluem taxas de interações dadas e recebidas e a proporção de oponentes envolvidos ocasionalmente, produzem posicionamentos (*rankings*) que são subjetivos.

Segundo PREMNATH *et al.* (1990), uma alta frequência de comportamentos de dominância pode estar acompanhada de uma alta frequência de comportamentos de subordinação. Além disso, a demonstração de um comportamento de dominância sobre um indivíduo de uma posição (*rank*) superior deve ser medida diferentemente do caso de um comportamento de dominância sobre um indivíduo de uma posição (*rank*) inferior.

Para atribuir uma posição (*rank*) na hierarquia para cada indivíduo, foi utilizado o método de linearização de PREMNATH *et al.* (1990), já utilizado por CHANDRASHEKARA & GADAGKAR (1992); SINHA *et al.* (1993); TINDO & DEJEAN (2000) e SUMANA & GADAGKAR (2001, 2003). Este método permite calcular o índice de dominância (D) para cada membro da colônia, de acordo com a seguinte fórmula:

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

onde n é o número de indivíduos da colônia; $\sum B_i$ é o total de freqüências que um sujeito i dominou os outros membros da colônia; $\sum b_{ji}$ é a soma das freqüências com as quais todos os indivíduos dominados pelo sujeito dominaram por sua vez outros membros da colônia; “ l a m ” representa o número de indivíduos dominados pelo sujeito; $\sum L_i$ o total de freqüências que um sujeito foi dominado pelo outros membros da colônia; $\sum l_{ji}$ é a soma das freqüências indicando que os indivíduos que dominaram o sujeito, foram por sua vez dominados por outros membros da colônia; “ l a p ”, o número total de indivíduos que dominaram o sujeito. Indivíduos que não participaram das interações de dominância-subordinação foram atribuídos com índice de dominância, com valor de 1. Os indivíduos foram ordenados em ordem decrescente dos valores de dominância; para o indivíduo com o maior valor foi atribuída a posição (*rank*) 1 e assim sucessivamente.

Devido à instabilidade observada na hierarquia de *M. drewseni*, foi aplicado o teste de linearidade de APPLEBY (1983), já utilizado em trabalhos com formigas (HIGASHI *et al*, 1994; BLATRIX & HERBERS, 2004) e vespas (TINDO & DEJEAN, 2000; TANNURE-NASCIMENTO, 2002). Segundo APPLEBY (1983), em um grupo com três animais A, B e C, se A é dominante sobre B, B é dominante sobre C, então A é dominante sobre C, caracterizando uma relação transitiva. Por outro lado, se A é dominante sobre B, B é dominante sobre C e C é dominante sobre A, tal relação é chamada circular. Uma hierarquia completamente linear é aquela na qual todas as tríades são transitivas. Ainda segundo este autor, na prática comum de posicionamento na hierarquia (*ranking*) de um grupo de animais em uma ordem a mais próxima possível de uma hierarquia de dominância linear, assume-se que a dominância entre esses animais é geralmente transitiva. Esse método distorce os dados originais, porque simplifica as relações de dominância entre os indivíduos e ignora completamente as interações inversas. Análises têm mostrado que este método tem alta probabilidade de produzir hierarquias aparentemente lineares ao acaso. Isto torna necessário estimar a linearidade da hierarquia de dominância, antes de estabelecer qualquer conclusão sobre possível linearidade.

O teste de linearidade consiste em:

1-Para um grupo de tamanho N, construir uma matriz de relações na qual o indivíduo da linha (*i*) dominante sobre o indivíduo da coluna é indicado por 1, o indivíduo da coluna dominante sobre o da linha é indicado por 0 e as relações desconhecidas são indicadas por ½.

2-Para cada indivíduo (*i* = 1 a N) obter a soma da linha total *S_i* (o número de subordinados que o indivíduo *i* tem)

3-Calcular o número de tríades circulares *d* pela seguinte fórmula:

$$d = \frac{N(N-1)(2N-1)}{12} - 1/2 \sum (S_i)^2$$

4- para valores de N até 10, probabilidades de valores integrais de p são dados pela tabela I (APPLEBY, 1983 pg 603). Conforme N aumenta, a distribuição de d se aproxima do χ^2 . Calcula-se:

$$df = \frac{N(N-1)(N-2)}{(N-4)^2}$$

$$\chi^2 = \frac{8}{N-4} \left[\frac{N(N-1)(N-2)}{24} - d + 1/2 \right] + df$$

Consultar a tabela do χ^2 para graus de significância

5-O grau de linearidade da hierarquia (K pode ter valores de 0 indicando ausência de linearidade, a 1 indicando uma hierarquia linear) é dado por:

$$\text{Para valores ímpares de N, } K = 1 - \frac{24d}{N^3 - N}$$

$$\text{Para valores pares de N, } K = 1 - \frac{24d}{N^3 - 4N}$$

O teste de linearidade foi aplicado somente nos casos com seis ou mais indivíduos, pois segundo o autor, o teste não é significativo estatisticamente em grupos pequenos com menos de seis indivíduos.

Para a construção das matrizes, as fêmeas que não se envolveram em nenhuma interação não foram consideradas.

O estudo foi feito levando-se em consideração as fases de pré-emergência e pós-emergência, para verificar se ocorre variação.

Os indivíduos foram identificados pelos seguintes comportamentos relatados em *Mischocyttarus drewseni*, por JEANNE (1972):

Comportamentos de dominância para identificação das rainhas:

- movem-se bruscamente e investem em direção às subordinadas, sem contato físico;
- mordem o corpo (principalmente a cabeça) das subordinadas movimentando as antenas;
- vibram o gáster (subindo e descendo) produzindo um som audível;
- oofagia;
- primeiro indivíduo a solicitar alimento;
- forrageiam somente por material de construção;
- posição no ninho, centro do favo, sobre as pupas;
- oviposição.

Comportamento de subordinação:

- postura submissa, cabeça baixa, abdômen levantado e asas estendidas;
- regurgitam líquido armazenado no papo, oferecendo à dominante;
- realizam atividade de forrageamento;
- comportamentos de manutenção do ninho e defesa.

2.2.3 - Diferenciação morfofisiológica das castas

Para tal análise, as colônias tiveram todos os indivíduos coletados, sendo que os mesmos foram fixados inicialmente em Dietrich por 72 horas e conservados em álcool 70%.

Na colônia 12, os indivíduos foram coletados após conhecido o histórico da nutrição larval (pré-emergência) e determinada a função social dos adultos, para verificar se a quantidade e qualidade de alimento ingerido no período larval estão relacionadas à diferenciação de castas. Como as demais colônias selecionadas para esta análise não se viabilizaram, foi realizada uma manipulação experimental para verificar a relação da quantidade e qualidade de alimento ingerido no período adulto com a diferenciação de castas.

Esta manipulação foi feita nas colônias 14 e 16 (fase de pré-emergência - v. tabela 1) e nas colônias 13 e 15 (fase de pós-emergência subfases pré e pós-macho

respectivamente – v. tabela 1), da seguinte forma: uma vez determinada a posição dos adultos na hierarquia de dominância, o indivíduo dominante foi retirado temporariamente da colônia para observar qual fêmea iria assumir o seu posto.

Uma vez ocorrida a substituição, a dominante original foi novamente introduzida nas colônias para verificar se a mesma voltaria a ocupar a posição de 1^a do *rank*. O alimento ingerido pelos adultos foi quantificado antes, durante e após a manipulação das fêmeas. Devido ao baixo número de interações entre as fêmeas, dificultando a exata posição destas na hierarquia, foram consideradas somente as fêmeas das quatro primeiras colocações, que foram posicionadas baseadas na sequência de atos de dominância/ subordinação observados. Nestas quatro colônias, os indivíduos foram coletados após a realização da manipulação experimental.

Após coletados os indivíduos, as seguintes análises foram efetuadas:

- Análise morfométrica

Medidas da cabeça, mesosoma, metasoma e asa foram obtidas sob estereomicroscópio Wild-M3Z (aumento 16x, cuja u.o. corresponde a 0,06mm). As seguintes medidas, com simbologia entre parênteses, foram tomadas, em adultos das fases de pré e pós-emergência:

Cabeça:	-largura (LC) - largura máxima -comprimento (CC) - do vértex até à extremidade do clipeo -distância mínima interorbital (DmI)
Mesosoma:	-comprimento do mesoscuto (CM) - comprimento máximo -altura do mesosoma (AME) - da base ventral do mesespiterno ao topo do mesoscutelo medida de perfil -comprimento do mesosoma (CME) - da extremidade anterior do mesoscuto até o final posterior do propódeo
Metasoma	-comprimento do 1º tergito gastral ou pedicelo (CT1) - medida de perfil, da extremidade inferior do propódeo até o ápice dorsal do 1º tergito

	gastral
	-altura do 1º tergito gastral (ABT1), altura máxima medida de perfil
	-altura apical do 1º tergito gastral (AAT1), altura máxima medida de perfil
	-altura (AT3) e largura (LT3) do 3º tergito gastral (medidas depois de retirada a estrutura e pressionada entre lâminas)
	- altura (AT4) e largura (LT4) do 4º tergito gastral (medidas depois de retirada a estrutura e pressionada entre lâminas)
Asa	-comprimento(CA) - da extremidade anterior da 1ª célula submarginal (SM1) até a margem final da célula marginal (MC)

A escolha desses caracteres deveu-se ao fato de terem sido eles testados por (SIMÕES, 1977; SHIMA *et al.*, 1994, 1996 a, b, 1998, 2000 a,b; 2003; NOLL *et al.* 1996, 1997a,b, 2000, 2004; SAKAGAMI *et al.*, 1996; NOLL & ZUCCHI 2002; MATEUS *et al.*, 1997; 1999, 2004; BAIO, 1997; BAIO *et al.* 1998; NODA *et al.*, 2003).

- Análise de alguns caracteres morfológicos internos

- Desenvolvimento ovariano e inseminação: através do exame de ovários, foi possível verificar se existe relação entre quantidade e qualidade de alimento ingerido pelos adultos com o grau de desenvolvimento dos ovários. Os ovários foram esquematizados sob estereomicroscópio com câmara clara e a inseminação foi evidenciada colocando a espermateca em uma lâmina, com solução de álcool 70%+glicerina (1:1), e observada ao microscópio: se apresentou um emaranhado de fios, a estrutura contém espermatozóides armazenados, e a ausência destes foi caracterizada pela total transparência.

- Outras análises, tais como quantidade relativa de tecido adiposo e idade relativa, também foram realizadas.

2.2.4- Análise dos dados

O teste do Qui-quadrado foi aplicado para verificar se há diferença significativa ($p \leq 0,05$) na quantidade de alimento ingerido pelas larvas.

O teste de Mann-Whitney foi usado para verificar a ocorrência de diferença significativa ($p \leq 0,05$) no consumo de alimento líquido (carboidratos) e sólido (proteínas); para a qualificação do alimento ingerido pelos adultos, foi usado o Box-Plot.

Nos dados de tempo médio de maceração do alimento sólido e tempo médio da trofaláxis larva-adulto, o teste de Kruskal-Wallis foi aplicado para verificar se há relação entre os tempos médios e a posição na hierarquia social.

Todas as análises foram realizadas no BioEstat 3.0, versão para Windows.

3-RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1-Diferenciação comportamental das castas

O posicionamento das fêmeas na hierarquia de dominância foi determinado através do método de linearização de PREMNATH *et al.* (1990) (v. Material e Métodos item 2.2.2). Este posicionamento foi feito considerando as fases de cada colônia e a substituição, emergência ou desaparecimento das fêmeas no decorrer do ciclo colonial (subdivisões I, II, III).

Para o teste de linearidade de APPLEBY (1983) (v. Material e Métodos item 2.2.2), foram selecionadas as colônias 7 e 10; o restante das colônias apresentou um número insuficiente de indivíduos ou apresentou baixo número de interações, caracterizando alto número de relações desconhecidas para a aplicação do teste. Segundo este autor, o teste não é significativo estatisticamente em grupos pequenos com menos de seis indivíduos. Um alto número de relações desconhecidas, de acordo com APPLEBY (1983) e DE VRIES (1995), pode subestimar a significância da linearidade.

Em cada colônia, considerando as fases do ciclo, os maiores índices de dominância corresponderam às fêmeas dominantes e os demais, em ordem decrescente, às subordinadas.

a) Pré-emergência**-Colônia 7**

Como pode ser observado na tabela 2 (pág. 38) e figura 1 (pág. 36), na fase de pré-emergência, a dominante D foi responsável por 67,67% dos comportamentos de dominância (67 atos de 99 no total) sobre as outras fêmeas, principalmente as da 2ª (F-46,27%) e 3ª (B-26,86%) posições. Entretanto, a dominante sofreu interações destas mesmas fêmeas indicando um conflito característico na determinação da hierarquia entre co-fundadoras. A dominante não realizou atividade de forrageamento, a qual se dividiu entre fêmeas subordinadas.

Em relação à natureza dos comportamentos de dominância, apenas 30,61% foram interações agonísticas.

-Colônia 10

Esta colônia encontrava-se com 10 fêmeas (Figura 1-pág.36), pois foi derrubada por ação antrópica e fundada novamente no mesmo local.

No início da fase de pré-emergência (Tabela 3-pág.39), a dominante K não se subordinou a nenhuma fêmea e foi responsável por 70,59% dos comportamentos de dominância (96 atos de 136 no total) sobre as outras fêmeas. Estes foram direcionados principalmente à F, da 3ª posição (59,37%). Esta, por sua vez, dominou a maioria das vezes 54,54% o H, 4º colocado (6 atos de 11 no total). O indivíduo E, da 2ª colocação, não se subordinou nenhuma vez; entretanto, nota-se uma hierarquia já estabelecida, com a dominante sendo responsável pela maior parte das interações, as quais ocorreram em uma só direção. O teste de linearidade mostrou-se significativo ($k = 0,56$; $\chi^2 = 28,46$; $df = 20,20$, $p < 0,01$), ou seja, as tríades circulares têm uma probabilidade menor que 0,01 de aparecerem. Esta hierarquia já definida, provavelmente se deve ao tipo de fundação por ação antrópica, sendo que as fêmeas provavelmente mantiveram uma hierarquia pré-existente. A manutenção desta se deu através das interações agonísticas, já que 76,3% dos comportamentos de dominância foram agonísticos.

Como se pode observar na tabela 3 (pág.39), houve uma tendência das atividades de forrageamento serem realizadas pelas fêmeas das últimas posições na hierarquia: I, 10ª posição (28, 57%), C, 9ª (16,67%), L, 8ª (16,67%) e D, 7ª (14,28%).

Com o desaparecimento dos indivíduos K e E, 1º e 2º da hierarquia, a fêmea F, anteriormente na 3ª posição, passou a ser a dominante (Figura 1-pág.36). Segundo SPRADBERRY (1991), o desaparecimento da fêmea da posição α geralmente é rapidamente percebido pela fêmea da posição β .

Após esta substituição (pré-emergência II), houve algumas inversões nas posições da hierarquia de alguns indivíduos abaixo da 4ª colocação, o que pode ser explicado pelo baixo número de interações, dificultando a posição exata destas fêmeas na hierarquia (figura 1 e tabela 3). JEANNE (1972) já havia ressaltado a dificuldade de se determinar a exata posição das fêmeas subordinadas na hierarquia linear.

Entretanto, entre os indivíduos das primeiras posições, nota-se que após a substituição da fêmea K, a F que passou a ser dominante foi responsável pela maioria dos comportamentos de dominância, 77,5% (124 atos de 160, no total). Destes comportamentos, 79,02% (98 atos de 124 no total) foram direcionados principalmente para as 2ª (H) e 3ª (A) da hierarquia. A dominante F não se subordinou nenhuma vez. As interações ocorreram em somente uma direção e o teste de APPLEBY confirmou uma hierarquia linear ($k = 0,84$; $d = 3,25$; $p < 0,006$), ou seja, as tríades circulares têm uma probabilidade menor de 0,05 de aparecerem.

A fêmea dominante F não realizou nenhuma atividade de forrageamento, que foi dividida principalmente entre os indivíduos: I(27, 78%), H(17,78%), B(16,67%) e L (12,22%).

-Colônia 12

Como se pode observar na tabela 4 e Figura 1, na fase de pré-emergência, a dominante A foi responsável por 71,93% dos comportamentos de dominância (41 atos de 57 no total) sobre as outras fêmeas, principalmente as da 2ª (B-39,02%) e 4ª (D-41,46%) posições. O indivíduo da 2ª colocação (B), por sua vez, direcionou 72,72% (8 de 11 atos) dos seus comportamentos à fêmea D (4ª) e 27,28% (3 de 11 atos) à C (3ª). A frequência de atos direcionados às outras fêmeas pela dominante A e pela 2ª colocada B

foram, na maioria, à 4ª do *ranking*, fêmea D. Isto pode ser explicado pela hierarquia já estabelecida, em que a maior parte das interações são trofaláticas. Apenas 3,33% dos comportamentos de dominância foram agonísticos.

A maior parte da atividade de forrageamento foi realizada pelas fêmeas subordinadas B (32,26%); C (33,33%) e D (32,26%). A dominante realizou atividade de forrageamento para polpa (2,15%).

Considerando as três colônias observadas na fase de pré-emergência, em relação à estrutura da hierarquia, somente na colônia 7 a dominante sofreu interações, mostrando uma hierarquia em processo de estabelecimento mas, em todas as três colônias, a fêmea α foi responsável pela maior parte dos comportamentos de dominância, os quais foram direcionados às fêmeas das posições subseqüentes, principalmente as β e γ .

Estes resultados confirmam o padrão típico encontrado entre associações de múltiplas fundadoras, como em *Polistes* (PARDI, 1948; WEST-EBERHARD, 1969); *Parapolybia* (YAMANE, 1985) e com os resultados já observados por JEANNE (1972) para *M. drewseni*: as rainhas dominam em taxas bem maiores do que as subordinadas e a fêmea α se torna a principal poedeira (rainha), sendo que as outras co-fundadoras se tornam subordinadas à ela.

Esta estrutura de hierarquia também foi observada para *Belonogaster petiolata* (KEEPING, 1992) e *B. juncea juncea* (TINDO & DEJEAN, 2000). Nesta última espécie, as fêmeas α iniciaram 81,5% de todos os atos de dominância observados. Nas duas espécies, assim como ocorreu para *M. drewseni*, os atos de dominância foram na maioria direcionados às fêmeas β , e estas às γ . Em *B. petiolata*, a fundadora β botou 60% dos ovos do total das subordinadas, mostrando que a fêmea desta posição representa a maior ameaça à principal poedeira (fêmea α) e portanto, as rainhas atacam essas fêmeas mais freqüentemente do que as das posições inferiores no *rank*.

Na colônia 10, a maior parte dos comportamentos de dominância foi direcionada às fêmeas das 3ª e 4ª posições do *rank*, pois a fêmea E, da posição β , não se subordinou nenhuma vez. Esta também não realizou atividade de forrageamento e desapareceu da colônia logo no início da pré-emergência. Como esta colônia foi fundada novamente devido à ação antrópica, esta fêmea poderia ser uma futura rainha ou fundadora em potencial (*gyne*). De acordo com REEVE (1991), essas operárias que não realizam

atividade de forrageamento (“*lazy workers*”) aumentam suas chances reprodutivas, podendo ser rainhas substitutas ou futuras fundadoras em potencial.

Em *Mischocyttarus cerberus styx*, NODA *et al.* (2001) observaram que a fêmea da 1ª posição foi a única vespa agressiva nas colônias em estágio de pré-emergência.

KOJIMA (1984) e PREMNATH *et al.* (1996) observaram em *Ropalidia fasciata* que durante a fundação da colônia, interações agressivas levam à formação de uma hierarquia linear, e a fêmea mais dominante se torna a única poedeira.

Foi observado por SUZUKI (1990) em *Polistes stigma*, a formação de hierarquia de dominância entre co-fundadoras e a fundadora mais dominante se tornou a principal poedeira.

Em *M. drewseni*, nas colônias 7 e 12, a maior parte das interações foi trofalática e apenas na colônia 10, a maior parte foi agonística.

As interações entre as fêmeas de *Mischocyttarus cerberus styx* (NODA *et al.*, 2001) durante a pré-emergência também ocorreram em baixa intensidade. ITÔ (1985) também observou que atos agressivos entre fêmeas em ninhos durante o período de pré-emergência foram significativamente mais leves para *Ropalidia fasciata*, *Polistes versicolor*, *Mischocyttarus angulatus* e *M. basimacula*, do que para *Polistes canadensis*. Atos agressivos não foram observados em ninhos de *M. angulatus* no período de pré-emergência.

SUZUKI (1990) e ITÔ & YAMANE (1992) observaram a hierarquia de dominância em *Polistes stigma* e *Ropalidia* sp. Nr. *Variegata*, respectivamente, e enfatizaram que em ninhos pequenos e em colônias na pré-emergência, a frequência de comportamentos é muito baixa, quando comparada a colônias no período da pós-emergência.

Segundo ITÔ (1987), o baixo grau de dominância no período de pré-emergência favorece a permanência das subordinadas no ninho. Isto aumenta a chance de sucesso, porque nas colônias fundadas por uma única fêmea (haplometrose), a taxa de mortalidade é alta devido à dificuldade de reconstrução de células nos casos de predação por formigas e parasitismo. CLOUSE (1995) também afirma que colônias com uma fêmea são mais vulneráveis ao canibalismo do que as fundadas por um grupo de vespas. Entretanto, KOJIMA (1984) considera que o controle direto da rainha sobre subordinadas é uma forma de manter a hierarquia na colônia.

Na colônia 10, na qual a maior parte das interações foi agonística, este fato provavelmente está relacionado à substituição de fêmeas (Figura 1-pág.36).

Em *Belonogaster juncea juncea* (TINDO & DEJEAN, 2000), a frequência de comportamentos dominantes aumentou consideravelmente durante as semanas que precediam o desaparecimento da fêmea dominante ou, logo após, quando as fêmeas brigam entre si para substituí-la.

SUMANA & GADAGKAR (2001) sugerem para *Ropalidia marginata* que, durante o estágio de determinação de rainha, quando estas são muito agressivas, o comportamento dominante serve para suprimir a reprodução das subordinadas.

De acordo com PREZOTO *et al.* (2004), as interações entre as fêmeas de *Mischocyttarus cassununga* das colônias no início da pré-emergência, foram mais agressivas do que em colônias na pré-emergência avançada, porque as fêmeas estão engajadas em assegurar o papel de poedeira principal.

Em relação à atividade de forrageamento nas três colônias analisadas de *M. drewseni*, no presente trabalho, na fase de pré-emergência, as fêmeas dominantes não realizaram tal atividade, ou nas raras ocasiões em que deixaram o ninho, foi para coleta de polpa.

Estes resultados também foram observados em associações de múltiplas fundadoras de *Polistes canadensis* e *P. fuscatus* (WEST-EBERHARD, 1969); *P. dominulus* (PRATTE, 1989); *P. stigma* (SUZUKI, 1990); *P. lanio* (GIANNOTTI & MACHADO, 1999); *P. versicolor* (SINZATO & PREZOTO, 2000) e *Ropalidia fasciata* (KOJIMA, 1984).

Em *Belonogaster juncea juncea* (TINDO & DEJEAN, 1998), as fêmeas da primeira posição do rank despendem menos tempo em atividades de forrageamento e significativamente mais tempo em comportamentos reprodutivos. Já em *B. petiolata* (KEEPING, 1992), as subordinadas desempenham toda atividade de forrageamento.

YAMANE (1985) também observou que, durante a pré-emergência, fêmeas dominantes de *Parapolybia varia* raramente deixam o ninho.

b) Pós-emergência**- Colônia 7**

Após a emergência dos primeiros indivíduos (pós-emergência I), a fêmea D permaneceu como dominante (Figura 1-pág.36) e desempenhou 72,03% dos comportamentos de dominância (152 atos de 211 no total) sobre as outras fêmeas. Destes comportamentos, 34,87% (53) na fêmea F (2ª) e 30,92% (47) na G (3ª). Dos comportamentos de dominância da 2ª colocada (F), 55% foram na G (3ª), caracterizando uma hierarquia linear (D>F>G...). O teste de APPLEBY permitiu confirmar que as tríades circulares têm uma probabilidade de 0,01 de aparecerem, caracterizando uma hierarquia significativamente linear ($k = 0,9$; $d = 2$; $p=0,01$), com as interações ocorrendo em somente uma direção.

Na pós-emergência II, as duas primeiras fêmeas do *rank* (D e F) foram responsáveis por 79,78% dos comportamentos de dominância (146 atos dos 183 no total). A maioria das interações da 1ª colocada (D) foi nas 3ª (G) e 2ª (F), respectivamente, 53,66% (21) e 25,61% (44), mostrando um conflito entre essas fêmeas das três primeiras posições, uma vez que, a dominante sofreu interações da F e G, as quais botaram ovos e também realizaram oofagia.

A fêmea G se tornou dominante substituindo a D, que passou a ocupar a 2ª posição (Figura 1-pág. 36). Após esta substituição (pós-emergência III), a maioria dos comportamentos de dominância se dividiram entre as três primeiras colocadas G(1ª), D(2ª) e I(3ª), as quais foram responsáveis por 74,57% destes comportamentos (44 atos de 59 no total). Entretanto, essas mesmas fêmeas sofreram interações de outras fêmeas, mostrando uma competição entre os indivíduos, já que também houve oofagia e postura de ovos das fêmeas D(2ª), I(3ª) e L(5ª).

Considerando a natureza das interações, houve um aumento dos comportamentos agonísticos na fase de pós-emergência em relação à pré-emergência (Tabela 2-pág.38). Este aumento ocorreu principalmente após a emergência das primeiras fêmeas (64,88%) e após a substituição das dominantes (62,71%). Pode-se observar que existe uma nítida relação com a capacidade reprodutiva de algumas fêmeas bem posicionadas na hierarquia social, como pode ser observado na colônia 7.

Existe uma tendência das atividades de forrageamento serem realizadas pelas fêmeas das últimas posições na hierarquia, com exceção do início da pós-emergência, em que as fêmeas H e J eram indivíduos jovens. Tanto a fêmea D, quanto a G, no período que permaneceram como dominantes, não realizaram nenhuma atividade de forrageamento, a qual foi efetuada pelas fêmeas subordinadas.

-Colônia 10

Na fase de pós-emergência, das fundadoras iniciais permaneceram apenas as fêmeas H e A. Como se pode verificar na figura 1 (pág.36) e tabela 3 (pág.39), após o desaparecimento da dominante F, a fêmea H a substituiu e foi responsável sozinha por 85,24% dos comportamentos de dominância (104 atos dos 122 no total), os quais foram direcionados principalmente à M, 2ª do rank (58,65%) e esta por sua vez dominou 30,77% (4 atos de 13 no total) a N, 3ª colocada. Entretanto, a dominante também sofreu interações da M (2ª), e esta por sua vez da N (3ª), mostrando um conflito entre essas fêmeas. Nesta fase, 71,59% dos comportamentos de dominância foram agonísticos.

A maior parte da atividade de forrageamento foi realizada pelo indivíduo da última posição, A (76,92%). O H, 1º colocado, não realizou nenhuma atividade de forrageamento.

-Colônia 12

Na fase de pós-emergência, como se pode verificar na figura 1 (pág.36) e tabela 4 (pág.40), após o desaparecimento da dominante A, a fêmea B a substituiu e foi responsável sozinha por 86,84% dos comportamentos de dominância (33 atos de 38 no total), os quais foram direcionados principalmente à L, 4ª (54,54%) e H, 2ª (21,21%) colocadas do rank. Apesar da 4ª posição no rank da fêmea L, esta foi a que mais sofreu interações da dominante, fato relacionado ao desenvolvimento dos seus ovários, já que esta fêmea apresentou ovários desenvolvidos padrão C2 (v. item 3.5.1-tabela 20-pág. 88). De acordo com CHANDRASHEKARA & GADAGKAR (1992), as rainhas em potencial não são necessariamente os indivíduos mais bem posicionados entre os subordinados.

Considerando a natureza das interações, 72,5% foram de comportamentos agonísticos. Houve um aumento dos comportamentos agonísticos na fase de pós-emergência em relação à pré-emergência (Tabela 4 – pág.40). Este aumento se deve à emergência das primeiras fêmeas e ao desaparecimento da fundadora inicial A.

O indivíduo dominante B não realizou nenhuma atividade de forrageamento, sendo a maior parte realizada pela subordinada C (64%).

-Colônia 8

Esta colônia foi fundada pela fêmea A, que permaneceu como dominante no início da pós-emergência (Figura 2-pós-emergência I-pág.37). Esta fêmea foi responsável por 100% dos comportamentos de dominância (n=27; Tabela 5-pág.40) os quais foram direcionados aos indivíduos que emergiram, C e B, respectivamente os 2º e 3º lugares no *rank*, mostrando uma hierarquia estabelecida.

A atividade de forrageamento se dividiu entre as três fêmeas (A-28,58%; C-35,71% e B-35,71%), inclusive a dominante, já que os indivíduos C e D eram jovens no início da pós-emergência.

Após o desaparecimento das fêmeas C e D (pós-emergência II-Figura 2-pág.37), o indivíduo A continuou dominante e foi responsável por 100% das interações de dominância (n=47) sobre a fêmea que emergiu, D. Esta realizou 78,26% da atividade de forrageamento.

A fêmea A foi encontrada morta no chão e foi substituída pela E, sua filha (pós-emergência III-Figura 2-pág.37). Os indivíduos G e F que emergiram, passaram a ocupar os 2º e 3º lugares. A fêmea D passou para a 4ª posição, se tornou uma forrageadora típica e foi responsável por 98,33% da atividade de forrageamento.

Após a substituição da fêmea A pela E, os comportamentos de dominância se dividiram entre as três primeiras do *rank*; entretanto, a E não se subordinou nenhuma vez e foi responsável por 59,42% (41 atos dos 69 no total) destes comportamentos.

-Colônia 9

Esta colônia foi fundada pela fêmea A que permaneceu como dominante na pós-emergência (Figura 2-pág.37). No início da pós-emergência esta fêmea foi responsável por 100% dos comportamentos de dominância (n=9; Tabela 6-pág.41), os quais foram direcionados ao indivíduo que emergiu, B. Este foi responsável por 63,64% das atividades de forrageamento.

Com a emergência das fêmeas E, C e D, o indivíduo A permaneceu como dominante (Figura 2-Tabela 6), e foi responsável por 70,37% dos comportamentos de dominância (19 atos/27 no total). Estes foram direcionados principalmente aos indivíduos C (47,37%) e B (31,58%), ocupando respectivamente a 3^a e 5^a posições, já que a fêmea E (2^a) não se subordinou nenhuma vez. Esta não realizou nenhuma atividade de forrageamento, indicando que poderia ser uma rainha em potencial, já que de acordo com JEANNE (1972), a concentração de atos de dominância recebidos pelas operárias alcançam um máximo até o 6º dia e diminuem depois. Segundo o autor, o domínio físico da rainha é necessário para a operária se tornar subordinada. Entretanto, algumas fêmeas “escapam” de tal domínio e se tornam “não operárias”.

Segundo REEVE (1991), essas operárias que não realizam atividade de forrageamento (“*lazy workers*”) aumentam suas chances reprodutivas e poderiam ser rainhas substitutas ou futuras fundadoras em potencial.

STRASSMANN *et al* (1984) observaram algumas fêmeas não forrageadoras em *Polistes exclamans*. Os autores sugerem que as fêmeas assumem o papel de operárias somente quando as opções para reprodução direta diminuem.

A maior parte da atividade de forrageamento na colônia 9 foi realizada pelas subordinadas.

-Colônia 5

Esta colônia encontrava-se na fase de pós-emergência pós-macho e no início desta fase, somente os indivíduos C e D (Figura 2-pág.37), os primeiros a emergirem, se encontravam no ninho. As fêmeas A e B, fundadoras iniciais, não se encontravam mais no início desta fase.

A fêmea C se tornou dominante e foi responsável por 55,56% dos comportamentos de dominância (10 atos dos 18 no total), os quais foram direcionados à D (2ª). Esta, por sua vez, direcionou 44,44% (8 dos 18) destes comportamentos à C (1ª), mostrando uma hierarquia em estabelecimento. Durante este período, o indivíduo C (1º) foi responsável por 68,75% das atividades de forrageamento e o D (2º) por 31,25%. Geralmente as fêmeas da posição α forrageiam menos e permanecem por longos períodos no ninho (RÖSELER, 1991; SPRADBERY, 1991). Entretanto, neste caso, a fêmea D era mais jovem que a C e no início da pós-emergência, esta ainda era responsável pela maior parte das atividades do ninho.

Em relação à natureza das interações, estas foram 100% trofaláticas, não havendo interações agonísticas.

Com a emergência dos indivíduos G (2º) e F (3º) (Figura 2-pós-emergência II- pág.37), a fêmea dominante C continuou a ser responsável pela maior parte dos atos de dominância 68,42% (13 atos dos 19 no total), os quais foram direcionados às fêmeas das 3ª (F) e 2ª (G) posições, com valores respectivamente de 69,23% e 15,38%.

Como se pode observar na figura 2 (pág.37) e tabela 7 (pós-emergência III- pág.41), houve uma inversão nas posições da hierarquia de alguns indivíduos, o que pode ser explicado pelo baixo número de interações e, conseqüentemente, dificultando a posição exata destas fêmeas na hierarquia.

Após a emergência dos indivíduos I e H, a dominante C permaneceu sendo responsável pela maior parte dos atos de dominância 71,43% direcionados aos indivíduos das posições inferiores.

Com o desaparecimento das fêmeas D e F (Figura 2-pós-emergência IV-pág.37), a G (2ª) foi responsável pela maioria das interações 52,08% (25 atos dos 48 no total); entretanto, foi dominada 69,23% (9 atos dos 13 no total) pela C, 1ª colocada. Esta, por sua vez, sofreu interações da G (2ª), mostrando uma competição entre essas fêmeas. Houve um aumento das interações agonísticas em relação ao início da pós-emergência e 68,08% dos comportamentos de dominância foram agonísticos.

Como pode ser observado na tabela 7, houve uma tendência das atividades de forrageamento serem realizadas pelas fêmeas das últimas posições na hierarquia, com exceção das pós-emergência I e II, quando os indivíduos D, H e I eram indivíduos jovens.

Considerando as colônias analisadas na fase de pós-emergência em relação à estrutura da hierarquia, nota-se que no início desta fase (pós-emergência I), a fêmea dominante (α) foi responsável pela maioria dos comportamentos de dominância, os quais foram direcionados principalmente para as fêmeas β e γ . Somente na colônia 5 (pós-emergência pós-macho), a dominante foi responsável pela maior parte (55,56%) dos comportamentos de dominância mas também subordinou-se à 2ª do *rank*, mostrando uma indefinição na hierarquia.

No decorrer da fase de pós-emergência, esta estrutura não se mantém e a maioria dos comportamentos de dominância passa a ser dividida principalmente entre as fêmeas das duas ou três primeiras posições do *rank* (Colônias 7, 8 e 5). Este fato mostra uma competição entre essas fêmeas pela posição α , o que se deve à substituição das fêmeas que ocorreu tanto na colônia 7 quanto na 8. Esta substituição provavelmente está relacionada à idade das fêmeas, já que as dominantes eram as fundadoras iniciais e foram substituídas pelas suas filhas. Na colônia 5, não ocorreu substituição de fêmeas; entretanto, na pós-emergência III (tabela 7, pág.41), nota-se um conflito entre a dominante C e a sua filha G. Este tipo de substituição já havia sido observada por JEANNE (1972), segundo o qual a fêmea fundadora de *M. drewseni* é geralmente substituída por uma filha, a qual por sua vez é substituída por uma irmã. Segundo o autor, a taxa de dominância da rainha diminui conforme a idade aumenta e um efeito óbvio desta substituição é manter uma rainha dominante vigorosa na colônia.

GIANNOTTI (1999) também observou em *Mischocyttarus cerberus styx* substituição de rainhas por suas filhas, as quais desempenharam o papel de operárias, inclusive forrageando.

Embora a competição reprodutiva seja mais comum entre fundadoras, em *M. drewseni*, na colônia 7, esta competição entre a dominante e suas filhas (operárias) ocorreu sob a forma de oofagia diferencial (GERVET, 1964 apud RÖSELER, 1991) e substituição de ovos.

WEST-EBERHARD (1978) e SPRADBERRY (1991) sugerem que esta poliginia serial em *M. drewseni* seria uma monoginia de curto período. Poliginia serial também foi documentada em *Ropalidia marginata* (GADAGKAR *et al*, 1993) e em *B. juncea juncea* (TINDO *et al*, 2002).

ITÔ (1984) também observou que as rainhas de *Mischocyttarus angulatus* e *M. basimacula* são freqüentemente substituídas.

Entretanto, nas colônias em fase de pós-emergência de *Belonogaster juncea juncea* (TINDO & DEJEAN, 2000), a hierarquia foi significativamente linear, sendo que as fêmeas dominantes mantiveram suas posições e iniciaram sozinhas 48,8% das seqüências de dominância observadas. A hierarquia, uma vez estabelecida, é estável. Entretanto, os autores observaram sucessivas substituições de dominantes, mostrando que esta posição pode ser freqüentemente tomada por outras fêmeas.

Este padrão de substituição de dominantes pelas suas filhas, encontrado em *M. drewseni*, confirma o sugerido por STRASSMANN & MEYER (1983) e CHANDRASHEKARA & GADAGKAR (1992). Estes autores sugerem um padrão latitudinal na sucessão de rainha – um padrão temperado de ativas forrageadoras com idade avançada e um padrão tropical de jovens não forrageadoras sendo rainhas em potencial. Entretanto, HUGHES & STRASSMANN (1987) observaram que operárias de *Polistes instabilis* com idade avançada se tornaram rainhas, mesmo nos trópicos.

GIANNOTTI & MACHADO (1997) descreveram o sistema de substituição de rainhas na vespa neotropical, *Polistes lanio*, como uma gerontocracia, sugerindo que os sistemas de substituição de rainhas não são adaptações definitivas a condições de clima ou latitude. Gerontocracia também foi observada por GOBBI (1977) na vespa neotropical *Polistes versicolor*.

Um padrão característico no desenvolvimento de castas em vespas sociais é que as operárias são produzidas primeiro (1ª geração) e os potenciais reprodutores são produzidos mais tarde. Segundo HUNT (1991, 1994), a nutrição diferencial larval contribui significativamente para este padrão. Entretanto, em *M. drewseni*, em duas colônias (7 e 5), as fêmeas que substituíram as fundadoras iniciais se desenvolveram durante a pré-emergência, mostrando que potenciais reprodutores podem ser fêmeas da 1ª geração. Este resultado provavelmente explica porque em todas as colônias observadas houve o desaparecimento da maioria das co-fundadoras. Segundo REEVE (1991), em várias espécies o desaparecimento de co-fundadoras subordinadas ocorre em taxas relativamente altas com a emergência das primeiras operárias.

Em *Polistes dominulus* (PARDI, 1948), na pós-emergência, as co-fundadoras subordinadas foram expulsas e a colônia consiste da fundadora α e suas operárias.

Em alguns casos, este fato parece estar relacionado a um conflito reprodutivo intracolônial. PFENNIG & KLAHN (1985) mostraram que em *Polistes fuscatus*, quanto mais próxima no *rank* a co-fundadora era da dominante, mais rápido foi o seu desaparecimento. Os autores sugerem que a rainha e as operárias aumentam suas chances reprodutivas expulsando seletivamente as co-fundadoras melhor posicionadas no *rank*, as quais seriam a maior ameaça à dominância reprodutiva da rainha.

NOONAN (1979) apud GAMBOA *et al* (1999) postulou que fundadoras subordinadas são de pouco valor para a colônia, após a emergência das operárias, que assumem a maior parte das responsabilidades da colônia.

Entretanto, de acordo com GAMBOA *et al* (1999), em *Polistes fuscatus* não há evidência de que o desaparecimento destas fêmeas seja resultado de senescência, mortalidade por forrageamento ou de que as subordinadas são expulsas da colônia. Os resultados indicam que elas deixam a colônia por “vontade própria” e os autores sugerem que elas devam dispersar e usurpar colônias em outros locais.

Em relação à natureza das interações (comportamentos de dominância), na fase de pós-emergência de *M. drewseni*, as agonísticas aumentaram após a emergência das primeiras operárias e após a substituição das fêmeas, sugerindo que as interações estejam envolvidas no estabelecimento da hierarquia e não na sua manutenção. Este fato também foi observado em *Belonogaster juncea juncea* (TINDO & DEJEAN, 2000), nesta espécie a frequência de comportamentos dominantes aumentou consideravelmente durante as semanas que precediam o desaparecimento da fêmea dominante ou, logo após, quando as fêmeas brigam entre si para substituí-la.

Entretanto, em *Ropalidia marginata* (PREMNATH *et al*, 1996), as interações de dominância diminuem na pós-emergência e a rainha não permanece como a fêmea mais dominante. De acordo com SUMANA & GADAGKAR (2001, 2003), o comportamento de dominância nesta espécie funciona para regular a reprodução das operárias no estágio de determinação de rainha e, uma vez estabelecida esta posição, feromônios são usados para tal regulação. Os comportamentos de dominância seriam utilizados então pelas operárias para regular suas atividades, como por exemplo as de forrageamento.

O aumento das interações de dominância durante a pós-emergência, em relação à pré-emergência, também foi observado por ITÔ (1985). Segundo o autor, os atos agressivos entre as fêmeas de *Ropalidia fasciata*, *Polistes versicolor*, e *Mischocyttarus*

basimacula e *M. angulatus*, durante a fase de pré-ermegência, foram bem mais leves do que em *P. canadensis*, e nas duas espécies de *Mischocyttarus* a frequência de atos agressivos aumentou drasticamente na fase de pós-ermegência.

Em *Belonogaster petiolata* (KEEPING, 1992), as mudanças nas frequências de dominação e subordinação, com a idade das operárias, indicam que a hierarquia entre essas fêmeas é mais instável do que entre as fundadoras subordinadas. A hierarquia entre as operárias muda regularmente com a emergência de novas fêmeas e morte ou declínio da dominância de fêmeas com idade mais avançada.

NODA *et al* (2001) também observaram em *Michocyttarus cerberus styx* uma frequência de comportamentos de dominância e subordinação mais baixa na pré-ermegência e um aumento na fase de pós-ermegência.

Segundo postulou ITÔ (1987), o baixo grau de dominância, durante a fase de pré-ermegência, favorece a permanência das subordinadas no ninho, aumentando a chance de sucesso, porque colônias fundadas por uma fêmea (haplometrose) têm alta taxa de mortalidade.

Entretanto, em colônias de *Mischocyttarus cassununga* (PREZOTO *et al*, 2004), na pós-ermegência pré-macho, a hierarquia de dominância é mais definida e a frequência de comportamentos de dominância e subordinação é mais baixa do que na pré-ermegência.

Em relação à atividade de forrageamento de *M. drewseni*, na fase de pós-ermegência, as fêmeas dominantes não realizaram tal atividade ou quando realizaram foi devido à jovem idade das subordinadas. Houve uma tendência das fêmeas das últimas posições se tornarem forrageadoras. Este fato pode ser explicado pelo custo energético desta atividade. De acordo com O'DONNELL & JEANNE (1995), esta é uma atividade de risco. E como sugerem MARKIEWICZ & O'DONNELL (2001), as fêmeas dominantes evitando tais atividades, teriam um balanço energético favorável, aumentando o acúmulo de nutrientes e conseqüentemente, suas capacidades reprodutivas.

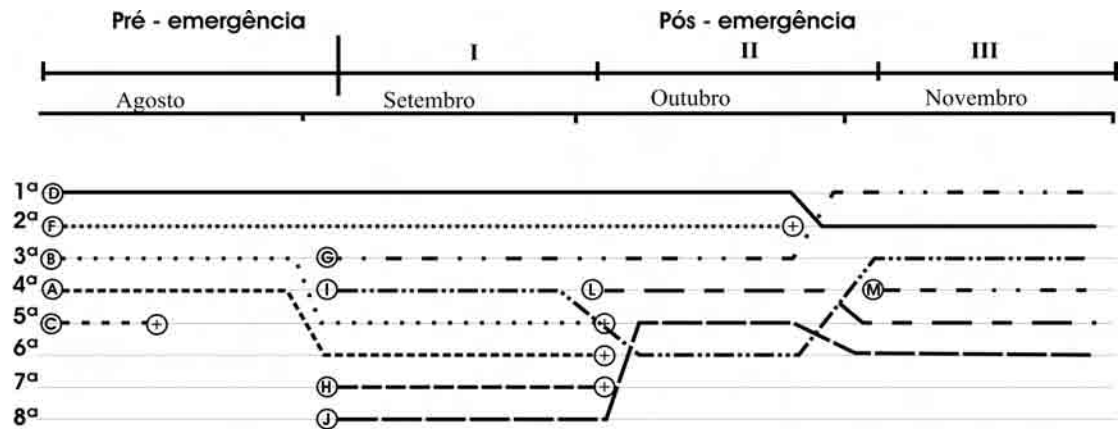
Esta tendência das fêmeas das últimas posições se tornarem forrageadoras também foi observada por NODA *et al* (2001) para *Mischocyttarus cerberus styx* e por PREZOTO *et al*, (2004) para *M. cassununga*.

Em *Polistes lanio* (GIANNOTTI & MACHADO, 1999), as subordinadas realizaram mais atividades de forrageamento do que as dominantes.

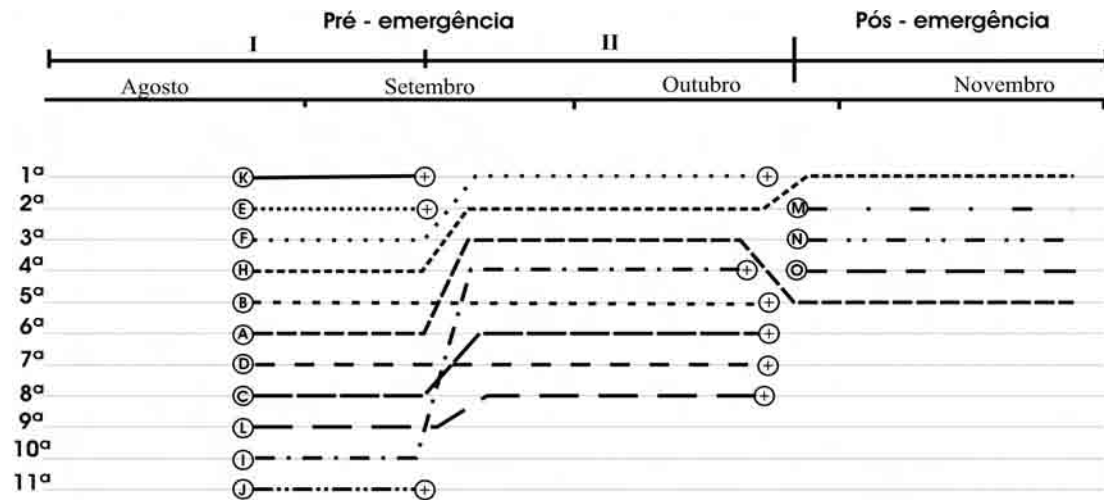
O'DONNELL (1998b) também observou que em *Mischocyttarus mastigophorus*, indivíduos socialmente dominantes forrageiam por alimento em taxas bem menores do que subordinados e, que são mais propensos a receberem alimento das forrageadoras do que indivíduos subordinados.

Entretanto, em *Belonogaster petiolata*, foi observado por KEEPING (1992) que tanto nas colônias na pré quanto na pós-emergência, toda coleta de alimento e material de construção foi realizada pelas subordinadas e que as vantagens das trocas de alimento estão positivamente associadas à posição no *rank*.

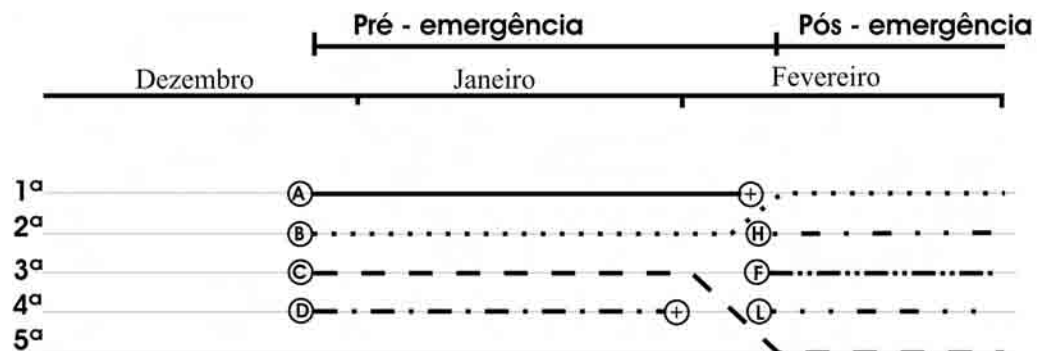
CHANDRASHEKARA & GADAGKAR (1991, 1992) distinguiram três grupos de fêmeas: “enfermeiras” (*sitters*), “defensoras” (*fighters*) e forrageadoras. Quando a rainha foi removida, na maioria dos casos, as “enfermeiras” (*sitters*) e “defensoras” (*fighters*) se tornaram dominantes. Os dois grupos possuíam ovários mais desenvolvidos do que as forrageadoras, as quais se tornaram dominantes apenas uma vez. Forrageadoras são responsáveis pelas atividades de risco de forragear por alimento e têm ovários muito pouco desenvolvidos.



Colônia 7



Colônia 10



Colônia 12

Figura 1: Relações de dominância da fase de pré à pós-emergência pré-macho nas colônias 7, 10 e 12 de *Mischocyttarus drewseni*. + → morte/desaparecimento de fêmea

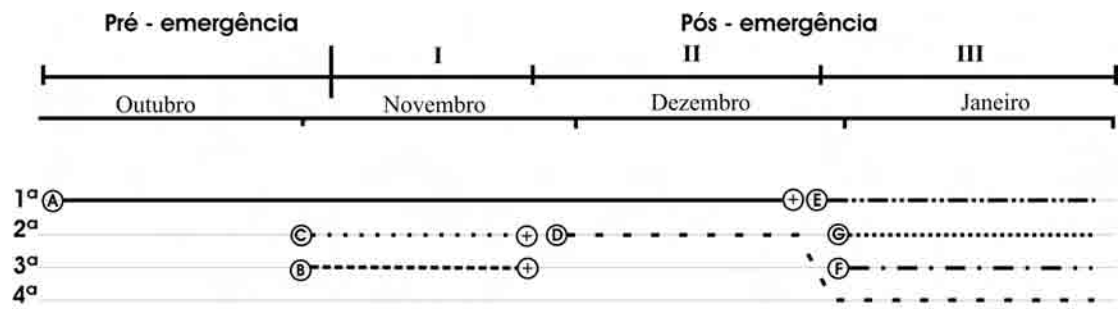
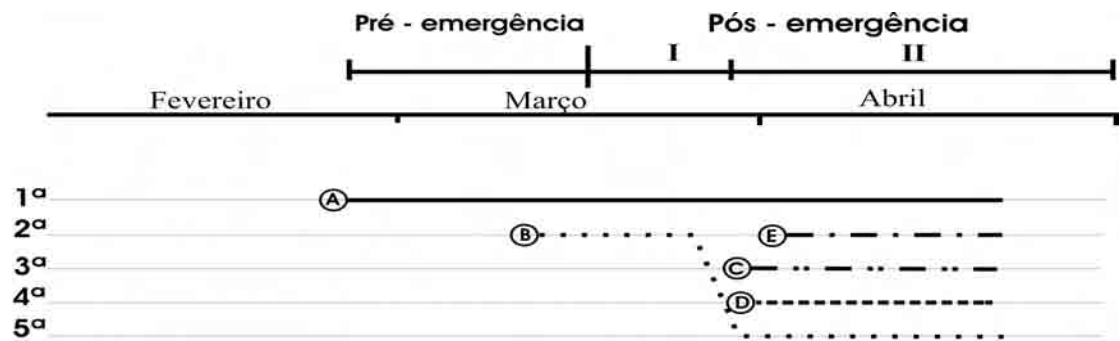
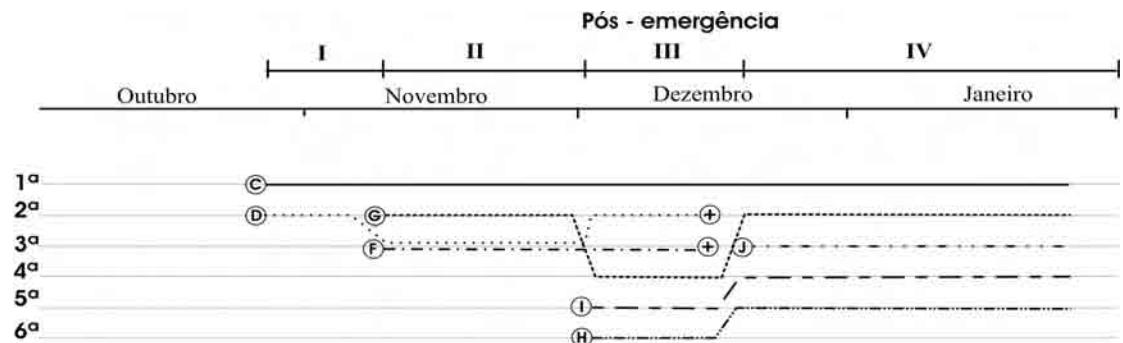
**Colônia 8****Colônia 9****Colônia 5**

Figura 2: Relações de dominância da fase de pré à pós-emergência pré-macho nas colônias 8 e 9 e na fase de pós-emergência pós-macho na colônia 5 de *Mischocyttarus drewseni*. + → morte/desaparecimento de fêmea

Tabela 2: Índice de dominância, atividade de forrageamento (%), comportamento de dominância (%) e interações agonísticas (%) das fêmeas de *Mischocyttarus drewseni* da colônia 7 nas fases de pré e pós-emergência (I, II e III)

Fase da colônia	Indivíduo	Índice de dominância	Posição no rank	Atividades de forrageamento(%)	Comportamentos de dominância (%)	Interações agonísticas (%)
Pré-emergência	D	2,66	1°	–	67,67%	30,61%
	F	1,26	2°	11,25%	20,20%	
	B	0,88	3°	42,50%	9,09%	
	A	0,10	4°	28,75%	3,03%	
	C	0,01	5°	17,50%	–	
Pós-emergência	I	D	14,06	1°	–	64,88%
		F	1,18	2°	18,92%	
		G	1,17	3°	5,40%	
		I	0,47	4°	5,40%	
		B	0,15	5°	16,21%	
		A	0,11	6°	37,83%	
		H	0,05	7°	8,12%	
		J	0,04	8°	8,12%	
	II	D	5,84	1°	–	49,44%
		F	2,87	2°	8,20%	
		G	0,56	3°	19,67%	
		L	0,79	4°	8,20%	
		J	0,34	5°	26,23%	
		I	0,11	6°	37,70%	
	III	G	3,35	1°	–	62,71%
		D	3,10	2°	11,12%	
		I	1,05	3°	27,78%	
		M	0,66	4°	16,66%	
		L	0,34	5°	27,78%	
		J	0,22	6°	16,66%	

Tabela 3: Índice de dominância, atividade de forrageamento (%), comportamento de dominância (%) e interações agonísticas (%) das fêmeas de *Mischocyttarus drewseni* da colônia 10 nas fases de pré (I e II) e pós-emergência

Fase da colônia		Indivíduo	Índice de dominância	Posição no rank	Atividades de forrageamento (%)	Comportamentos de dominância (%)	Interações agonísticas (%)
Pré-emergência	I	K	131	1°	–	70,59%	76,30%
		E	23	2°	–	3,68%	
		F	0,45	3°	7,15%	8,10%	
		H	0,24	4°	4,76%	4,41%	
		B	0,22	5°	9,52%	1,47%	
		A	0,21	6°	–	8,10%	
		D	0,11	7°	14,28%	1,47%	
		C	0,10	8°	16,67%	0,73%	
		L	0,05	9°	16,67%	–	
		I	0,04	10°	28,57%	1,47%	
		J	0,01	11°	2,38%	–	
	II	F	161	1°	–	77,50%	58,96%
		H	0,45	2°	17,78%	7,50%	
		A	0,34	3°	10,00%	11,25%	
		I	0,17	4°	27,78%	1,87%	
		B	0,03	5°	16,67%	1,87%	
		C	0,01	6°	8,88%	–	
		D	0,0069	7°	6,67%	–	
		L	0,0068	8°	12,22%	–	
Pós-emergência		H	30,25	1°	–	85,24%	71,59%
		M	0,82	2°	23,08%	10,65%	
		N	0,14	3°	–	0,82%	
		O	0,06	4°	–	3,28%	
		A	0,01	5°	76,92%	–	

Tabela 4: Índice de dominância, atividade de forrageamento (%), comportamento de dominância (%) e interações agonísticas (%) das fêmeas de *Mischocyttarus drewseni* da colônia 12 nas fases de pré e pós-emergência

Fase da colônia	Indivíduo	Índice de dominância	Posição no rank	Atividades de forrageamento(%)	Comportamentos de dominância (%)	Interações agonísticas (%)
Pré-emergência	A	58	1°	2,15%	71,93%	3,33%
	B	0,84	2°	32,26%	19,29%	
	C	0,24	3°	33,33%	7,01%	
	D	0,052	4°	32,26%	1,75%	
Pós-emergência	B	38	1°	–	86,84%	72,50%
	H	0,66	2°	12,00%	7,89%	
	F	0,2	3°	20,00%	5,26%	
	L	0,05	4°	4,00%	–	
	C	0,047	5°	64,00%	–	

Tabela 5: Índice de dominância, atividade de forrageamento (%), comportamento de dominância (%) e interações agonísticas (%) das fêmeas de *Mischocyttarus drewseni* da colônia 8 na fase de pós-emergência (I, II e III). *A colônia foi fundada por haplometrose.

Fase da colônia	Indivíduo	Índice de dominância	Posição no rank	Atividades de forrageamento (%)	Comportamentos de dominância (%)	Interações agonísticas (%)
Pós-emergência	I	A	28	1°	28,58%	51,72%
		C	0,09	2°	35,71%	
		B	0,05	3°	35,71%	
	II	A	48	1°	21,74%	27,27%
		D	0,02	2°	78,26%	
	III	E	70	1°	–	22,86%
		G	1,38	2°	–	
		F	1,08	3°	6,67%	
		D	0,01	4°	98,33%	

Tabela 6: Índice de dominância, atividade de forrageamento (%), comportamento de dominância (%) e interações agonísticas (%) das fêmeas de *Mischocyttarus drewseni* da colônia 9 nas fases de pós-emergência (I e II) *A colônia foi fundada por haplometrose.

Fase da colônia	Indivíduo	Índice de dominância	Posição no rank	Atividades de forrageamento (%)	Comportamentos de dominância (%)	Interações agonísticas (%)
Pós-emergência	I	A	1º	36,36%	100%	55,56%
		B	2º	63,64%	–	
	II	A	1º	7,69%	70,37%	34,61%
		E	2º	–	11,11%	
		C	3º	53,86%	7,40%	
		D	4º	–	7,40%	
		B	5º	30,76%	3,70%	

Tabela 7: Índice de dominância, atividade de forrageamento (%), comportamento de dominância (%) e interações agonísticas (%) das fêmeas de *Mischocyttarus drewseni* da colônia 5 na fase de pós-emergência (I, II, III)

Fase da colônia	Indivíduo	Índice de dominância	Posição no rank	Atividades de forrageamento (%)	Comportamentos de dominância (%)	Interações agonísticas (%)
Pós-emergência	I	C	1º	68,75%	55,56%	–
		D	2º	31,25%	44,44%	
	II	C	1º	16,66%	68,42%	42,10%
		G	2º	16,66%	10,52%	
		F	3º	16,66%	10,52%	
		D	3º	50,00%	10,52%	
	III	C	1º	3,03%	71,43%	34,09%
		D	2º	24,24%	7,140%	
		F	3º	30,00%	11,90%	
		G	4º	24,24%	7,14%	
		I	5º	3,03%	2,38%	
		H	6º	15,15%	–	
	IV	C	1º	–	35,42%	68,08%
		G	2º	14,28%	52,08%	
		J	3º	28,57%	6,25%	
		I	4º	21,43%	6,25%	
		H	5º	35,71%	–	

3.1.1-Considerações gerais sobre a diferenciação comportamental das castas em *Mischocyttarus drewseni*

Em *Polistes dominulus* (PARDI, 1948), ocorre uma hierarquia de dominância, a qual, com exceção dos períodos logo após a fundação e durante os estágios mais avançados da colônia, é rigorosamente linear.

Como já observado por JEANNE (1972), pode-se dizer que as interações de dominância e subordinação em *M. drewseni* são semelhantes à *Polistes* no sentido de manter uma única poedeira e com as interações ocorrendo das fêmeas dominantes às subordinadas, em somente uma direção. Estas interações definem uma hierarquia linear, como confirmado pelo teste de APPLEBY na pré-emergência (colônia 10) e no início da pós-emergência pré-macho (colônia 7). Entretanto, da mesma maneira que *Polistes*, esta estrutura não se mantém tanto logo após a fundação, quando as fêmeas estão competindo para assegurar o papel de poedeira principal, como também nos estágios de pós-emergência avançada, fato relacionado à substituição de fêmeas. Esta substituição foi uma ocorrência comum e deve estar associada à idade das fêmeas, já que as fundadoras iniciais (idade avançada) foram substituídas por suas filhas.

As interações de dominância em *M. drewseni* estão principalmente associadas ao estabelecimento da hierarquia, já que houve um aumento da agressividade após a emergência das primeiras operárias e após a substituição das fêmeas.

O estabelecimento de uma hierarquia de dominância resulta em vantagem trófica para a dominante, que permanece mais tempo no ninho, evitando atividades de custo energético e risco tais como forrageamento. Como consequência, as dominantes são melhor alimentadas, forrageam menos e desenvolvem mais seus ovários às custas das subordinadas (SPRADBERY, 1991; RÖSELER, 1991; STRASSMANN *et al* 1984; O'DONNELL, 1998b; MARKIEWICZ & O'DONNELL, 2001).

Em *Mischocyttarus cassununga*, a hierarquia social, após o seu estabelecimento, não se modifica ao longo do desenvolvimento ontogenético, caracterizando inflexibilidade nas posições ocupadas pelas fêmeas (MURAKAMI, 2003 e in prep.). Nesta espécie, a substituição da fêmea dominante ocorreu apenas quando as colônias foram manipuladas experimentalmente, segundo MURAKAMI (2003).

Posteriormente, após a apresentação dos resultados da nutrição, este aspecto será melhor discutido e comparado com a espécie do presente estudo, uma vez que é muito provável que o padrão nutricional dos adultos influencie a dinâmica do estabelecimento da hierarquia social em algumas espécies de *Mischocyttarus*.

3.2- Determinação de castas pré-imaginal em *Mischocyttarus drewseni*

3.2.1-A relação da quantificação e qualificação do alimento ingerido durante o período larval e o estabelecimento da hierarquia social em *Mischocyttarus drewseni*

a) Pré-emergência

Após conhecido o histórico nutricional das larvas durante a fase de pré-emergência e determinadas as posições dos respectivos adultos na hierarquia de dominância (Figuras 1 e 2-Tabelas 2 a 7), os resultados das colônias 1, 10, 12, 8 e 9 encontram-se na tabela 8 e figura 3.

Em relação à quantificação do alimento, durante a pré-emergência, apenas nas colônias 1 e 9 as quantidades ingeridas pelas larvas foram significativamente diferentes de acordo com teste do Qui-quadrado.

Na colônia 1, apenas duas larvas completaram o desenvolvimento até a fase adulta. Como se pode observar na tabela 8 e figura 3, a larva 1 recebeu uma frequência maior de alimento (103 vezes) do que a larva 2 (62 vezes), mostrando que a primeira recebeu significativamente mais alimento ($X^2 = 10,18$; GL = 1; $p = 0,002$).

A posição exata na hierarquia, da fêmea A proveniente da larva 1, não pôde ser determinada, já que esta colônia foi fundada por uma fêmea que permaneceu no ninho durante pelo menos 25 dias, botou ovos, e dois desses se desenvolveram até pupa. Depois, a fundadora não estava mais no ninho e outra fêmea, de outro ninho, ocupou o lugar dela. Provavelmente esta última tenha dominado a fundadora. Quando nasceu a fêmea A (larva 1), esta permaneceu no ninho durante dois dias e no segundo dia exibiu comportamentos agonísticos com a usurpadora. A fêmea A saiu do ninho e parou em um ninho próximo, atacou, através de mordidas, todos os indivíduos presentes, os quais abandonaram o ninho. A fêmea que usurpou a colônia 1 abandonou o ninho alguns dias depois e a fêmea B (larva 2) emergiu e também abandonou o ninho dias depois.

Tabela 8: Relação entre quantificação e qualificação do alimento ingerido (nº de vezes recebido) pelas larvas durante a fase de pré-emergência das colônias 1, 10, 12, 8 e 9 com a posição ocupada pelos adultos de *Mischocyttarus drewseni* na hierarquia social +→morte/desaparecimento de fêmea

	Adulto	Posição no rank	Larvas	nº de atividades	Alimento (nº de vezes recebido)			Quantidade relativa por atividade de forragem
					líquido	Sólido	total	
Colônia 1	A	1º *	Larva 1	9	50	53	103	11,44
	B	+	Larva 2	11	33	29	62	5,63
			$\bar{x} \pm DP$	10,00 ± 1,41	41,50 ± 12,02	41,00 ± 16,97	82,50 ± 29,00	8,48 ± 4,03
Colônia 10	H	1º	—	—	—	—	—	—
	M	2º	Larva 1	80	129	94	223	2,78
	N	3º	Larva 3	74	110	118	228	3,08
	O	4º	Larva 2	80	104	94	198	2,47
	A	5º	—	—	—	—	—	—
			$\bar{x} \pm DP$	78,00 ± 3,46	114,33 ± 13,05	102,00 ± 13,85	216,33 ± 16,07	127,66 ± 5,58
Colônia 12	B	1º	—	—	—	—	—	—
	H	2º	Larva 5	60	148	152	300	5,00
	F	3º	Larva 2	60	155	152	307	5,11
	L	4º	—	—	—	—	—	—
	C	5º	—	—	—	—	—	—
			$\bar{x} \pm DP$	60,00 ± 0	151,50 ± 4,95	152,00 ± 0	303,5 ± 4,95	202,33 ± 2,85
Colônia 8	A	1º→+	—	—	—	—	—	—
	C	2º→+	Larva 2	28	36	130	166	5,93
	B	3º→+	Larva 1	21	18	157	175	8,33
	D	2º→4º	Larva 3	45	73	84	157	3,49
			$\bar{x} \pm DP$	31,33 ± 12,34	42,33 ± 28,04	123,66 ± 36,90	166,00 ± 9,00	90,83 ± 13,17
Colônia 9	A	1º	—	—	—	—	—	—
	E	2º	Larva 4	12	22	11	33	2,75
	C	3º	Larva 2	21	62	74	136	6,47
	D	4º	Larva 3	19	57	38	95	5,00
	B	2º→5º	Larva 1	14	49	70	119	8,50
			$\bar{x} \pm DP$	16,50 ± 4,20	47,50 ± 17,82	48,25 ± 29,60	95,75 ± 45,08	52,00 ± 17,38

*fêmea abandonou o ninho parental e usurpou uma segunda colônia

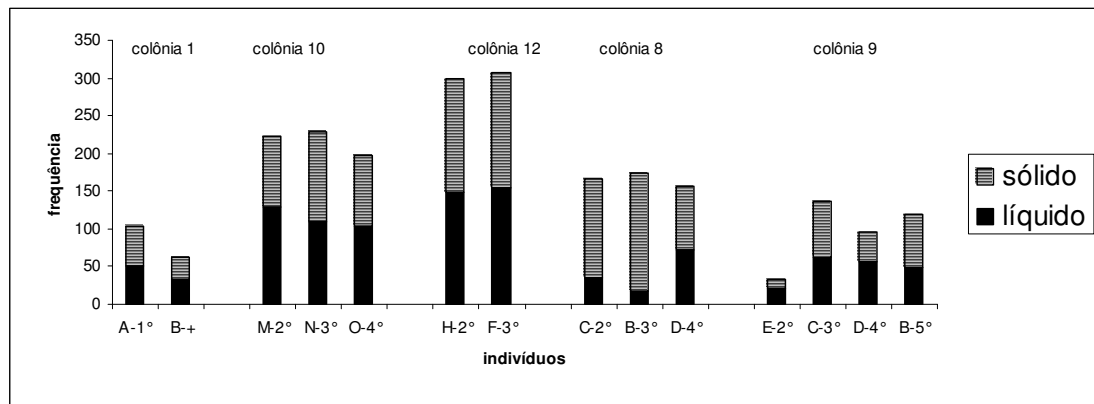


Figura 3: Relação entre quantificação e qualificação do alimento ingerido (nº de vezes recebido) pelas larvas durante a fase de pré-emergência das colônias 1, 10, 12, 8 e 9 com a posição ocupada pelos adultos de *Mischocyttarus drewseni* na hierarquia social +→morte/desaparecimento de fêmea

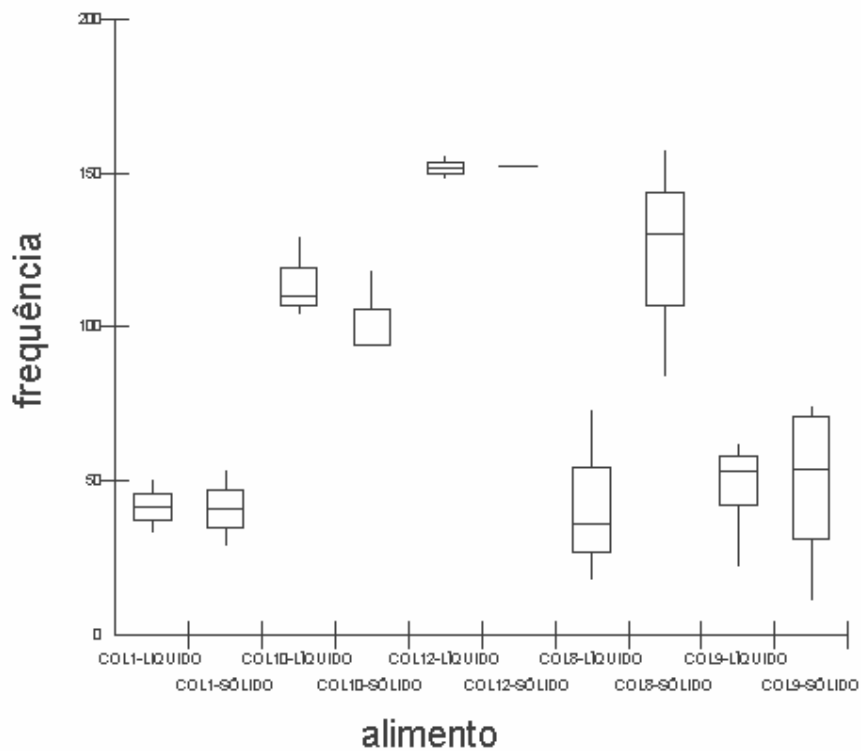


Figura 4: Quantificação e qualificação do alimento ingerido (nº de vezes recebido) pelas larvas durante a fase de pré-emergência das colônias 1, 9, 10, 12 e 8 de *Mischocyttarus drewseni*

A fêmea A, proveniente da larva 1, não era cria da fêmea que usurpou a colônia 1, e sim da fundadora. Provavelmente, a fêmea usurpadora não tenha aceitado a fêmea A e esta, por sua vez, se mostrou uma dominante em potencial, pois além de “lutar” com a fêmea usurpadora também dominou outra colônia. Este fato pode estar relacionado à nutrição no período larval, já que a fêmea A nasceu visivelmente maior do que a fêmea que usurpou a colônia 1.

Na colônia 9, quatro larvas completaram seu desenvolvimento até a fase adulta. As fêmeas E (2ª), C(3ª), D(4ª) e B(5ª) receberam alimento durante o período larval, respectivamente: 33, 136, 95 e 119 vezes (tabela 8), mostrando que apesar de significativamente diferentes, estas quantidades ($X^2 = 63,69$; GL = 3; $p \leq 0,001$) não mostraram relação da quantidade de alimento ingerida e posição na hierarquia (Figura 3). A fêmea E, da 2ª posição recebeu bem menos alimento do que as fêmeas C (3ª) e B(5ª). Mesmo que esta diferença se deva ao menor número de atividades de forrageamento da fêmea E, a quantidade recebida por ela em cada atividade de forrageamento (2,75 vezes) foi menor do que os outros indivíduos C (6,47); D(5) e B(8,5).

Nas demais colônias, as quantidades de alimento recebidas pelas larvas não foram significativamente diferentes (Tabela 8-Figura 3): colônia 10 ($X^2 = 2,38$; GL = 2; $p = 0,3$); colônia 12 ($X^2 = 0,08$; GL = 1; $p = 0,8$) e colônia 8 ($X^2 = 0,9$; GL = 2; $p = 0,6$).

Os resultados mostram que houve relação da quantidade de alimento recebida pelas larvas durante a pré-emergência com a posição na hierarquia social, apenas na colônia 1. Na colônia 9 não houve esta relação e nas demais colônias 10, 12 e 8, não houve diferença significativa na quantidade de alimento recebida pelas larvas.

Considerando as larvas que se desenvolveram durante a pré-emergência (e permaneceram na colônia), houve uma variação em relação à qualificação do alimento ingerido nas colônias analisadas.

Como pode ser observado na figura 4, através das diferenças das medianas, apenas na colônia 8 houve diferença na quantidade de alimento líquido (carboidratos) e sólido (proteínas) recebida pelas larvas. Estas receberam em média mais alimento sólido (proteínas), $123,66 \pm 36,9$ vezes, do que líquido (carboidratos), $42,33 \pm 28,04$ vezes (Mann-Whitney, $n=3$, $p=0,04$).

Como se observa na figura 4, o consumo de alimento líquido foi maior na colônia 10 e o de sólido na 9, mas a diferença não foi significativa: colônia 9 ($n=4$; $p=0,77$) e colônia 10 ($n=3$; $p=0,2$).

Nas colônias 1 e 12, devido ao n baixo de larvas, não foi possível testar estatisticamente as diferenças; entretanto, como se pode observar na tabela 8 e figura 4, as médias não variaram muito.

A relação da qualificação do alimento recebido pelas larvas durante a pré-emergência e a posição na hierarquia pode ser observada na figura 5.

Nas colônias 1, 10 e 12, não houve variação na porcentagem de alimento líquido e sólido recebido pelas larvas, já que nas três colônias as larvas receberam cerca de 50% de cada alimento. Já nas colônias 8 e 9, ocorreu variação: na colônia 8, as fêmeas das 2ª (C) e 3ª (B) posições receberam no período larval mais alimento sólido (80 a 100%) do que a da 4ª (D) colocação (50%). Entretanto, na colônia 9, as fêmeas das 2ª (E) e 4ª (D) posições receberam mais alimento líquido (60%) e as das 3ª (C) e 5ª (B), mais sólido (60%), mostrando que não há uma relação da qualidade de alimento recebido pelas larvas com a posição hierárquica.

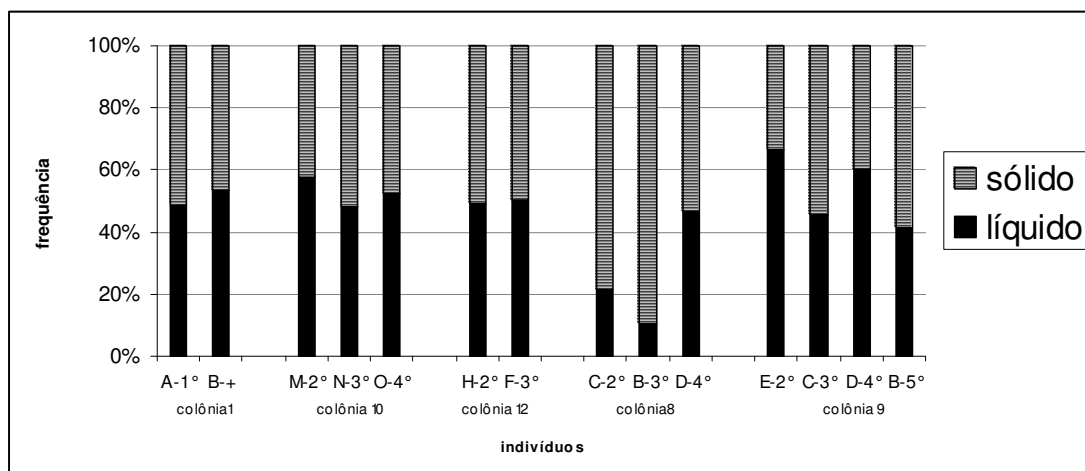


Figura 5: Porcentagem de alimento líquido e sólido recebido pelas larvas de *Mischoctytarus drewseni* das colônias 1, 10, 12, 8 e 9 na fase de pré-emergência e a posição ocupada pelos adultos na hierarquia social

b) Pós-emergência

Após conhecido o histórico nutricional das larvas durante a fase de pós-emergência e determinadas as posições dos respectivos adultos na hierarquia de dominância (Figuras 1 e 2-Tabelas 2 a 7), os resultados das colônias 7, 8 e 5 encontram-se na tabela 9 e Figura 6.

Em relação à quantificação do alimento ingerido pelas larvas durante a pós-emergência, a quantidade foi significativamente diferente nas colônias 7 e 8.

Na colônia 7, apenas três larvas completaram seu desenvolvimento até a fase adulta. Destes adultos, apenas duas fêmeas permaneceram no ninho. Como se pode observar na tabela 9, a larva 4, que deu origem à fêmea M, recebeu alimento 99 vezes e a larva 2 (fêmea L), 196 vezes. O indivíduo M recebeu durante o período larval uma quantidade significativamente menor (Figura 6) do que o L ($X^2 = 31,89$; GL = 1; $p \leq 0,001$), mostrando que não houve relação da quantidade de alimento recebida no período larval e a posição na hierarquia, já que na pós-emergência III (Figura 1), a fêmea M ocupava o 4º lugar e a L o 5º no rank. Esta diferença pode ser devida ao menor número de atividades de forrageamento no período larval da fêmea M, já que a quantidade de alimento recebida por ela, em cada atividade (5,21) foi maior do que pela fêmea L (2,48). Entretanto, esta diferença no número de atividades de forrageamento se deve ao menor tempo do desenvolvimento larval desta fêmea (21 dias) em relação à fêmea L (39 dias).

Na colônia 8, quatro larvas completaram seu desenvolvimento até a fase adulta e três fêmeas permaneceram no ninho. A larva 4 (fêmea E - 1ª) e larva 7 (fêmea G - 2ª) receberam alimento, respectivamente, 89 e 85 vezes. Não foi possível determinar exatamente de qual larva a fêmea F (3ª) emergiu. Esta fêmea pode ter emergido das larvas 5 ou 6, as quais receberam alimento respectivamente, 150 e 145 vezes.

Tabela 9: Relação entre quantificação e qualificação do alimento ingerido (nº de vezes recebido) pelas larvas durante a fase de pós-emergência das colônias 7, 8 e 5 com a posição ocupada pelos adultos de *Mischocyttarus drewseni* na hierarquia social +→morte/desaparecimento de fêmea

	Adulto	Posição no rank	Larvas	nº de atividades	Alimento (nº de vezes recebido)			Quantidade relativa por atividade de forragem
					líquido	Sólido	total	
Colônia 7	G	3°→1°	—	—	—	—	—	—
	D	1°→2°	—	—	—	—	—	—
	I	6°→3°	—	—	—	—	—	—
	M	4°	Larva 4	19	28	71	99	5,21
	L	4°→5°	Larva 2	79	96	100	196	2,48
	J	5°→6°	—	—	—	—	—	—
$\bar{x} \pm DP$				49,00 ± 42,42	62,00 ± 48,08	85,50 ± 20,50	147,50 ± 68,59	86,00 ± 19,77
Colônia 8	E	1°	Larva 4	38	76	13	89	2,34
	G	2°	Larva 7	56	72	13	85	1,51
	F	3°	Larva 5	51	120	30	150	2,94
	F	3°	Larva 6	54	114	31	145	2,68
$\bar{x} \pm DP$				49,75 ± 8,09	95,50 ± 25,00	21,75 ± 10,11	117,25 ± 35,02	71,06 ± 12,77
Colônia 5	C	1°→1°	—	—	—	—	—	—
	G	—	—	—	—	—	—	—
	J	4°→2°	—	—	—	—	—	—
	J	3°	Larva 4	34	46	15	61	1,79
	I	5°→4°	Larva 3	32	33	19	52	1,62
$\bar{x} \pm DP$				31,33 ± 3,05	37,33 ± 7,50	16,33 ± 2,30	53,66 ± 6,66	34,66 ± 2,58

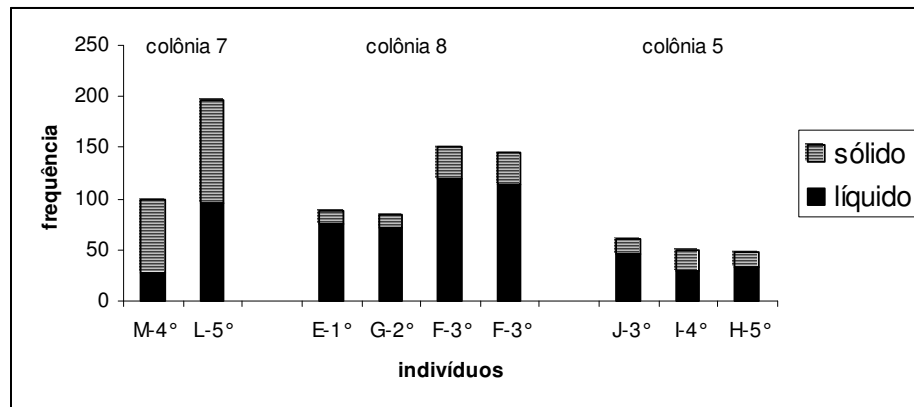


Figura 6: Relação entre quantificação e qualificação do alimento ingerido (nº de vezes recebido) pelas larvas durante a fase de pós-emergência das colônias 7, 8 e 5 com a posição ocupada pelos adultos de *Mischoctytarus drewseni* na hierarquia social

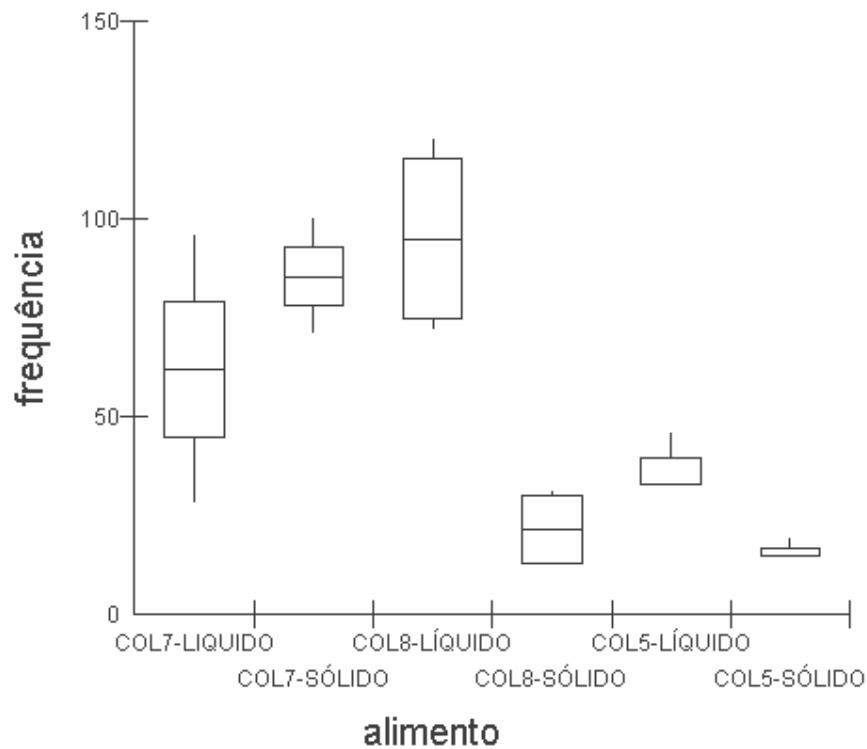


Figura 7: Quantificação e qualificação do alimento ingerido (nº de vezes recebido) pelas larvas durante a fase de pós-emergência das colônias 7, 8 e 5 de *Mischoctytarus drewseni*

As quantidades de alimento recebido foram significativamente diferentes entre as larvas 4 e 5 ($X^2 = 15,57$; GL = 1; $p \leq 0,001$); 4 e 6 ($X^2 = 13,4$; GL = 1; $p \leq 0,001$); 7 e 5 ($X^2 = 17,98$; GL = 1; $p \leq 0,001$); 7 e 6 ($X^2 = 15,65$; GL = 1; $p \leq 0,001$); mostrando que não houve relação da quantidade de alimento recebida no período larval e a posição na hierarquia (Figura 6), já que a fêmea E, dominante, recebeu menos alimento do que a F (3ª), seja a fêmea F proveniente das larvas 4 ou 5. Mesmo que esta diferença se deva ao menor número de atividades forrageamento para a fêmea E, a quantidade recebida por ela em cada atividade de forrageamento (2,34 vezes) foi menor do que a F (2,94 ou 2,68 vezes).

Na colônia 5, das oito larvas que completaram seu desenvolvimento até a fase adulta, cinco deram origem a machos e três fêmeas permaneceram no ninho. Como se observa na figura 6, as quantidades de alimento recebidas durante o período larval não foram significativamente diferentes ($X^2 = 1,65$; GL = 2; $p = 0,43$).

Os resultados mostraram que não houve relação entre a quantidade de alimento recebida pelas larvas durante a pós-emergência e a posição na hierarquia social nas colônias 7 e 8, e na colônia 5, não houve diferença significativa na quantidade de alimento recebida pelas larvas.

Em relação à qualificação do alimento recebido na fase de pós-emergência, de acordo com o teste de Mann-Whitney, houve diferença na quantidade de alimento líquido (carboidratos) e sólido (proteínas) recebida pelas larvas das colônias 8 e 5. Nas duas colônias, o consumo foi maior para alimento líquido (carboidratos) do que sólido (proteínas) (Figura 7). As larvas das colônias 8 e 5 receberam em média respectivamente, alimento líquido, $92,5 \pm 25$ e $37,33 \pm 7,5$ vezes, e sólido, $21,75 \pm 10,11$ e $16,33 \pm 2,3$ vezes, mostrando maior consumo de alimento líquido (carboidratos) do que sólido (colônia 8, $n=4$, $p=0,02$ e colônia 5, $n=3$, $p=0,04$).

Na colônia 7, devido ao baixo número de larvas, não foi possível testar estatisticamente as diferenças, entretanto, como se pode observar na tabela 8 e figura 7, as larvas receberam em média mais alimento sólido $85,5 \pm 20,5$ vezes do que líquido, $62 \pm 48,08$ vezes.

A relação da qualificação do alimento recebido pelas larvas durante a pós-emergência e a posição na hierarquia pode ser observada na figura 8.

Na colônia 7, a fêmea M (4ª) recebeu, no período larval, mais alimento sólido (70%) e a L(5ª) cerca de 50% de cada alimento. Na colônia 8, as larvas receberam mais alimento líquido, aproximadamente a mesma quantidade (80%). E na colônia 5, todas as larvas também receberam mais alimento líquido, as fêmeas J(3ª) e H (5ª) em torno de 70% e a I(4ª) 60%. Os resultados mostram que não há uma relação da qualidade de alimento recebido pelas larvas com a posição hierárquica.

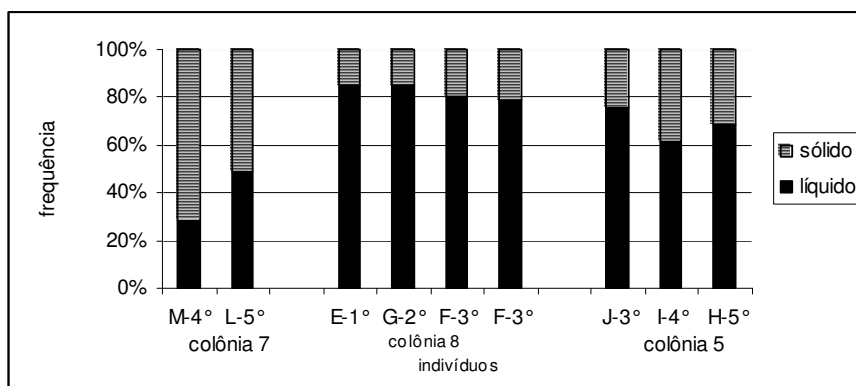


Figura 8: Porcentagem de alimento líquido e sólido recebido pelas larvas de *Mischocyttarus drewseni* das colônias 7, 8, e 5 na fase de pós-emergência e a posição ocupada pelos adultos na hierarquia social

3.2.1.1- Considerações gerais sobre a relação da quantificação e qualificação do alimento ingerido durante o período larval nas fases de pré e pós-emergência e o estabelecimento da hierarquia social em *Mischocyttarus drewseni*

Evidências de determinação pré-imaginal de castas têm sido documentadas desde MARCHAL (1896, 1897) apud WILSON (1971). Segundo o autor, a diferenciação de castas nos Vespinae é baseada na discriminação nutricional durante o crescimento larval.

SPRADBERY (1973) considera que a diferenciação morfológica de castas em vespas deve resultar de variações na qualidade e quantidade de alimento recebido durante o estágio larval.

Segundo HUNT (1991, 1994), as operárias de espécies eusociais primitivas são inicialmente castradas em seu papel, em virtude da nutrição deficiente durante o período

de crescimento larval, e também na fase adulta, contribuindo assim para a manutenção do sistema. O autor propõe os termos ‘operárias ontogenéticas’ para as operárias determinadas por nutrição larval diferencial, e ‘operárias subordinadas’ para as operárias determinadas por nutrição diferencial do adulto.

Outros trabalhos em espécies eusociais primitivas evidenciam que a determinação de castas é pré-imaginal, como em *Ropalidia marginata*. GADAGKAR *et al.* (1988, 1990) mostraram que nesta espécie, ao menos em parte, a determinação de casta ocorre antes da emergência do adulto, e que a taxa de alimentação durante a vida adulta é importante para a fêmea se tornar ou não poedeira. GADAGKAR *et al.* (1991) confirmaram, em *R. marginata*, que a nutrição diferencial larval leva à diferenciação entre poedeiras e não poedeiras.

De acordo com O'DONNELL (1998a), evidências comportamentais e morfológicas sugerem que a determinação de castas ocorre antes da emergência do adulto. Estudos indicam que diferenças na nutrição durante o desenvolvimento larval são a base para a determinação pré-imaginal de castas.

Os ciclos das colônias nas espécies de vespas sociais são marcados por um aumento gradual de suprimento de alimento para as larvas, conforme o desenvolvimento avança (WILSON, 1971). Um dos componentes deste padrão é a razão operária/larva que aumenta com o desenvolvimento da colônia (WEST-EBERHARD, 1969).

KEEPING (1992), considerando a razão operária/larva em *Belonogaster petiolata*, sugere que a quantidade de alimento distribuída às larvas pelas operárias é um importante fator na determinação pré-imaginal das castas.

Entretanto, no presente trabalho, os resultados da quantificação do alimento ingerido durante o período larval, tanto nas fases de pré quanto na pós-emergência, e a relação com o estabelecimento da hierarquia social mostram que esta relação ocorreu somente para a colônia 1 (pré-emergência). Nas colônias 9 (pré-emergência), 7 e 8 (pós-emergência) essa relação não ocorreu. Nas demais 10, 12 e 8 (pré-emergência) e 5 (pós-emergência), não houve diferença na quantidade de alimento ingerido.

Os resultados encontrados por CLOUSE (1995) para *Mischocyttarus mexicanus* mostram que fêmeas agrupadas em início de ciclos são menos vulneráveis à usurpação. Entretanto, na colônia 1, a fêmea A, proveniente da larva 1 que mais recebeu alimento, se mostrou uma dominante em potencial, pois além de “lutar” com a fêmea que usurpou

sua colônia, também dominou uma outra com vários indivíduos. Os resultados desta colônia mostram que a determinação de castas pré-imaginal pode ocorrer, ainda que eventualmente. Entretanto, considerando a grande maioria das colônias, os resultados indicam que a quantidade de alimento durante o período larval não é um fator determinante no estabelecimento da hierarquia para *Mischocyttarus drewseni* e, que a determinação de castas, nesta espécie eusocial primitiva, pode depender de outros fatores e ocorre principalmente na fase adulta.

JEANNE (1972) já havia sugerido para *M. drewseni* que a maior parte da diferenciação de castas é determinada por comportamentos na fase adulta.

Mischocyttarus cassununga (MURAKAMI, 2003) e *M. cerberus styx* (MONTEIRO, 2002) também não apresentaram diferenciação nutricional durante o período larval.

De acordo com GADAGKAR (1988), a tendência de determinação pré-imaginal de castas é sem dúvida parcial, deixando considerável parte do potencial na fase adulta para outros fatores ambientais e sociais influenciarem as castas.

HUNT (1990) também considera que castas em vespas eusociais primitivas são provavelmente determinadas de modo incompleto por nutrição, sugerindo importância do papel comportamental, após a emergência.

Para O'DONNELL (1998a), se rainhas e operárias não diferem em tamanho, a simples diferença na quantidade de alimento recebida pelas larvas é inadequada para explicar a produção das castas, sugerindo importante papel das diferenças na qualidade do alimento.

De acordo com MURAKAMI (2003), em *Mischocyttarus cassununga*, o consumo das larvas que permaneceram nas colônias foi maior para alimento líquido em uma das colônias e maior para sólido em outras duas colônias. O autor sugere que esta diferença se deva à variação sazonal, já que a colônia em que o consumo foi maior, para líquido (carboidratos), foi observada no período do ano de clima frio e seco, e as duas colônias em que o consumo foi maior, para sólido (proteínas), no período quente e úmido.

No caso de *Mischocyttarus drewseni*, somente duas colônias apresentaram diferença significativa em relação à qualificação do alimento. Nas demais (n=4), tal diferença não foi obtida estatisticamente (págs. 45 e 50). Este resultado indica a ocorrência de variação intercolonial e que esta não tem influência de fatores climáticos,

já que, todas as colônias foram observadas no mesmo período, ou seja, na estação quente e úmida (Figura 2). Assim sendo, a provável explicação da diferença encontrada nas colônias 5 e 8 pode ser atribuída a fatores internos da própria colônia, já que em uma mesma colônia (8), o tipo de alimento consumido variou com o estágio do desenvolvimento ontogenético.

Estudos têm demonstrado diferenças na alocação de recursos protéicos com o desenvolvimento colonial, como por exemplo em *Polistes chinensis* (KUDÔ, 1998). A espécie mostrou alta eficiência no forrageamento para presa durante a fase de pré-emergência. Este fato tem relação com a variação na frequência de coleta para cada tipo de presa.

KUDÔ *et al.* (2000) sugerem que as fundadoras de *P. chinensis* devam ajustar os padrões de recursos protéicos em resposta a fatores ambientais, afetando a produção de operárias.

Outros estudos que indicam diferenças na alocação de recursos protéicos ao longo do ciclo colonial também foram apontados na revisão de O'DONNELL (1998a).

3.2.2-A influência da doação da saliva larval no estabelecimento da hierarquia social em *Mischocyttarus drewseni*

Esta análise foi feita somente nas colônias 10, 12 e 8, e os resultados encontram-se nas tabelas 10 a 12.

Em relação à frequência de doação da saliva larval, não houve variação para as larvas das colônias 10 e 12. Na colônia 8, também não houve variação nas larvas que se desenvolveram durante a pré-emergência, fêmeas C, B e D. Entretanto, a frequência de doação da saliva larval da fêmea D (n=37) foi significativamente diferente das frequências das larvas que se desenvolveram durante a pós-emergência, E (n=4) e G (n=5) ($X^2 = 51,04$; GL = 1; $p \leq 0,001$). Como as fêmeas E e G ocuparam respectivamente, as 1ª e 2ª posições e a D a 4ª colocação (Figura 2), pode-se dizer que houve relação da frequência de doação da saliva larval e a posição no rank nesta colônia. As fêmeas C e B, provenientes de larvas que se desenvolveram durante a pré-emergência, desapareceram da colônia no início da pós-emergência. Entretanto, as frequências de doação da saliva larval destas fêmeas foram significativamente maiores do que as das fêmeas E e G, que se desenvolveram durante a pós-emergência (entre os indivíduos B e E/G - $X^2 = 66,27$; GL = 2; $p \leq 0,001$ e entre a fêmea C e E/G - $X^2 = 73,96$; GL = 2; $p \leq 0,001$).

Considerando os tempos médios de doação na colônia 8, ocorreu uma variação mas não houve relação com a posição na hierarquia. Nas colônias 10 e 12, houve uma tendência das larvas das posições inferiores na hierarquia apresentarem tempos médios de doação maiores; entretanto, devido ao número de larvas que permanecem em cada colônia ser baixo, não foi possível testar a significância desses valores.

As interações larva-adulto têm sido documentadas em várias espécies (WILSON, 1971; JEANNE, 1972; SPRADBURY, 1973). Como sugere HUNT (1988), a saliva larval teria sido primeiramente expressada para prevenir o canibalismo e como demonstrado por HUNT *et al* (1982 e 1987), foi aceita pelos adultos como um nutriente semelhante ao néctar floral,

Tabela 10: Relação entre frequência e tempo médio (segundos) da doação* da saliva larval com a posição ocupada pelos adultos de *Mischocyttarus drewseni* da colônia 8 na hierarquia social. *desenvolvimento larval das fêmeas C, B e D durante a pré-emergência e fêmeas E e G durante a pós-emergência

Fase da colônia		Adulto	Posição no rank	Frequência	Tempo médio de doação
Pós-emergência	I	A	1°	-	-
		C	2°	49	4,90 ± 3,90
		B	3°	45	5,60 ± 2,40
	II	A	1°	-	-
		D	2°	37	4,61 ± 1,80
	III	E	1°	4	6,50 ± 3,80
		G	2°	3	19,00 ± 8,50
		F	3°	-	-
		D	4°	37	4,61 ± 1,80

Tabela 11: Relação entre frequência e tempo médio (segundos) da doação* da saliva larval com a posição ocupada pelos adultos de *Mischocyttarus drewseni* da colônia 10 na hierarquia social * desenvolvimento larval das fêmeas M, N e O durante a pré-emergência

Fase da colônia		Adulto	Posição no rank	Frequência	Tempo médio de doação
Pós-emergência		H	1°	-	-
		M	2°	87	4,97 ± 2,57
		N	3°	82	6,95 ± 5,18
		O	4°	84	6,37 ± 9,33
		A	5°	-	-

Tabela 12: Relação entre frequência e tempo médio (segundos) da doação* da saliva larval com a posição ocupada pelos adultos de *Mischocyttarus drewseni* da colônia 12 na hierarquia social *desenvolvimento larval das fêmeas H e F durante a pré-emergência

Fase da colônia		Adulto	Posição no rank	Frequência	Tempo médio de doação
Pós-emergência		B	1°	-	-
		H	2°	7	4,71 ± 2,21
		F	3°	8	6,37 ± 3,62
		L	4°	-	-
		C	5°	-	-

Desde os estudos de MARCHAL (1896, 1897) apud WILSON (1971), a discriminação nutricional durante o crescimento larval tem sido considerada na diferenciação de castas. Este autor considera as operárias como vítimas de castração nutricional, e desprovidas de adequada nutrição no período larval, sendo que estes indivíduos tornam-se adultos com ovários não desenvolvidos.

De acordo com ROUBAUD (1916) apud HUNT (1991), a propensão à não reprodução das fêmeas da 1ª geração é iniciada pela deficiente nutrição durante o desenvolvimento larval, a qual tem a trofaláxis como principal componente.

Segundo HUNT (1991, 1994, 1999), altas taxas de doação da saliva larval coincidem com a baixa nutrição no início do ciclo (quando o risco de canibalismo é grande) e as larvas deste período se desenvolvem menos do que as larvas do período do ciclo mais avançado, que se caracteriza por maior nutrição, provavelmente menor risco de canibalismo e reduzidas taxas de solicitação da saliva larval. Isto contribuiria para o padrão característico no desenvolvimento de castas em vespas sociais: operárias são produzidas primeiro (1ª geração) e potenciais reprodutores são produzidos depois.

Os resultados da colônia 8, com relação à frequência de doação da saliva larval, concordam com as teorias de castração nutricional larval, já que as larvas que desenvolveram-se durante a pré-emergência obtiveram frequência maior de doação do que as larvas da pós-emergência. A fêmea D, que se desenvolveu durante a pré-emergência, se tornou uma forrageadora típica ocupando a 4ª posição no rank (Figura 2), obteve maior frequência de doação do que as fêmeas E e G, 1ª e 2ª posições no rank.

Nas colônias 10 e 12, não houve variação quanto à frequência de doação, mas, houve uma tendência das fêmeas das posições inferiores apresentarem maiores tempos médios de doação.

Em relação ao padrão característico no desenvolvimento de castas em que as operárias são produzidas primeiro (1ª geração) e os potenciais reprodutores são produzidos mais tarde, em duas colônias de *M. drewseni* (7 e 5), as fêmeas que substituíram as fundadoras iniciais se desenvolveram durante a pré-emergência, mostrando que potenciais reprodutores podem ser fêmeas da 1ª geração (Figuras 1 e 2- pág.35 e 36).

Como o número de adultos que permanecem em cada colônia é baixo, é necessário aumentar a amostragem para se confirmar a influência da doação da saliva larval no estabelecimento da hierarquia social em *M. drewseni*.

3.3 - A relação da alimentação do adulto e a hierarquia social em *Mischocyttarus drewseni*

Para a alimentação do adulto, foram consideradas a quantificação e qualificação do alimento ingerido (sem distribuição posterior para adultos ou larvas), o tempo médio de maceração do alimento sólido e a trofaláxis larva-adulto.

Os resultados da quantificação e qualificação do alimento ingerido pelos adultos e a relação com a posição na hierarquia de dominância das colônias 7, 10, 12, 8, 9 e 5, encontram-se nas tabelas 13 a 18 e nas figuras 9 a 14. Foram considerados somente os adultos que receberam alimento através da trofaláxis adulto-adulto, mas não distribuíram este alimento depois para outras larvas ou adultos.

Em todas as colônias analisadas tanto nas fases de pré quanto na pós-emergência, as fêmeas das posições superiores ingeriram mais alimento do que as das posições inferiores, e principalmente as dominantes foram as que ingeriram as maiores quantidades de alimento. Apenas na colônia 5, no início da pós-emergência, a fêmea D, 2ª do *rank*, ingeriu mais alimento do que a C, dominante. Neste caso, as fêmeas estavam em intensa competição após o desaparecimento das fundadoras iniciais (v. item 3.1).

Em relação à qualificação do alimento, as figuras 15 a 20 mostram claramente maior consumo de alimento líquido em relação ao alimento sólido pelos adultos de todas as colônias analisadas, exceto a colônia 9, tanto nas fases de pré quanto na pós-emergência. Este resultado pode ser visualizado através das diferenças entre as medianas que foram maiores para alimento líquido. Outro resultado que pode ser visualizado são as altas assimetrias positivas para alimento líquido, confirmando que as fêmeas da 1ª posição do *rank* foram as que ingeriram mais este alimento já que os maiores escores correspondem às fêmeas dominantes.

Considerando somente o consumo de alimento sólido, houve uma tendência deste alimento ser distribuído entre as fêmeas das primeiras posições (Tabelas 13 a 18 e figuras 9 a 14). Nos casos em que pode se observar alta assimetria positiva para alimento sólido, esta foi devida ao maior consumo deste alimento pelas dominantes em relação às fêmeas das posições inferiores (Figura 15 a 20).

Tabela 13: Relação da quantificação e qualificação do alimento ingerido (nº de vezes recebido sem distribuição posterior); tempo médio (segundos) de maceração do alimento sólido e trofaláxis larva-adulto na colônia 7, nas fases de pré e pós-emergência (I, II e III) com a hierarquia social de *Mischocyttarus drewseni*

Fase da colônia		Adulto	Posição no rank	Tempo médio de maceração	Trofaláxis larva adulto		Alimento		
					frequência	Tempo médio	líquido	sólido	total
Pré-emergência		D	1°	210,0 ± 99,5	42	3,8 ± 1,2	20	1	21
		F	2°	220,0 ± 111,3	37	7,4 ± 6,7	5	-	5
		B	3°	100,0 ± 41,9	28	6,0 ± 5,2	3	-	3
		A	4°	600,0± 0,0	23	5,8 ± 4,9	-	-	-
		C	5°	-	3	6,6 ± 2,9	-	-	-
Pós-emergência	I	D	1°	140,6 ± 73,7	21	9,0 ± 6,9	20	9	29
		F	2°	493,3 ± 248,4	15	24,7 ± 38,5	1	4	5
		G	3°	364,6 ± 300,1	16	14,5 ± 29,0	2	3	5
		I	4°	650,0 ± 326,9	3	13,3 ± 14,4	3	2	5
		B	5°	205,0 ± 74,0	2	5,5 ± 0,7	-	-	-
		A	6°	305,2 ± 354,6	7	3,7 ± 0,7	-	-	-
		H	7°	440,0± 537,0	10	9,7 ± 11,4	1	3	4
		J	8°	60,0 ± 0,0	1	10,0 ± 0,0	-	1	1
	II	D	1°	135,0 ± 30,0	3	3,6 ± 0,5	14	4	18
		F	2°	540,0 ± 572,3	6	4,1 ± 0,7	16	3	19
		G	3°	180,0 ± 84,8	1	5,0 ± 0,0	7	4	11
		L	4°	360,0 ± 311,7	4	4,2 ± 0,9	5	1	6
		J	5°	360,0 ± 285,6	9	3,7 ± 0,9	2	-	2
		I	6°	330,0 ± 396,5	7	3,4 ± 0,8	1	1	2
	III	G	1°	-	-	-	5	1	6
		D	2°	600,0 ± 0,0	-	-	5	1	5
		I	3°	-	-	-	2	-	2
		M	4°	-	-	-	5	-	5
		L	5°	-	-	-	2	-	2
		J	6°	-	-	-	1	-	1

Tabela 14: Relação da quantificação e qualificação do alimento ingerido (nº de vezes recebido sem distribuição posterior); tempo médio (segundos) de maceração do alimento sólido e trofaláxis larva-adulto na colônia 10, nas fases de pré-emergência (I e II) e pós-emergência com a hierarquia social de *Mischocyttarus drewseni*

Fase da colônia		Adulto	Posição no rank	Tempo médio de maceração	Trofaláxis larva adulto		Alimento ingerido		
					frequência	Tempo médio	líquido	sólido	total
Pré-emergência	I	K	1°	-	51	5,0 ± 2,5	10	-	10
		E	2°	-	-	-	3	1	4
		F	3°	-	12	6,2 ± 5,4	1	-	1
		H	4°	360,0 ± 0,0	30	5,5 ± 3,8	5	-	-
		B	5°	-	-	-	2	-	2
		A	6°	360,0 ± 0,0	23	4,9 ± 1,9	9	-	9
		D	7°	-	-	-	2	-	2
		C	8°	-	8	8,1 ± 5,4	2	-	2
		L	9°	-	25	5,3 ± 3,4	-	-	-
		I	10°	-	38	5,6 ± 5,5	-	-	-
		J	11°	-	5	7,2 ± 3,1	-	-	-
	II	F	1°	216,0 ± 76,4	15	4,2 ± 1,4	13	12	25
		H	2°	180,2 ± 123,9	1	20,0 ± 0,0	1	1	2
		A	3°	173,3 ± 85,8	14	12,7 ± 5,6	1	1	2
		I	4°	84,5 ± 37,9	6	5,3 ± 2,4	1	1	2
		B	5°	154,1 ± 106,9	7	12,4 ± 12,6	-	-	-
		C	6°	80,0 ± 56,5	-	-	-	-	-
		D	7°	-	5	6,2 ± 3,4	-	-	-
L	8°	85,0 ± 91,9	13	8,5 ± 14,2	-	-	-		
Pós-emergência		H	1°	-	12	16,3 ± 23,7	13	-	13
		M	2°	-	8	5,2 ± 3,0	2	-	2
		N	3°	-	-	-	-	-	-
		O	4°	-	4	24,2 ± 24,5	-	-	-
		A	5°	-	-	-	-	-	-

Tabela 15: Relação da quantificação e qualificação do alimento ingerido (nº de vezes recebido sem distribuição posterior); tempo médio (segundos) de maceração do alimento sólido e trofaláxis larva-adulto na colônia 12, nas fases de pré e pós-emergência com a hierarquia social de *Mischocyttarus drewseni*

Fase da colônia	Adulto	Posição no rank	Tempo médio de maceração	Trophalaxis larva adulto		Alimento ingerido		
				frequência	Tempo médio	líquido	sólido	total
Pré-emergência	A	1º	109,0 ± 83,8	37	5,9 ± 2,9	9	8	17
	B	2º	62,1 ± 79,9	12	5,1 ± 3,1	3	2	5
	C	3º	99,8 ± 102,6	8	4,0 ± 0,9	-	-	-
	D	4º	132,5 ± 133,8	-	-	-	-	-
Pós-emergência	B	1º	-	-	-	4	-	4
	H	2º	-	-	-	1	-	1
	F	3º	-	-	-	-	-	-
	L	4º	-	-	-	-	-	-
	C	5º	-	-	-	-	-	-

Tabela 16: Relação da quantificação e qualificação do alimento ingerido (nº de vezes recebido sem distribuição posterior); tempo médio (segundos) de maceração do alimento sólido e trofaláxis larva-adulto na colônia 8, nas fases de pós-emergência (I, II e III) com a hierarquia social de *Mischocyttarus drewseni*

Fase da colônia		Adulto	Posição no rank	Tempo médio de maceração	Trophalaxis larva adulto		Alimento		
					frequência	Tempo médio	líquido	sólido	total
Pós-emergência	I	A	1º	240,0 ± 0,0	8	7,8 ± 3,3	6	1	7
		C	2º	-	-	-	-	-	-
		B	3º	-	3	4,6 ± 0,5	1	-	-
	II	A	1º	145,0 ± 116,0	16	6,6 ± 5,3	6	-	6
		D	2º	126,0 ± 86,3	28	7,2 ± 7,4	3	-	3
	III	E	1º	79,3 ± 55,5	8	10,2 ± 8,1	16	3	19
		G	2º	250,0 ± 70,7	8	4,5 ± 1,6	5	1	6
		F	3º	390,0 ± 297,0	6	4,3 ± 1,0	8	-	8
		D	4º	223,7 ± 270,1	4	7,2 ± 6,5	-	-	-

Tabela 17: Relação da quantificação e qualificação do alimento ingerido (nº de vezes recebido sem distribuição posterior); tempo médio (segundos) de maceração do alimento sólido na colônia 9, na fase de pós-emergência (II) com a hierarquia social de *Mischocyttarus drewseni*

Fase da colônia		Adulto	Posição no rank	Tempo médio de maceração	Alimento		
					líquido	sólido	total
Pós-emergência	II	A	1°	210,0 ± 127,3	3	3	6
		E	2°	425,0 ± 304,0	-	1	1
		C	3°	180,0 ± 0,0	-	1	1
		D	4°	480,0 ± 169,7	-	-	-
		B	5°	293,3 ± 61,1	-	-	-

Tabela 18: Relação da quantificação e qualificação do alimento ingerido (nº de vezes recebido sem distribuição posterior); tempo médio (segundos) de maceração do alimento sólido na colônia 5, na fase de pós-emergência (I, II, III e IV) com a hierarquia social de *Mischocyttarus drewseni*

Fase da colônia		Adulto	Posição no rank	Tempo médio de maceração	Alimento		
					líquido	sólido	total
Pós-emergência	I	C	1°	440,0 ± 503,2	3	-	3
		D	2°	180,0 ± 0,0	3	2	5
	II	C	1°	-	3	-	3
		G	2°	-	2	-	2
		D	3°	-	-	-	-
		F	3°	-	1	-	1
		III	C	1°	245,6 ± 140,2	2	-
	D		2°	30,0 ± 0,0	2	-	2
	F		3°	50,0 ± 0,0	-	-	-
	G		4°	405,0 ± 0,0	-	-	-
	I		5°	-	1	-	1
	H		6°	-	-	2	2
	IV	C	1°	-	2	1	3
		G	2°	-	-	-	-
		J	3°	-	2	-	2
		I	4°	-	2	-	2
		H	5°	-	-	-	-

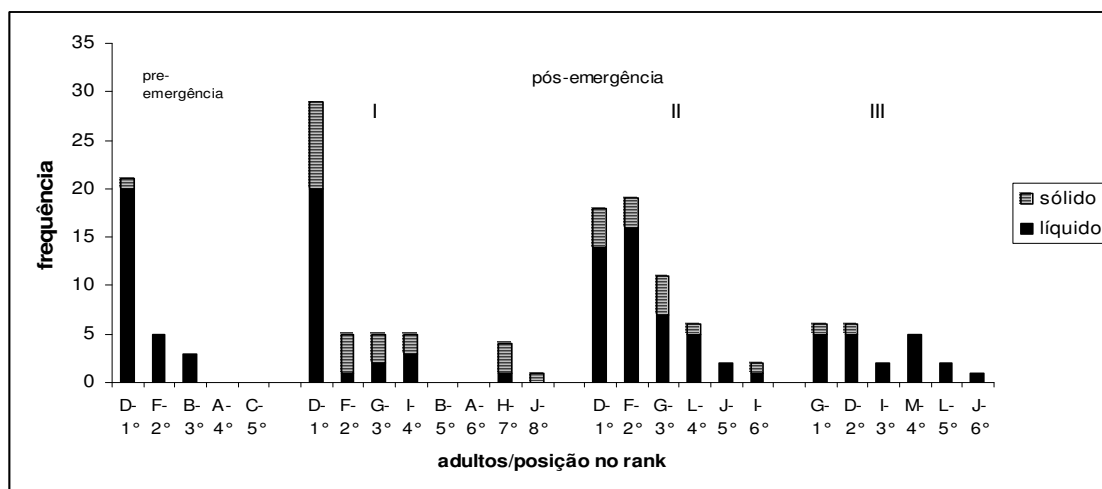


Figura 9: Quantificação e qualificação do alimento ingerido (nº de vezes recebido sem distribuição posterior) pelos adultos da colônia 7, nas fases de pré e pós-emergência (I, II e III) com a posição ocupada pelo adulto na hierarquia social

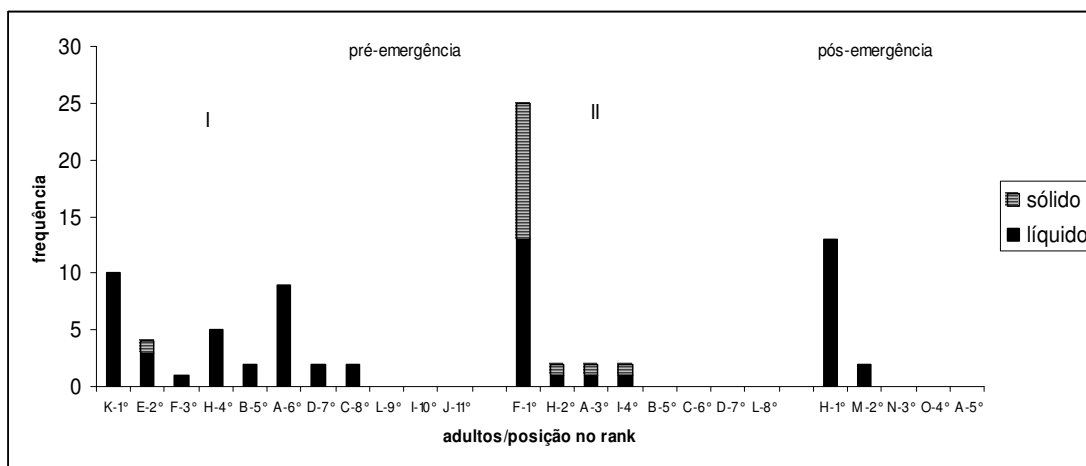


Figura 10: Quantificação e qualificação do alimento ingerido (nº de vezes recebido sem distribuição posterior) pelos adultos da colônia 10, na fase de pré-emergência (I e II) e pós-emergência com a posição ocupada pelo adulto na hierarquia social

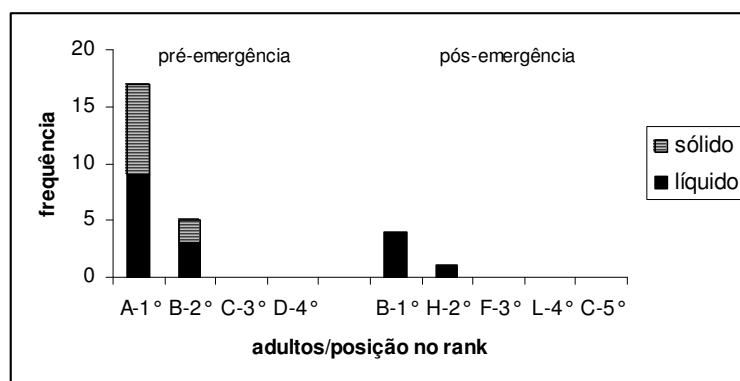


Figura11: Quantificação e qualificação do alimento ingerido (nº de vezes recebido sem distribuição posterior) pelos adultos da colônia 12, na fase de pré e pós-emergência com a posição ocupada pelo adulto na hierarquia social

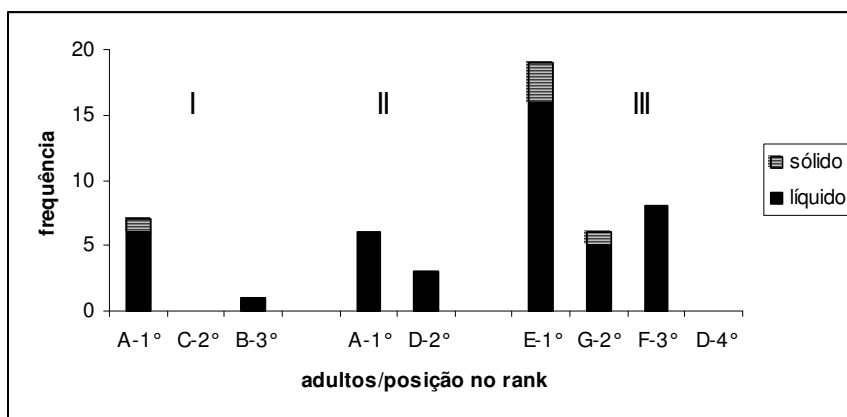


Figura12: Quantificação e qualificação do alimento ingerido (nº de vezes recebido sem distribuição posterior) pelos adultos da colônia 8, na fase de pós-emergência (I, II e III) com a posição ocupada pelo adulto na hierarquia social. *na fase de pré-emergência havia somente uma fêmea

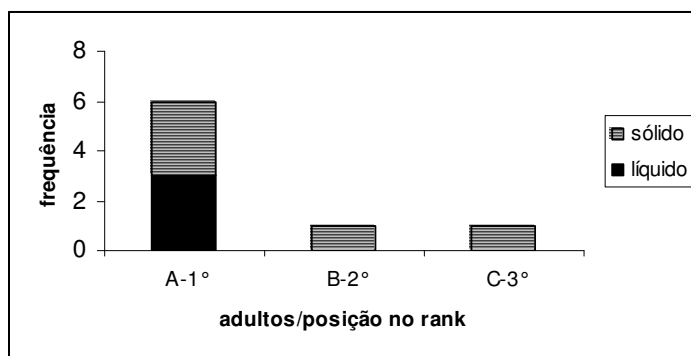


Figura13: Quantificação e qualificação do alimento ingerido (n° de vezes recebido sem distribuição posterior) pelos adultos da colônia 9, na fase de pós-emergência (II) com a posição ocupada pelo adulto na hierarquia social

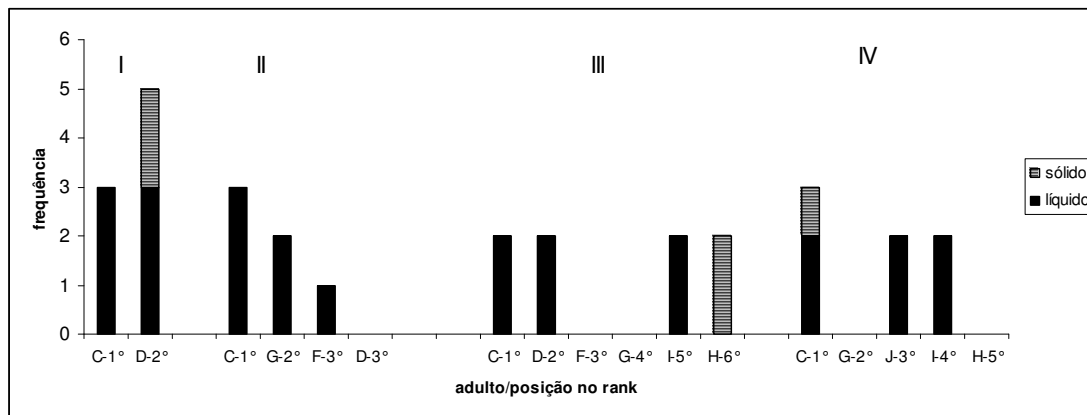


Figura14: Quantificação e qualificação do alimento ingerido (n° de vezes recebido sem distribuição posterior) pelos adultos da colônia 5, na fase de pós-emergência (I, II, III e IV) com a posição ocupada pelo adulto na hierarquia social

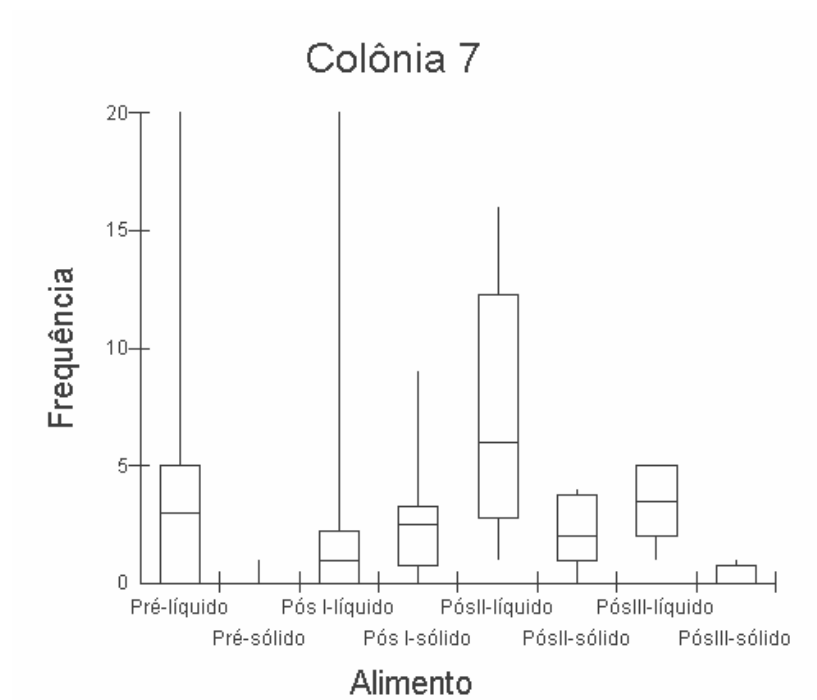


Figura 15: Qualificação do alimento ingerido pelos adultos da colônia 7 de *Mischocyttarus drewseni* durante as fases de pré e pós-emergência (I, II e III)

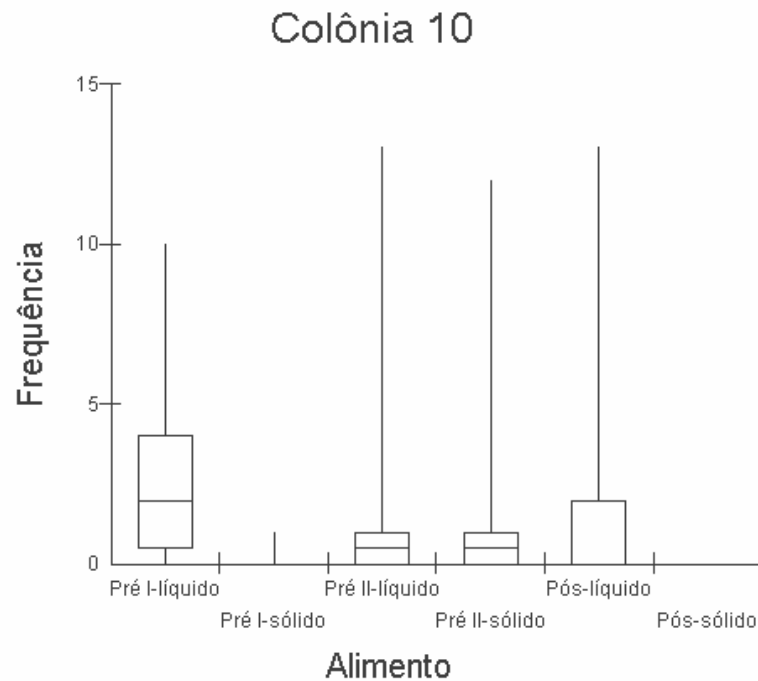


Figura 16: Qualificação do alimento ingerido pelos adultos da colônia 10 de *Mischocyttarus drewseni* durante as fases de pré-emergência (I e II) e pós-emergência

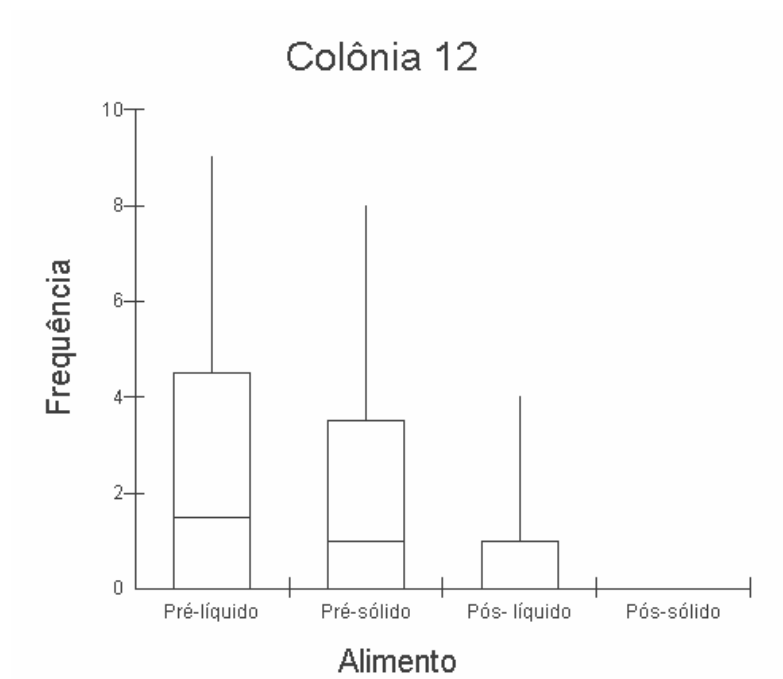


Figura 17: Qualificação do alimento ingerido pelos adultos da colônia 12 de *Mischocyttarus drewseni* durante as fases de pré e pós-emergência

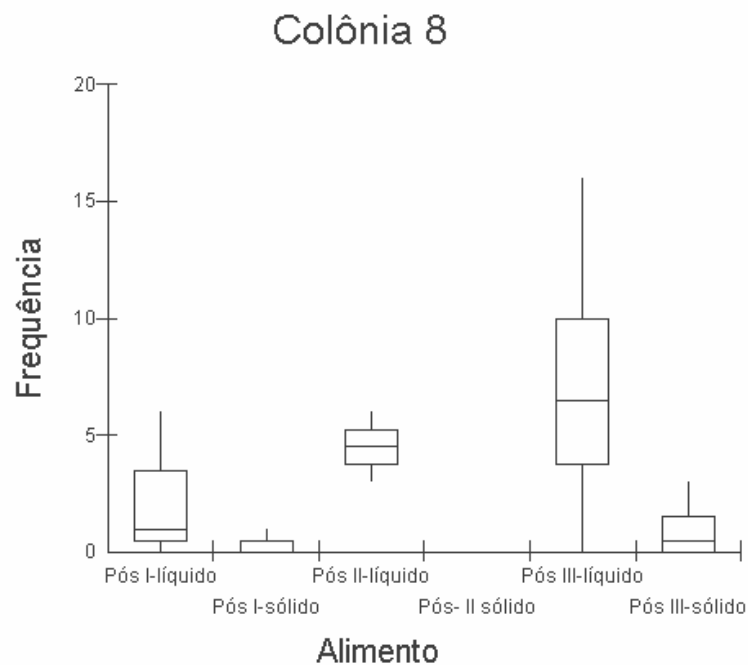


Figura 18: Qualificação do alimento ingerido pelos adultos da colônia 8 de *Mischocyttarus drewseni* durante as fases de pós-emergência (I, II e III)

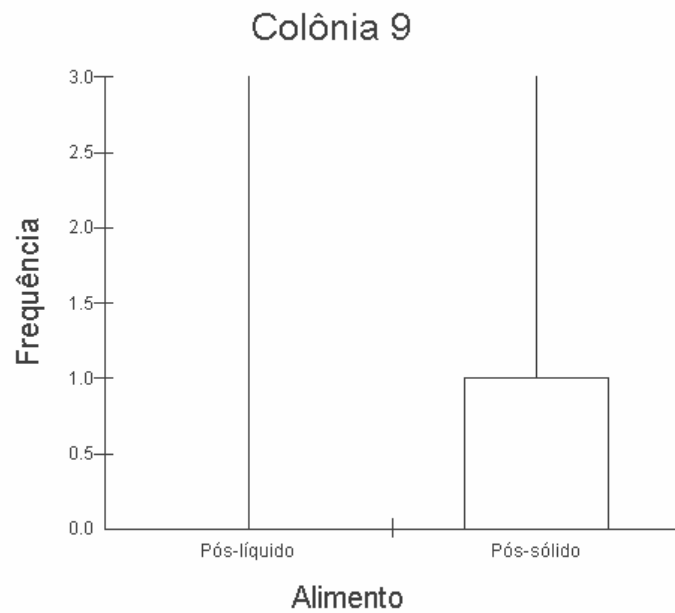


Figura 19: Qualificação do alimento ingerido pelos adultos da colônia 9 de *Mischocyttarus drewseni* durante a fase de pós-emergência

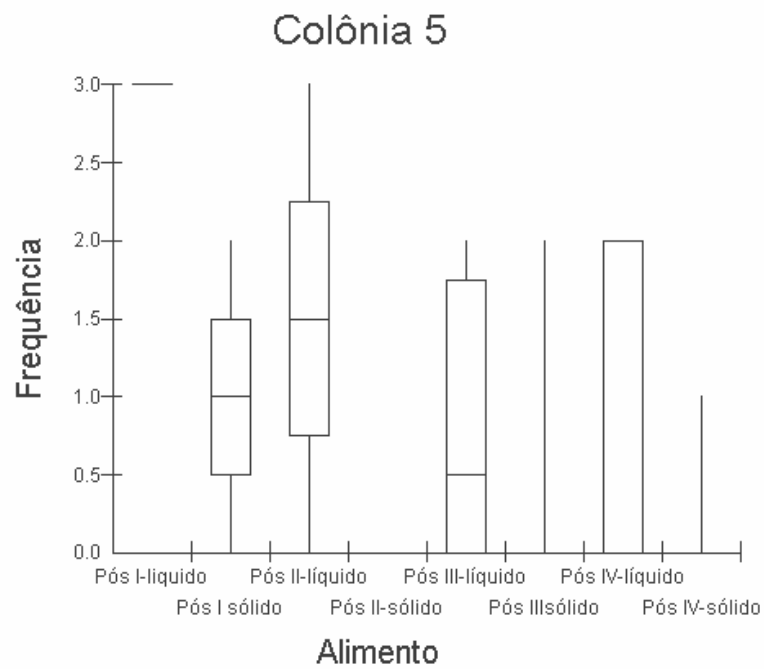


Figura 20: Qualificação do alimento ingerido pelos adultos da colônia 5 de *Mischocyttarus drewseni* durante as fases de pós-emergência (I, II, III e IV)

Além da trofaláxis entre adultos, foi observado no presente trabalho, tempo médio de maceração do alimento sólido (tabelas 13 a 18), pois segundo HUNT (1991, 1994), a mastigação das provisões larvais com ingestão de parte da hemolinfa serve como complemento nutricional, aumentando a fecundidade e longevidade.

De acordo com o teste de Kruskal-Wallis, a relação obtida entre tempos médios de maceração com a posição na hierarquia dos adultos não foi significativa em todas as colônias analisadas, tanto nas fases de pré quanto na pós-emergência:

colônia 7 -	Pré-emergência (H=6,38; gl=2; p=0,04; método de Dunn=ns)
	Pós-emergência I (H=13,53; gl=6; p=0,03; método de Dunn=ns)
colônia 10 -	Pré-emergência II (H=10,48; gl=5; p=0,06)
colônia 12 -	Pré-emergência (H=4,1; gl=3; p=0,24)
colônia 8 -	Pós-emergência II (H=0,12; gl=1; p=0,72)
	Pós-emergência III (H=3,6; gl=2; p=0,16)

Nas colônias 9 e 5, o número de dados foi baixo para se aplicar o teste de Kruskal-Wallis mas, como pode se observar nas tabelas 17 e 18, a relação dos tempos médios com a posição na hierarquia dos adultos também não ocorreu.

As observações da trofaláxis larva-adulto foram feitas nas colônias 7, 10, 12 e 8.

Segundo HUNT (1988), a saliva larval teria sido expressada para prevenir o canibalismo e foi aceita pelos adultos como um nutriente semelhante ao néctar floral, como demonstrou HUNT *et al.* (1982, 1987).

Houve uma tendência da trofaláxis larva-adulto ocorrer com maior frequência no início do ciclo, com redução das taxas de solicitação da saliva larval nas fases mais avançadas, como pode ser observado nas colônias 7, 10 e 12 (Tabelas 13 a 15). Este fato corrobora com a hipótese de HUNT (1991, 1994, 1999), ou seja, altas taxas de doação da saliva larval coincidem com a baixa nutrição no início do ciclo (quando o risco de canibalismo é grande) e as larvas deste período se desenvolvem menos do que as larvas do período do ciclo mais avançado, o qual caracteriza-se por maior nutrição, provavelmente menos risco de canibalismo e reduzidas taxas de solicitação da saliva larval.

Em todas as colônias, com exceção das fases de pós-emergência II das colônias 7 e 8, a maior frequência absoluta de solicitação da saliva larval foi obtida pelas fêmeas dominantes da 1ª posição da hierarquia. Este fato mostra a relação deste comportamento

com a manutenção da alta capacidade reprodutiva das dominantes, que são as principais poedeiras.

No caso da fase de pós-emergência II da colônia 8, a maior frequência absoluta foi obtida pela fêmea D, que era uma fêmea jovem (Figura 1) e na colônia 7 pela J; entretanto, nesta fase, a colônia encontrava-se em conflito (v. item 3.1).

De acordo com o teste de Kruskal-Wallis, os tempos médios de solicitação da saliva larval foram significativamente diferentes apenas na colônia 7 na fase de pré-emergência entre as fêmeas D e F ($H=14,07$; $gl=4$; $p=0,007$; mét. de Dunn= $<0,05$) e na colônia 10 na pré-emergência II, fêmeas F-H/A e L-H/A ($H=20,87$; $gl=5$; $p\leq 0,001$; mét. de Dunn= $<0,05$) e pós-emergência fêmeas M e O ($H=7,86$; $gl=2$; $p=0,01$; mét. de Dunn= $<0,05$).

Entretanto, como se observa nas tabelas 13 a 18, essas diferenças não tiveram relação com a posição na hierarquia.

Desde o clássico estudo de PARDI (1948), a nutrição diferencial entre adultos já havia sido ressaltada como um componente explícito da hierarquia de dominância entre as co-fundadoras de *Polistes*.

A nutrição diferencial entre adultos foi confirmada para *M. drewseni*, já que as fêmeas dominantes em todas as colônias analisadas foram as que ingeriram maior quantidade de alimento e as que mais solicitaram doação de saliva larval. Como observado no item 3.1, essas fêmeas não realizaram atividade de forrageamento, mostrando relação da hierarquia com a manutenção da capacidade reprodutiva das fêmeas dominantes.

O estabelecimento de uma hierarquia de dominância resulta em: 1-distinta vantagem trófica para a fêmea dominante que ingere mais alimento durante as trocas trofaláticas com as menos dominantes (JEANNE, 1972; SPRADBERRY, 1991; RÖSELER, 1991) 2-dominantes permanecem por mais tempo no ninho evitando atividades de custo energético e risco tais como forrageamento as quais são desempenhadas pelas subordinadas (STRASSMAN *et al*, 1984; O'DONNELL, 1998b; MARKIEWCZ & O'DONNELL, 2001). Como consequência, dominantes melhor alimentadas e forrageando menos, desenvolvem mais seus ovários às custas das subordinadas cujos ovários se mantêm num estágio não desenvolvido. Numa associação

de fundadoras, a fêmea dominante é a principal poedeira (WILSON, 1971; SPRADBERY, 1973; 1991; WEST-ERBERHARD, 1981; RÖSELER, 1991).

Segundo MARKIEWICZ & O'DONNELL (2001) o balanço energético sustenta o sistema dinâmico de determinação de castas em vespas tropicais e no estudo com *Mischocyttarus mastigophorus*, estes autores propõem um sistema de *feedback* que integra dominância, desenvolvimento das tarefas, nutrição e fisiologia reprodutiva.

Outros trabalhos mostram evidências de determinação imaginal de castas como em *Ropalidia marginata*. GADAGKAR *et al.* (1988, 1990) mostraram nesta espécie, que a taxa de alimentação durante a vida adulta é importante para a fêmea se tornar ou não poedeira.

KEEPING (2002) mostrou evidências de que a determinação pré-imaginal influencia a diferenciação de castas em *Belonogaster petiolata*, porém sugere que fatores imaginais mantêm e reforçam a dominância social da rainha. As rainhas desta espécie foram as que mais receberam alimento e as que mais solicitaram saliva larval.

As fêmeas dominantes ingeriram mais alimento líquido (carboidratos) do que sólido (proteínas), mas considerando somente o alimento sólido, foram as que receberam mais este tipo de alimento quando comparado com as fêmeas das posições inferiores. Este fato está relacionado com o maior desenvolvimento ovariano destas fêmeas, ou seja, com a manutenção da alta capacidade reprodutiva das dominantes que são as principais poedeiras.

De acordo com HUNT (1991, 1994), as rainhas poedeiras precisam obter uma adequada quantidade de carboidratos e principalmente proteínas na forma líquida para ter os elevados graus de oviposição que caracterizam um taxa social. Tal nutrição seria obtida através de três comportamentos alimentares, os quais teriam contribuído para a evolução da eusocialidade: mastigação das provisões larvais com ingestão de parte da hemolinfa, trofaláxis entre adultos, associada com interações de dominância e subordinação, contribuindo assim, para a determinação das operárias subordinadas (determinadas por nutrição deficiente na fase adulta) e manutenção das operárias ontogenéticas (determinadas por deficiente nutrição larval) e a trofaláxis larva-adulto.

MURAKAMI (2003) observou para *Mischocyttarus cassununga* maior consumo de alimento sólido (proteínas), tanto das larvas quanto dos adultos, e sugeriu que o maior consumo de proteínas nesta espécie está relacionado à manutenção da capacidade

reprodutiva das dominantes que permanecem por longo tempo nesta posição, já que as substituições entre as fêmeas praticamente não ocorrem.

Já em *M. drewseni*, o maior consumo na fase adulta foi para alimento líquido (carboidratos). Nesta espécie, as rainhas são freqüentemente substituídas (v. item 3.1), ou seja, as dominantes permanecem por menos tempo nesta posição em comparação às dominantes de *M. cassununga*, não necessitando de um consumo maior de proteínas.

3.4 –Manipulação experimental

A manipulação experimental foi realizada nas colônias 14 e 16 (fase de pré-emergência) e nas colônias 13 e 15 (fase de pós-emergência subfases pré e pós-macho). Os resultados podem ser observados nas figuras 21 a 24.

Nas colônias 13 e 14, antes da manipulação, houve uma relação da quantidade de alimento consumida e a posição na hierarquia. Já nas colônias 15 e 16, essa relação não ocorreu, uma vez que na colônia 16, a fêmea G (2^a) recebeu menos alimento do que a L(3^a), e na colônia 15, a fêmea G (3^a) recebeu menos alimento do que a E (4^a). Entretanto, em todas as colônias as fêmeas dominantes foram as que mais ingeriram alimento.

Após a retirada temporária das dominantes, em todas as colônias, as fêmeas que as substituíram foram as que ocupavam a 2^a posição na hierarquia e passaram a ser as primeiras a solicitar alimento das forrageadoras, e foram as que receberam alimento em maior quantidade. Nos casos das colônias 13, 14 e 15, as fêmeas substitutas foram as únicas a receber e na colônia 16, houve uma relação com a posição na hierarquia. O indivíduo G que substituiu a dominante foi o que mais recebeu alimento, a L que passou para a 2^a posição recebeu mais do que a I, que passou para a 3^a posição.

Em todas as colônias, após a devolução das dominantes originais, a hierarquia foi reestabelecida e estas voltaram à posição α , e as fêmeas que as substituíram voltaram à posição β . Uma vez na posição α novamente, foram as que receberam as maiores quantidades de alimento, sendo que as que voltaram à posição β , receberam as segundas maiores quantidades.

Diante dos resultados obtidos com a manipulação experimental, pode se observar que a relação da quantidade de alimento consumida e o posicionamento na hierarquia ocorreu somente nas colônias 13 (pós-emergência) e 14 (pré-emergência), nas quais os indivíduos que substituíram as dominantes foram os que ocupavam a posição β e foram os que mais receberam alimento diretamente além das dominantes. Entretanto, em todas as colônias, a fêmea da posição α foi a que mais recebeu alimento diretamente, ou seja, este posto resulta em vantagem trófica para a dominante, o que é importante para a manutenção e desenvolvimento dos ovários.

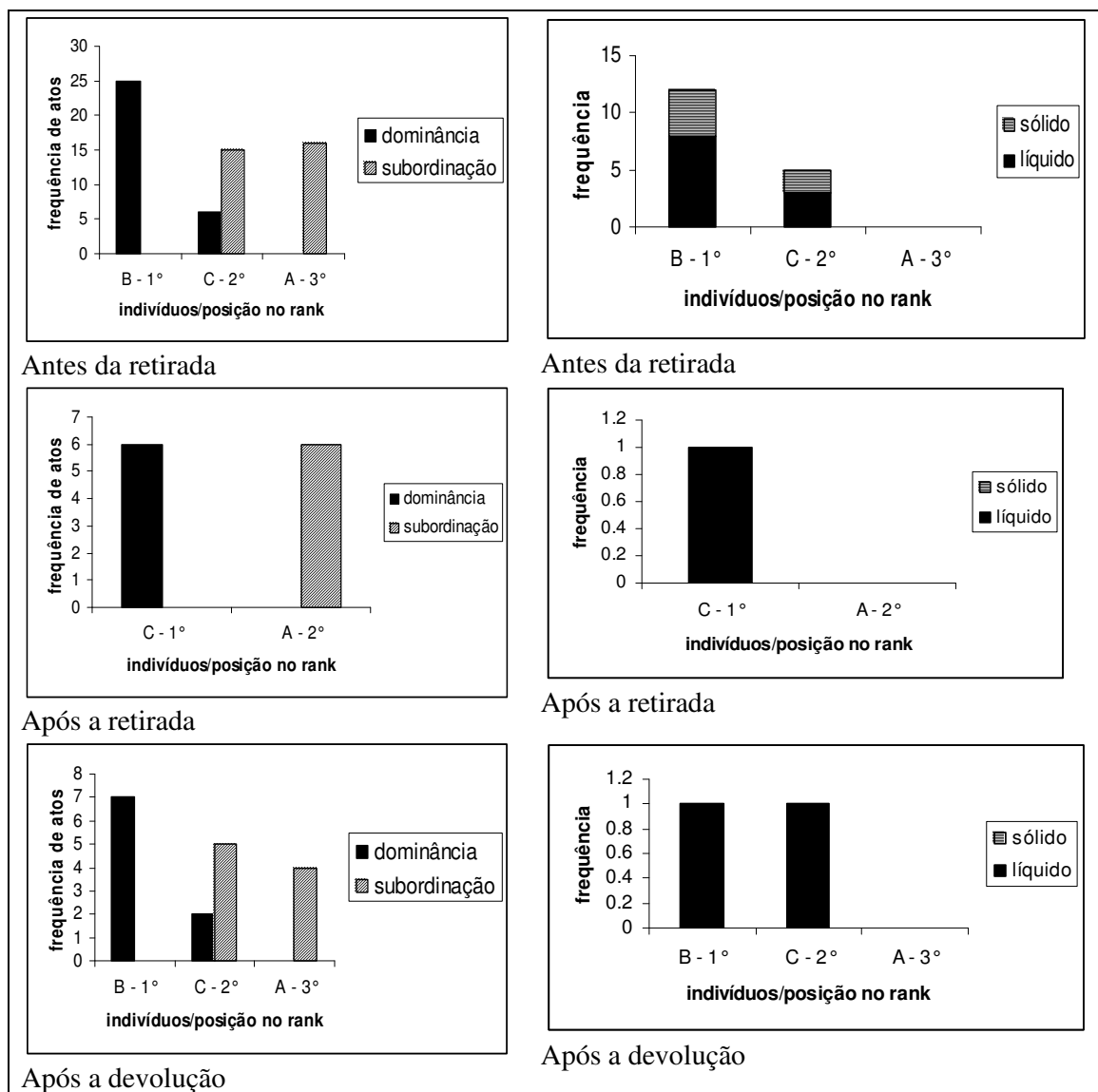


Figura 21: Relação de dominância e subordinação e quantificação do alimento ingerido antes, após a retirada e devolução da fêmea dominante na colônia 14, fase de pré-emergência, de *Mischocyttarus drewseni*

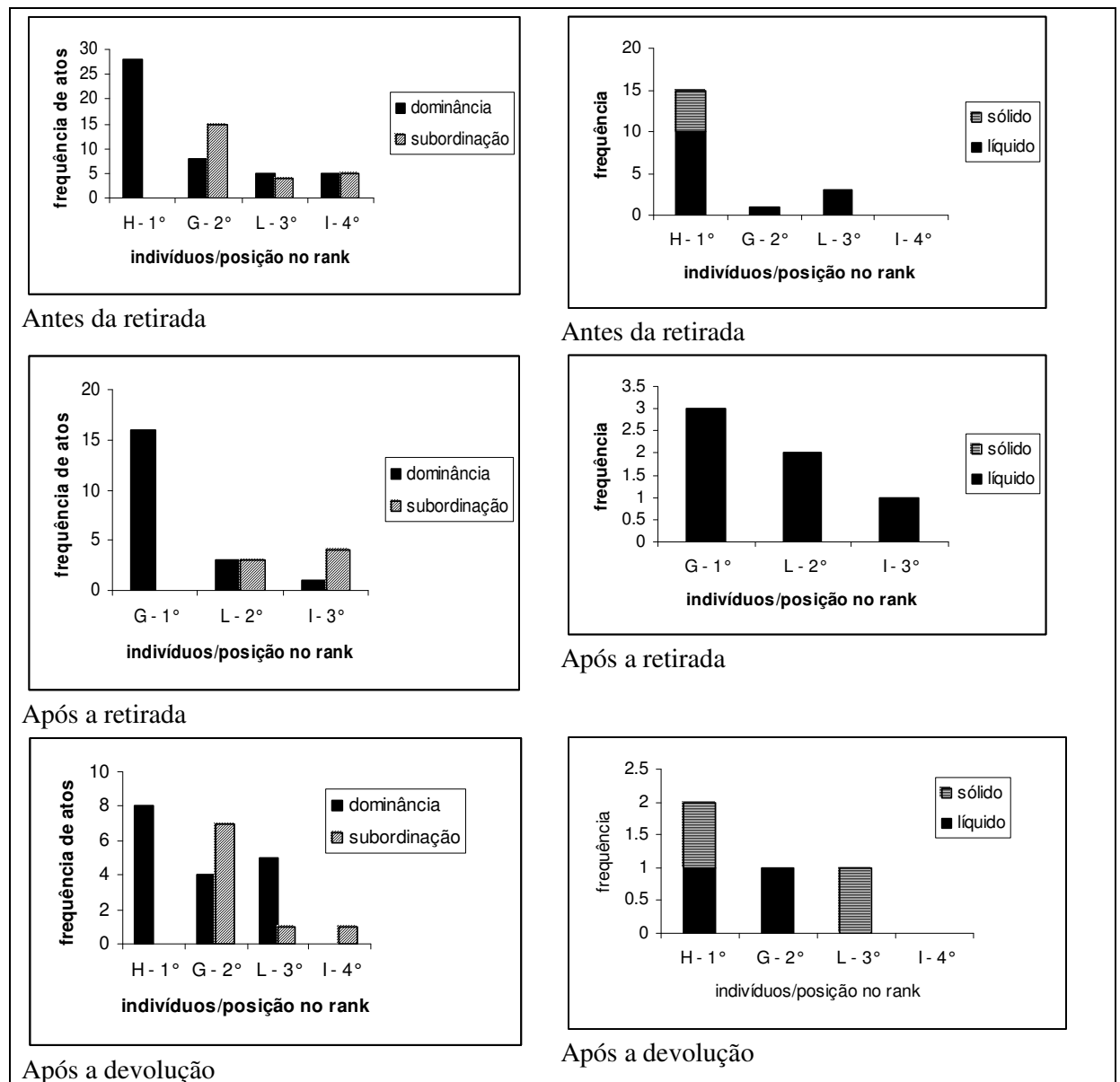


Figura 22: Relação de dominância e subordinação e quantificação do alimento ingerido antes, após a retirada e devolução da fêmea dominante na colônia 16, fase de pré-emergência, de *Mischocyttarus drewseni*

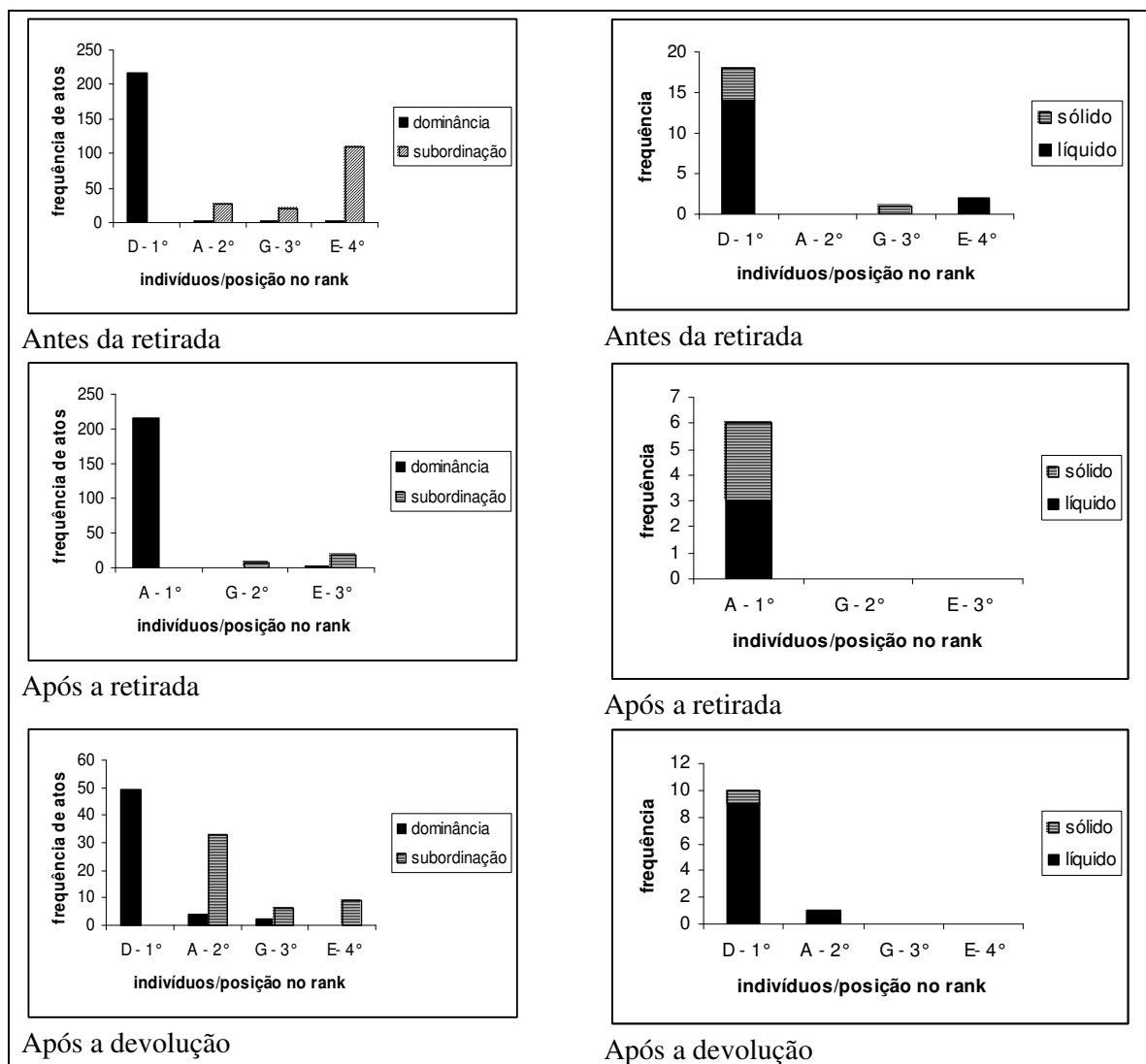


Figura 23: Relação de dominância e subordinação e quantificação do alimento ingerido antes, após a retirada e devolução da fêmea dominante na colônia 15, fase de pós-emergência, de *Mischocyttarus drewseni*

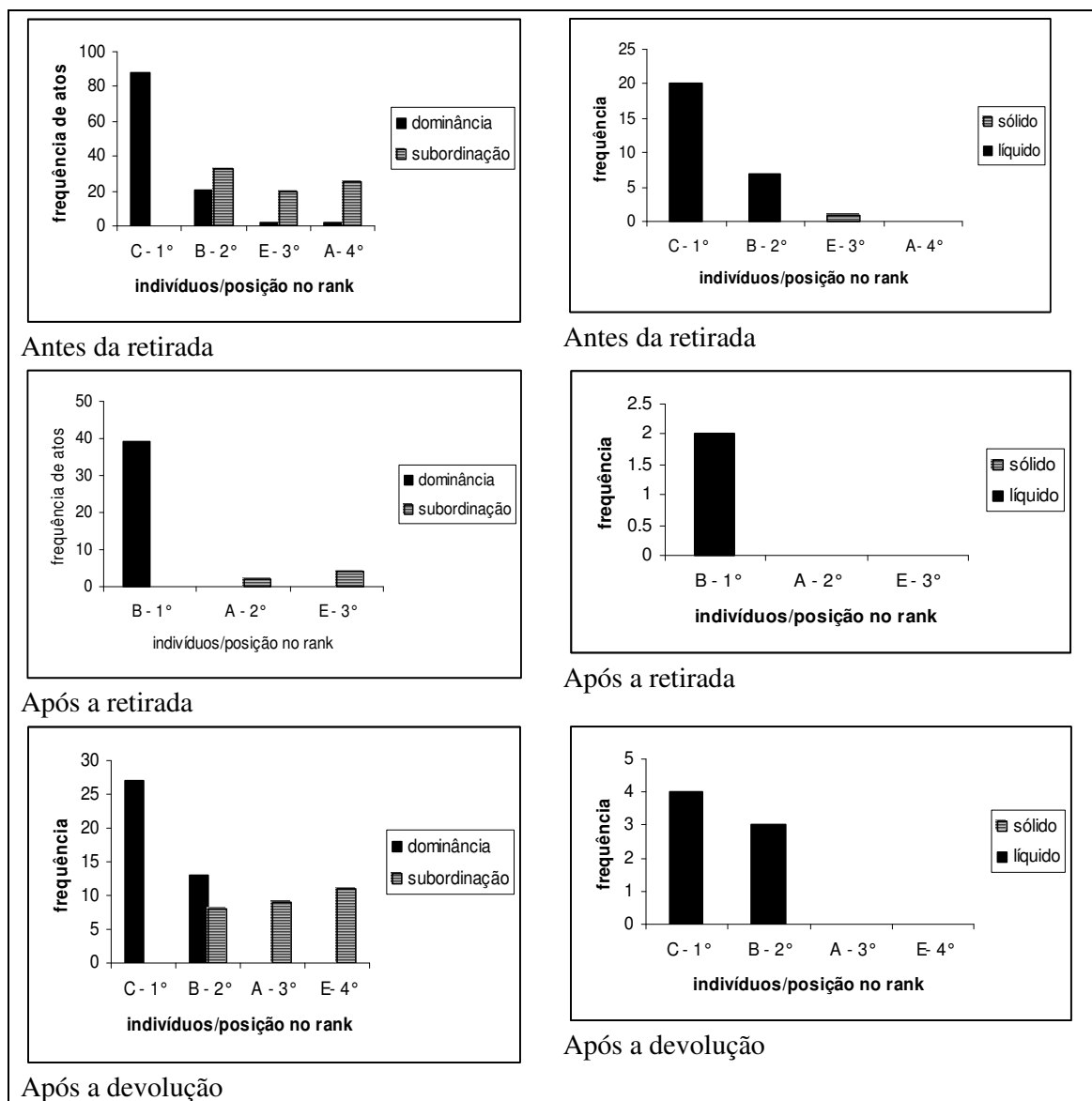


Figura 24: Relação de dominância e subordinação e quantificação do alimento ingerido antes, após a retirada e devolução da fêmea dominante na colônia 13, fase de pós-emergência, de *Mischocyttarus drewseni*

Este resultado pode ser melhor visualizado nas colônias 15 e 16, as quais evidenciam que uma vez adquirida a 1^a posição, as fêmeas passam a receber maior quantidade de alimento.

Estes resultados concordam com os resultados já apresentados no item 3.1, ou seja, que o estabelecimento de uma hierarquia de dominância resulta em distinta vantagem trófica para a fêmea dominante, que ingere mais alimento durante as trocas trofaláticas com as menos dominantes (JEANNE, 1972; SPRADBERRY, 1991; RÖSELER, 1991).

Esta distinta vantagem trófica para as dominantes é importante para o desenvolvimento de seus ovários (GADAGKAR *et al.*, 1988), pois em uma associação de fundadoras, a fêmea α sempre bota a maioria dos ovos (SPRADBERY, 1991).

3.5 – Diferenciação morfológica de castas

3.5.1 – Padrões de desenvolvimento ovariano, inseminação e idade relativa

Nas colônias 13, 14, 15 e 16, a idade real dos indivíduos não pode ser determinada, pois os mesmos já se encontravam no ninho no início das observações.

A idade relativa foi definida utilizando os padrões de quantidade relativa de tecido adiposo (I-pouco, II-bastante e III-muito), pigmentação progressiva a linha transversal do 5º esternito de a (claro) até e (preto) e desgaste alar (0 – sem desgaste; 1 a 3 desgaste em ordem crescente) (SHIMA, *et al.*, 1998, 2003; NODA, *et al.* 2003).

A colônia 14 foi fundada após o ninho ter sido derrubado, possivelmente por ação antrópica. O ninho da colônia 16 foi encontrado no chão após um período de chuvas e a colônia foi fundada novamente por pleometrose, por 15 fêmeas e um macho. Este fato justifica a coloração escura dos esternitos (e-f) encontrada nas fêmeas desta colônia.

Desgaste alar foi encontrado somente na fêmea C da colônia 5 (padrão 2). Esta era uma forrageadora típica.

Os resultados obtidos quanto ao desenvolvimento ovariano encontrado nas fêmeas de *M. drewseni* podem ser observados nas tabelas 19 e 20 e nas figuras 25 (pré-emergência) e 26 (pós-emergência).

Os ovários padrão A apresentaram-se com ovariolos filamentosos sem desenvolvimento de oócitos; o padrão B evidenciou oócitos em início de desenvolvimento ($n = 7,8 \pm 2,52$); o padrão C, com alguns oócitos ($n = 10 \pm 4,14$) e ovos maduros ($n = 3,33 \pm 1,96$) e padrão D, com vários óvulos maduros ($n = 8,2 \pm 4,32$) e oócitos imaturos ($n = 23,4 \pm 12,56$).

Das colônias em fase de pré-emergência (tabela 19), a colônia 16 apresentou uma fêmea inseminada com ovários desenvolvidos padrão D1, e as outras fêmeas não inseminadas, que apresentaram pouca variação no desenvolvimento dos ovários, apenas padrões A ou B. Este fato pode ser explicado pela idade relativa dos indivíduos, já que as fêmeas apresentaram padrão de esternito escuro e idade mais avançada, indicando que a hierarquia já estava estabelecida. Na colônia 14, as fêmeas apresentaram desenvolvimento ovariano gradual diminuindo com a posição na hierarquia, como pode ser observado na tabela 19 e figura 25. Esta colônia apresentou duas fêmeas inseminadas, a B com ovários desenvolvidos, padrão C2 e a C, com padrão C1. Esta

fêmea ocupou a segunda posição na hierarquia e, foi a que substituiu a dominante na manipulação experimental (Figura 21). Antes da substituição das fêmeas, foi a que recebeu a segunda maior quantidade de alimento diretamente sem distribuição posterior, indicando uma relação entre a quantidade de alimento consumida e o desenvolvimento dos ovários. A presença de duas fêmeas inseminadas nesta espécie eusocial primitiva pode estar relacionada ao tipo de fundação desta colônia (provável ação antrópica).

Na fase de pós-emergência (tabela 20), as colônias apresentaram uma fêmea inseminada com ovários padrão D1/D2 e as não inseminadas, uma variação no desenvolvimento ovariano, sendo que em algumas, os ovários estavam desenvolvidos, padrões C1 e C2. Este desenvolvimento não apresentou relação com a posição na hierarquia mas, em todos os casos, com exceção da fêmea C (colônia 12), as fêmeas não inseminadas que apresentaram ovários desenvolvidos eram jovens, como pode ser observado pelo padrão de esternito de coloração clara. No caso da colônia 12, a fêmea L foi a que mais recebeu agressões da dominante (v. ítem 3.1) e com 16 dias (tabela 20) já apresentava ovários desenvolvidos (padrão C2) indicando que esta fêmea poderia vir a substituir a sua “mãe” já que em *M. drewseni*, a substituição das rainhas por suas filhas é uma ocorrência comum (v. ítem 3.1 e JEANNE, 1972). No caso da colônia 15, a fêmea F poderia ter emergido já com seus ovários desenvolvidos, ainda que parcialmente, uma vez que quando coletada possuía cerca de 6 dias e já apresentava ovários padrão C2. Como a fêmea G, desta mesma colônia, também possuía cerca de 6 dias e apresentou ovários em início de desenvolvimento (padrão B) isto pode indicar que a fêmea F provavelmente já seria uma dominante em potencial. Para se confirmar estes resultados é necessário exame dos ovários por exemplo no estágio de pupa. Este é um aspecto interessante para ser explorado em estudos futuros.

As fêmeas inseminadas apresentaram ovários desenvolvidos, padrão D1/D2, ocuparam a primeira posição na hierarquia e foram as que mais receberam alimento diretamente (Figuras 21 a 24), mostrando a importância da alimentação na fase adulta para o desenvolvimento dos ovários.

De acordo com PAES-DE-OLIVEIRA & CRUZ-LAMDIM (2003), em abelhas adultas de *Melipona quadrifasciata anthidioides*, o papel principal do tecido gorduroso é a síntese da vitelogenina, já que este tecido somente aparece bem desenvolvido durante a vitelogênese em rainhas.

Os resultados encontrados em *M. drewseni* mostram relação do desenvolvimento ovariano com conteúdo de tecido gorduroso, já que todas as fêmeas inseminadas (ovários padrão C2, D1 e D2) apresentaram bastante (padrão II) tecido gorduroso, e a maioria das fêmeas não inseminadas apresentou pouco (padrão I).

Os resultados observados em *Belonogaster petiolata* (KEEPING, 2002) também mostram a importância do tecido gorduroso como precursor fisiológico para o desenvolvimento dos ovários. O autor sugere que a variabilidade no conteúdo do tecido gorduroso é um importante fato que influencia a fertilidade de fundadoras, operárias e potenciais fundadoras (*gynes*).

Os resultados do item 3.1 mostraram que as fêmeas dominantes de *M. drewseni* são as que permanecem mais tempo no ninho e as que menos realizaram atividades de forrageamento. Estes resultados concordam com o proposto por MARKIEWICZ & O'DONNELL (2001), em que o acúmulo de nutrientes (tecido gorduroso) e o desenvolvimento ovariano estão relacionados ao desenvolvimento das atividades na colônia. Indivíduos dominantes evitam atividades que gastem energia, direcionando-a para as reservas nutricionais aumentando o potencial reprodutivo.

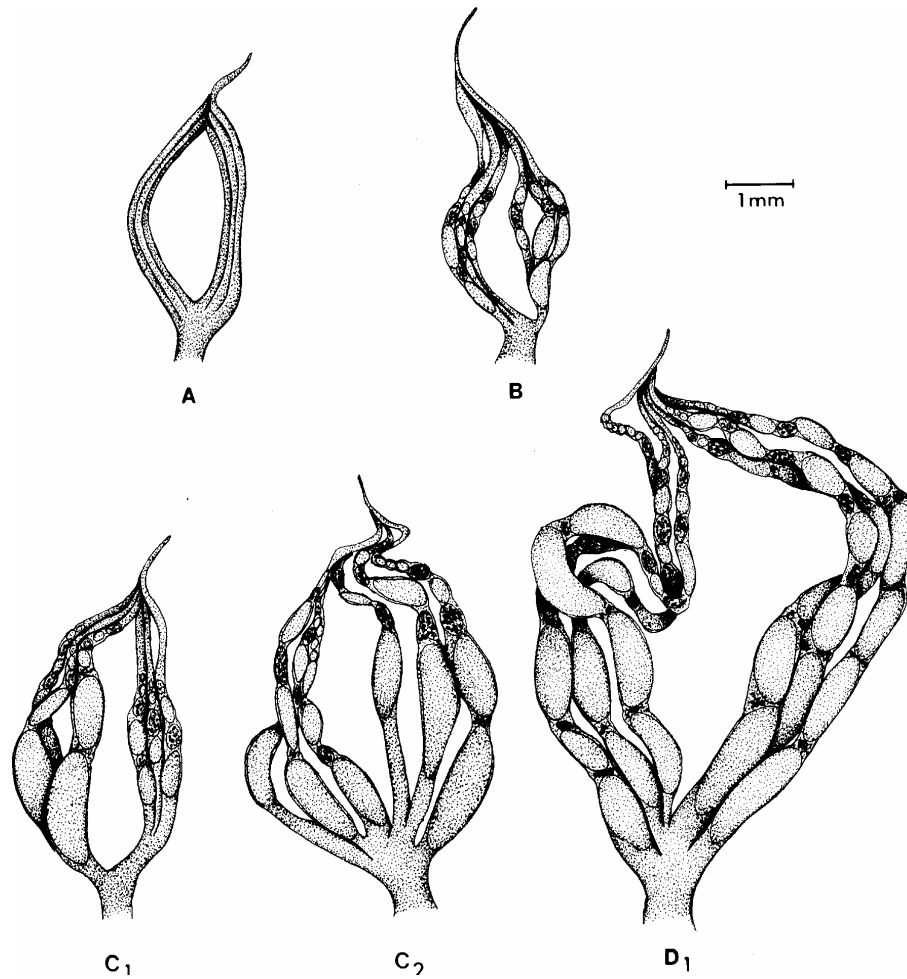


Figura 25: Padrões de desenvolvimento ovariano em *Mischocyttarus drewseni* nas colônias em fase de pré-emergência, A-ovários sem desenvolvimento, B-ovários com oócitos em início de desenvolvimento, C1 e C2-ovários com alguns ovos maduros, D1-ovários com vários ovos maduros e oócitos imaturos.

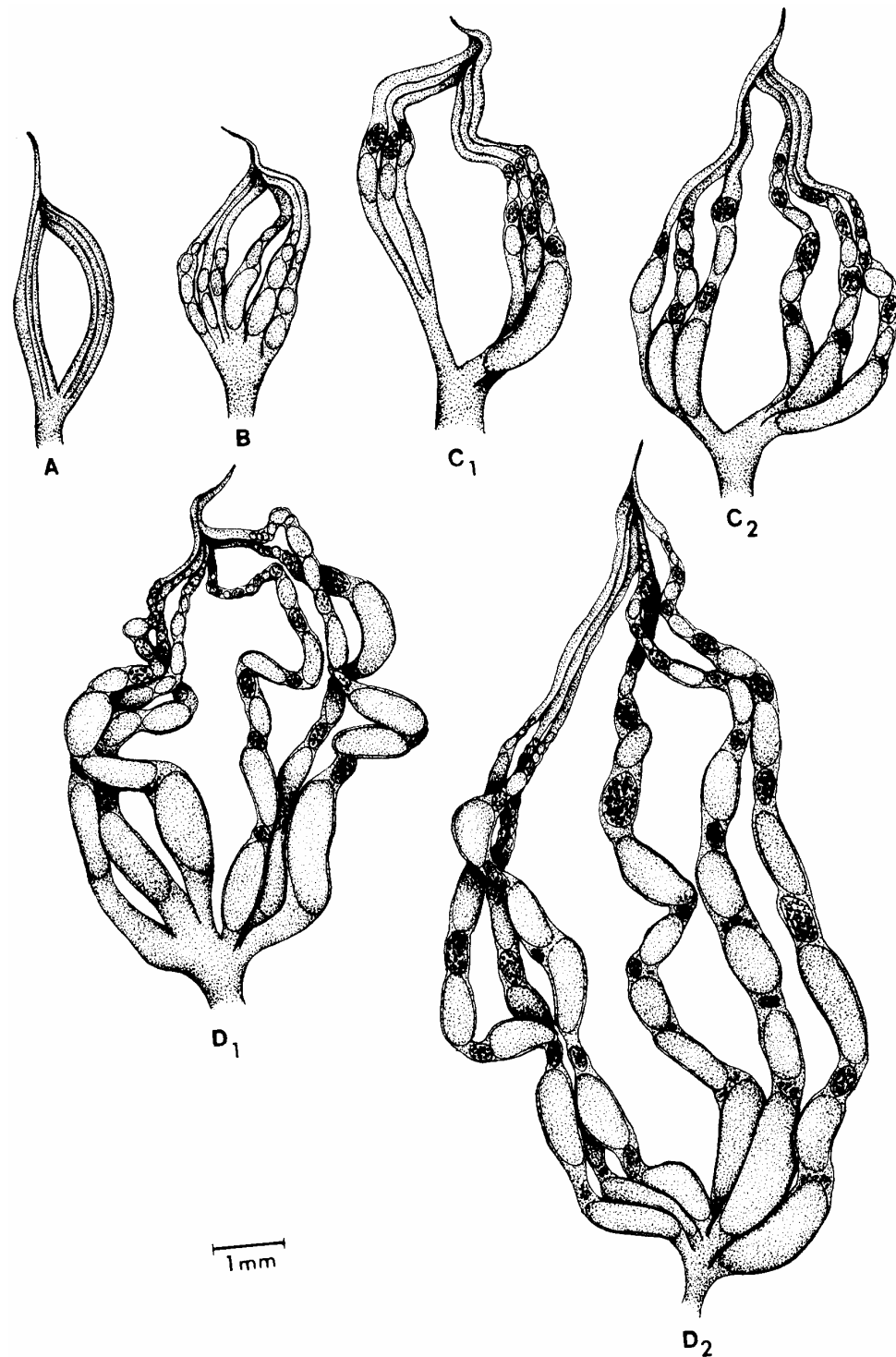


Figura 26: Padrões de desenvolvimento ovariano em *Mischocyttarus drewseni* nas colônias em fase de pós-emergência, A-ovários sem desenvolvimento, B-ovários com oócitos em início de desenvolvimento, C1 e C2-ovários com alguns ovos maduros, D1 e D2-ovários com vários ovos maduros e oócitos imaturos

Tabela 19: Padrões de desenvolvimento ovariano, inseminação e idade relativa das fêmeas de *Mischocyttarus drewseni* nas colônias em fase de pré-emergência

Colônia	rank	Indivíduos	Padrão ovariano	inseminação	Tecido gorduroso	Padrão esternito	Desgaste alar	Idade real (dias)
14	1°	B	C2	Sim	II	e	0	—
	2°	C	C1	Sim	II	e	0	—
	3°	A	B	não	I	a	0	—
16	1°	H	D2	Sim	II	f	0	—
	2°	G	A	Não	I	f	0	—
	3°	L	A	Não	I	f	0	—
	4°	I	A	Não	I	f	0	—
	6°	A	B	Não	I	f	0	—
	7°	E	A	Não	I	f	0	—
	9°	J	A	Não	I	e	0	—
	10°	C	A	Não	I	e	0	—

Tabela 20: Padrões de desenvolvimento ovariano, inseminação e idade relativa das fêmeas de *Mischocyttarus drewseni* nas colônias em fase de pós-emergência

Colônia	rank	Indivíduos	Padrão ovariano	inseminação	Tecido gorduroso	Padrão esternito	Desgaste alar	Idade real (dias)
12	1°	B	D2	Sim	II	e	0	mín 69
	2°	H	B	não	I	c	0	18 a 20
	3°	F	A	não	I	a	0	24
	4°	L	C2	não	I	a	0	16
	5°	C	C1	não	I	d	2	mín 69
13	1°	C	D1	Sim	II	f	0	–
	2°	B	B	Não	I	a	0	–
	3°	A	A	Não	I	e	0	–
	4°	F	A	Não	I	a	0	4 a 7
	5°	D	B	Não	I	a	0	–
15	1°	D	D1	Sim	II	a	0	–
	2°	A	C2	Não	II	a	0	–
	3°	G	B	Não	II	a	0	4 a 6
	4°	E	C2	Não	I	a	0	–
	5°	H	B	Não	I	a	0	2
	6°	C	A	Não	I	a	0	–
	7°	F	C2	Não	II	a	0	4 a 6
	8°	B	C1	Não	II	a	0	–

3.5.2 – Análise morfométrica

Os resultados obtidos encontram-se na tabela 21. As variáveis foram medidas em unidades oculares (u.o.) e depois convertidas para mm, e para a análise morfométrica, as fêmeas de todas as colônias foram agrupadas em inseminadas (I) e não inseminadas (NI).

Na tabela 21, pode se observar que o teste-t Student apresentou diferença significativa ($p < 0,05$) para duas variáveis (CM – $p = 0,01$ e LT3 – $p = 0,04$). As fêmeas inseminadas apresentaram o comprimento do mesoscuto (CM) e a largura do 3º tergito gastral (LT3) maiores.

Em *M. drewseni*, os resultados encontrados quanto à morfometria não mostraram nítida diferença de castas. Entretanto, as fêmeas inseminadas mostraram maior comprimento do mesoscuto (CM), que está relacionado a um tórax maior, o que pode ser importante na disputa física entre as fêmeas pelas posições hierárquicas, o que é comum nesta espécie. Estas fêmeas mostraram também maior largura do tergito (LT3), que está relacionada a um gáster maior, ou seja, maior potencial reprodutivo, indicando que este caráter pode ser importante na seleção dessas fêmeas para inseminação.

Diferenças entre rainhas inseminadas e não inseminadas de *Protonectarina sylveirae* (SHIMA *et al.*, 2003) foram encontradas no desenvolvimento ovariano, quantidade de tecido gorduroso e nos 3º e 4º tergitos. Estes foram maiores nas inseminadas do que em rainhas não inseminadas e com ovários não desenvolvidos. Estes autores sugerem que estes caracteres podem ser importantes para a seleção de rainhas maiores no curso do ciclo colonial.

MURAKAMI (2003) também encontrou diferenças no 3º tergito entre fêmeas inseminadas e não inseminadas, sugerindo que somente fêmeas com gáster adaptados a acomodar grande desenvolvimento ovariano podem ser inseminadas e se tornarem poedeiras.

De acordo com BLACKITH (1958), nas vespas sociais, se as diferenças alométricas de castas existem, elas são mais pronunciadas nas estruturas do gáster.

Mischocyttarus drewseni não apresentou diferenças morfológicas nítida entre dominantes e subordinadas.

Em *Polistes lanio* GIANNOTTI & MACHADO (1999) e *P. satan* (TANNURE-NASCIMENTO, 2002) não foram observadas diferenças morfológicas entre as castas. Entretanto em várias espécies de *Polistes* fêmeas dominantes tendem a ser maiores do que subordinadas (GOBBI, 1977; DROPKIN & GAMBOA, 1981; SULLIVAN & STRASSMANN, 1984; PREZOTTO, 2001).

Até recentemente, diferenças morfológicas eram consideradas ausentes entre castas das vespas Polistinae de fundação independente. WENZEL (1992) mostrou para *Ropalidia galimatia* (= *R. ignobilis*) que rainhas e operárias são distintas, não somente em tamanho, mas também em forma. KEEPING (2002) também mostrou diferenças morfológicas entre castas de *Belonogaster petiolata*, sugerindo que as diferenças externas na morfologia e fisiologia reprodutiva entre as castas ocorrem pré-imaginalmente, e que a dominância social da rainha mantém as operárias subordinadas.

Evidências de determinação de pré-imaginal de castas através de estudos morfométricos têm se acumulado em Epiponini, como revisto por NOLL *et al.* (2004). Neste estudo, os autores mostram evidências tanto de determinação pré quanto pós-imaginal e sugerem diferentes tipos de regulação social neste grupo.

Tabela 21: Médias, desvios-padrão e valores de t observados, de 13 caracteres mensurados em fêmeas inseminadas (I) e não inseminadas (NI) das colônias analisadas de *Mischocyttarus drewseni*

Caracteres mensurados	Médias e desvio padrão I (n=6)	Médias e desvio padrão NI (n=23)	Valores de t observados	P
CA	5,36 ± 0,38	5,20 ± 0,59	0,63	0,53
LC	3,01 ± 0,11	2,98 ± 0,10	0,55	0,60
DmI	1,42 ± 0,05	1,39 ± 0,10	0,64	0,52
CC	3,00 ± 0,39	2,88 ± 0,15	1,29	0,20
CM	2,59 ± 0,29	2,35 ± 0,17	2,56*	0,01*
CME	5,29 ± 0,39	5,06 ± 0,24	1,88	0,07
AME	3,31 ± 0,19	3,26 ± 0,16	0,66	0,51
AAT1	0,79 ± 0,07	0,77 ± 0,07	0,61	0,54
ABT1	0,44 ± 0,05	0,49 ± 0,07	-1,50	0,13
CT1	4,27 ± 0,34	4,12 ± 0,29	1,10	0,28
AT3	2,19 ± 0,19	2,12 ± 0,15	0,95	0,35
LT3	5,06 ± 0,24	4,79 ± 0,28	2,16*	0,04*
AT4	2,10 ± 0,15	1,98 ± 0,18	1,50	0,14
LT4	5,08 ± 0,26	4,90 ± 0,33	1,28	0,21

4 – CONCLUSÕES

a) Existe forte tendência das castas de *Mischocyttarus drewseni* não serem determinadas pré-imaginalmente do ponto de vista nutricional, já que a grande maioria das colônias não mostrou relação entre a quantidade de alimento ingerido pelas larvas e o posicionamento ocupado pelos respectivos adultos na escala social. Em apenas uma colônia tal determinação foi observada, indicando assim, variação intracolonial.

b) Em uma das colônias, a determinação de castas ocorreu sob a forma de castração nutricional, ou seja, a larva que doou significativamente quantidade maior de saliva ao adulto, tornou-se forrageadora. Além disto, a doação da saliva larval ocorreu com maior frequência na fase de pré-emergência do que na pós-emergência, indicando incidência maior de castração nutricional no início do ciclo. Como esse resultado não foi unânime para todas as colônias, pode-se afirmar que existe variação em *M. drewseni* quanto a esse aspecto.

c) A nutrição diferencial entre adultos foi confirmada para *Mischocyttarus drewseni*, já que as fêmeas dominantes em todas as colônias analisadas foram as que ingeriram maior quantidade de alimento e as que mais solicitaram doação de saliva larval. Essas fêmeas não realizaram atividade de forrageamento, mostrando relação da hierarquia com a manutenção da capacidade reprodutiva das fêmeas dominantes.

d) As fêmeas dominantes ingeriram mais alimento líquido (carboidratos) do que sólido (proteínas), mas considerando somente o alimento sólido, em relação às fêmeas das posições inferiores, foram as que mais receberam este tipo de alimento. Este fato está relacionado com o maior desenvolvimento ovariano destas fêmeas, ou seja, com a manutenção da alta capacidade reprodutiva das dominantes que são as principais poedeiras. Por outro lado, a ingestão maior de carboidratos é suficiente para manter a dominante em suas posições, que podem ser ocupadas por outra. A alta capacidade reprodutiva das dominantes foi confirmada pelo desenvolvimento ovariano encontrado nestas fêmeas, padrões C2, D1 e D2, que também apresentaram mais tecido gorduroso do que as subordinadas.

e) As dominantes apresentaram maior comprimento do mesoscuto (CM) e maior largura do tergito (LT3) ($p < 0,05$) do que as fêmeas não inseminadas, indicando uma pré-adaptação destas fêmeas com tórax maior e gáster mais largo a serem selecionadas, a se tornarem dominantes, após interações agonísticas, e à realização de postura de ovos.

f) As diferenças na qualificação do alimento ingerido indicam a ocorrência de variação intercolonial, já que somente duas colônias apresentaram diferença significativa. Nas demais ($n=4$), tal diferença não foi obtida estatisticamente. A diferença encontrada na colônia 8 pode ser atribuída a fatores internos da própria colônia, já que o tipo de alimento consumido variou com o estágio do desenvolvimento ontogenético.

g) As interações de dominância em *M. drewseni* estão principalmente associadas ao estabelecimento da hierarquia, já que houve um aumento das interações agressivas após a emergência das primeiras operárias e após a substituição das fêmeas.

h) As interações de dominância e subordinação em *M. drewseni* ocorrem no sentido de manter uma única poedeira e com as interações ocorrendo das fêmeas dominantes às subordinadas, em somente uma direção. Entretanto, esta estrutura não se mantém logo após a fundação, quando as fêmeas estão competindo para assegurar o papel de poedeira principal e nos estágios de pós-emergência

avançada, fato relacionado à substituição de fêmeas. Esta substituição foi uma ocorrência comum e deve estar associada à idade das fêmeas, já que as fundadoras iniciais (idade avançada) foram substituídas por suas filhas.

i) Em relação ao padrão característico no desenvolvimento de castas em que as operárias são produzidas primeiro (1ª geração) e os potenciais reprodutores são produzidos mais tarde, em duas colônias de *M. drewseni* (7 e 5), as fêmeas que substituíram as fundadoras iniciais se desenvolveram durante a pré-emergência, mostrando que potenciais reprodutores podem ser fêmeas da 1ª geração.

5 – REFERÊNCIAS:

- APPLEBY, M. C. The probability of linearity in hierarchies. *Anim. Behav.*, Londres, v.31, p. 600-608, 1983.
- ARAÚJO, C. Z. D. *Bionomia e comportamento social comparado de Mischocyttarus drewseni drewseni de SAUSSURE 1857, nas regiões subtropical (Curitiba, PR) e tropical (Belém, PA), do Brasil (Hymenoptera, Vespidae)*. 1980. 110 f., Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 1980.
- BAIO, M. V. *Diferenciação de castas e aspectos relacionados ao ciclo colonial de Protopolybia sedula de Saussure 1854, (Hymenoptera, Vespidae)*. 1997. Dissertação (Mestrado em Ciências) - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 1997.
- BAIO, M. V.; NOLL, F. B.; ZUCCHI, R.; SIMÕES, D. Non-allometric Caste Differences in *Agelaia vicina* (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini). *Sociobiology*, Chico, v.32, n.3, p.465-476, 1998.
- BLACKITH, R. E. An analysis of polymorphism in social wasps. *Insectes Soc.*, Paris, v.3, p. 263-272, 1958.

-
-
- BLATRIX, B.; HERBERS, J. M. Intracolony conflict in the slave-making ant *Protomognathus americanus*: dominance hierarchies and individual reproductive success. *Insectes Soc.* Paris, v.51, p.131-138. 2004.

 - BOURKE, A.F.G. Dominance orders, worker reproduction, and queen-worker conflict in the slave-making ant *Harpagoxenus sublaevis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* Nova York, v.23, p.323-333. 1988.

 - CARPENTER, J. M. Phylogenetic relationships and the origin of social behavior in the Vespidae In: ROSS, K. G.; MATTHEWS, R. W. *The Social Biology of Wasps*. Ithaca: Cornell University, 1991. Cap. 1, p. 1-32.

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

 - CHANDRASHEKARA, K.; GADAGKAR, R. Behavioural castes, dominance and division of labour in a primitively eusocial wasp. *Ethology*, Berlin, v. 87, p. 269-283, 1991.

 - CHANDRASHEKARA, K.; GADAGKAR, R. Queen succession in the primitively eusocial tropical wasp *Ropalidia marginata* (Lep.) (Hymenoptera, Vespidae). *J. of Ins. Behav.*, Nova York, v. 5, p.193-209, 1992.

 - CLOUSE, R. M. Nest usurpation and intercolony cannibalism in *Mischocyttarus mexicanus* (Hymenoptera; Vespidae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, Manhattan, v.68, n.1, p.7-73, 1995.

 - DE VRIES, H. An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Animal Behaviour*, Londres, v.50, p.1375-1389, 1995.

- DROPKIN, J. A.; GAMBOA, G. J. Physical comparison of foundresses of the paper wasp, *Polistes metricus* (Hymenoptera, Vespidae). *Canadian Entomologist* v.113, p.457-461, 1981.

- GADAGKAR, R. Belonogaster, Mischocyttarus, Parapolybia, and Independent-founding Ropalidia In: ROSS, K. G.; MATTHEWS, R. W. *The Social Biology of Wasps*. Ithaca: Cornell University, 1991. Cap. 5, p. 149-190.

- GADAGKAR, R.; VINUTHA, C.; SHANUBHOGHE, A.; GORE, A. P. Pre-imaginal biasing of caste in a primitively eusocial insect *Proc. R. Soc. Lond.*, Londres, v.233, p.175-189, 1988.

- GADAGKAR, R.; BHAGAVAN, S.; MALPE, R.; VINUTHA, C. On reconfirming the evidence for pre-imaginal caste bias in a primitively eusocial wasp. *Proc. Indian Acad. Sci. (Anim. Sci.)*, Calcutta, v.99, n.2, p141-150. 1990.

- GADAGKAR, R.; BHAGAVAN, S.; CHANDRASHEKARA, K.; VINUTHA, C. The role of larval nutrition in pre-imaginal biasing of caste in the primitively eusocial wasp *Ropalidia marginata* (Hymenoptera, Vespidae). *Ecol. Entomol.*, Londres, v.16, p. 435-440, 1991.

- GADAGKAR, R.; CHANDRASHEKARA, K.; CHANDRAN, S. & BHAGAVAN, S. Serial polygyny in the primitively eusocial wasp *Ropalidia marginata*: implications for the evolution of sociality In: KELLER, L. *Queen number and sociality in insects*. New York: Oxford University Press. 1993. Cap. 9, p.188-214.

- GAMBOA, G. J., SAVOYARD, J. L.; PANEK, L. M. The disappearance of subordinate foundresses in paper wasp: eviction by nestmates or reproductive strategy? *Can. J. Zool.*, Ottawa, v.77, p.1928-1933, 1999.

- GIANNOTTI, E. Social organization of the eusocial wasp *Mischocyttarus cerberus styx* (Hymenoptera, Vespidae) *Sociobiology*, Chico, v.33, n.3, p.325-338, 1999.
- GIANNOTTI, E.; MACHADO, V. L. L. Queen replacement in post-emergent colonies of social wasp, *Polistes lanio* (Hymenoptera, Vespidae). *Rev. Bras. Entomol.*, São Paulo, v. 41, n.1, p. 9-11, 1997.
- GIANNOTTI, E. & MACHADO, V. L. L. Behavioral castes in the primitively eusocial wasp *Polistes lanio* FABRICIUS (Hymenoptera, Vespidae) *Revta Bras. Ent.* São Paulo, v.43, n.3/4, p.185-190, 1999.
- GIANNOTTI, E.; TREVISOLI, C. Desenvolvimento pós-embrionário de *Mischocyttarus drewseni* SAUSSURE, 1857 (Hymenoptera, Vespidae). *Insecta*, Cruz das Almas, v.2, n.2, p. 41-52, 1993.
- GOBBI, N. *Ecologia de Polistes versicolor* (Hymenoptera, Vespidae). 1977. 229p. Dissertação (Doutorado em Ciências Biológicas) - Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 1977.
- HEINZE, J.; HÖLLDOBLER, B.; PEETERS, C. Conflict and cooperation in ant societies. *Naturwissenschaften*, Halle, v.81, p. 489-497, 1994.
- HIGASHI, S.; ITO, F.; SUGIURA, N.; OHKAWARA, K. Worker's age regulates the linear dominance hierarchy in the queenless ponerinae ant, *Pachycondyla sublaevis* (Hymenoptera: Formicidae). *Anim. Behav.*, Londres, v.47, p. 179-184, 1994.
- HUGHES, C. R. & STRASSMANN, J. E. Age is more important than size in determining dominance among workers in the primitively eusocial wasp *Polistes instabilis* *Ethology*, Berlin, p.1-14, 1987.
- HUNT, J. H. Adult nourishment during larval provisioning in a primitively eusocial wasp, *Polistes metricus* say *Insectes Soc.*, Paris v.31, n.4, p. 452-460, 1984.

- HUNT, J. H. Lobe erection behavior and its possible social role in larvae of *Mischocyttarus* paper wasps. *J. Ins. Behav.*, Nova York, v.1, p.379-386, 1988.

- HUNT, J. H. Nourishment and caste in social wasps. In: International Congress of IUSSI, 11., 1990, New Delhi. Proc. of 11th International Congress of IUSSI. New Delhi: 1990. p.651.

- HUNT, J. H. Nourishment and the evolution of the social Vespidae In: ROSS, K. G., MATTHEWS, R. W. *The Social Biology of Wasps*. Ithaca: Cornell University, 1991. Cap. 12, p. 426-450.

- HUNT, J. H. Nourishment and social evolution in wasps sensu lato In: HUNT, J. H.; NALEPA, C. A. *Nourishment and evolution in insect societies*. San Francisco: Westview Press. 1994. Cap.7, p. 211-244.

- HUNT, J. H. Trait mapping and salience in the evolution of eusocial vespid wasps. *Evolution*, Lawrence, v. 53, n.1, p. 225-237, 1999.

- HUNT, J. H. Phylogenetics focuses key questions in the evolution of social Vespidae, In: International Congress of IUSSI, 14., 2002, Sapporo. Proc. of 14th International Congress of IUSSI. Sapporo: 2002. p153.

- HUNT, J. H.; BAKER, I.; BAKER, H. G. Similarity of amino acids in nectar and larval saliva: the nutritional basis for trophallaxis in social wasps. *Evolution*, Lawrence, v.36, n.6, p. 1318-1322, 1982.

- HUNT, J. H., JEANNE, R L, BAKER, I. & GROGAN, D. E. Nutrient dynamics of a swarm-founding social wasp species, *Polybia occidentalis* (Hymenoptera: Vespidae) *Ethology*, Berlin v.75, p. 291-305, 1987.

- HUNT, J. H.; BROWN, P. A.; SAGO, K. M.; KERKER, J. A. Vespid wasps eat pollen (Hymenoptera: Vespidae) *J. Kansas Entomol. Soc.*, Manhattan, v. 64, n. 2, p. 127-130, 1991.
- HUNT, J. H.; SCHMIDT, D. K.; MULKEY, S. S.; WILLIAMS, M. A. Caste dimorphism in the wasp *Epipona guerini* (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae, Epiponini): Further evidence for larval determination. *J. Kansas Entomol. Soc.* Manhattan, v.69, n.4, supplement. p.362-369, 1996.
- HUNT, J. H.; BUCK, N. A.; WHEELER, D. E. Storage proteins in vespid wasps: characterization, developmental pattern and occurrence in adults. *Journal of Insect Physiology*, v.49, p. 785-794, 2003.
- ITO, Y. Social behavior and social structure of neotropical paper wasp *Mischocyttarus angulatus* Richards and *M. basinacula* (Cameron) *Journal of Ethology*, Tokyo, v.2, n.1, p.17-29, 1984.
- ITO, Y. A comparison of frequency of intra-colony aggressive behaviours among five species of Polistinae wasps (Hymenoptera: Vespidae). *Z. Tierpsychol*, Berlin, v.68, p.152-167, 1985.
- ITO, Y. Role of pleometrosis in the evolution of eusociality in wasps In: ITÔ, Y.; BROWN, J. L.; KIKKAWA, J. *Animal Societies: Theories and facts* Tokyo, Japan sci. Soc. Press, 1987. p. 17-34, 1987.
- ITO, Y.; YAMANE, S. Social behavior of two primitively eusocial wasps, *Ropalidia* sp. Nr. *variegata* e *R. gregaria gregaria* (Hymenoptera: Vespidae) in the northern territory, Australia, with special reference to task specialization and mate inhibition. *J. Ethol.*, Tokyo, v.10, p.63-74, 1992.
- JEANNE, R. L. Chemical defense of brood by a social wasp. *Science*, Washington, v.168, p.1465-1466, 1970.

- JEANNE, R. L. Social biology of the Neotropical Wasp *Mischocyttarus drewseni*. *Bull. Mus. Comp. Zool.* v.144, n.3, p. 63-150, 1972.
- JEANNE, R. L. Evolution of social behavior in the Vespidae. *Ann. Rev. Entomol.*, v. 25, p.371-395. 1980
- JEANNE, R. L. The swarm-founding Polistinae In: ROSS, K. G., MATTHEWS, R. W. *The Social Biology of Wasps*. Ithaca: Cornell University, 1991. Cap. 6, p. 191-231.
- JEANNE, R. L. Non-allometric queen-worker dimorphism in *Pseudopolybia difficilis* *J. Kansas Entomol. Soc.*, Manhattan, v.69, n.4, supplement, p. 370-374, 1996.
- JEANNE, R. L.; CASTELLÓN-BERMUDÉZ, E. G. Reproductive behavior of a male neotropical social wasp *Mischocyttarus drewseni* (Hymenoptera, Vespidae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, Manhattan, v.53, n.2, p.271-276. 1980.
- JEANNE, R. L.; GRAF, C. A.; YANDELL, B. S. Non size based morphological castes in a social insect. *Naturwissenschaften*, Halle, v.82, p.296-298, 1995.
- KARSAL, I.; HUNT, J. H. Food quantity affects traits of offspring in a paper wasp, *Polistes metricus* (Hymenoptera, Vespidae) *Ecol. Entomol.*, Londres, v.31, p.99-106. 2002.
- KEEPING, M. G. Social organization and division of labour in colonies of the polistine wasp *Belonogaster petiolata*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, Nova York, v.31, p.211-224, 1992.
- KEEPING, M. G. Reproductive and worker castes in the primitively eusocial wasp, *Belonogaster petiolata* (Degeer) (Hymenoptera: Vespidae) evidence for pre-imaginal differentiation. *J. Ins. Physiol.* v.48, p.867-879, 2002.

- KOJIMA, J. Division of labor and dominance interaction among co-foundresses on pre-emergence colonies of *Ropalidia fasciata* (Hymenoptera: Vespidae). *Biol. Mag. Okinawa*, Okinawa, v.22, p. 27-35, 1984.

- KUDO, K. High efficiency of prey foraging achieved by frequent foraging for sawfly larvae by the foundresses of *Polistes chinensis* (Hymenoptera, Vespidae). *Entomol. Sci. Victoria*, v.1,n.3, p.341-345, 1998.

- KUDO, K Variable investments in nests and worker production by the foundresses of *Polistes chinensis* (Hymenoptera: Vespidae). *J. Ethol.* Tokyo, v.18, p. 37-41, 2000.

- MARKIEWICZ, D. A.; O'DONNELL, S. Social dominance, task performance and nutrition: implications for reproduction in eusocial wasps. *J. Comp. Physiol. A, Sens. Neural Behav. Physiol.*, Nova York, v. 187, p. 327-333, 2001.

- MATEUS, S.; NOLL, F. B.; ZUCCHI, R. Morphological Caste Differences in Neotropical Swarm-Founding Polistinae wasps: *Parachartergus smithii* (Hymenoptera, Vespidae) *J. New York Entomol. Soc.*, Nova York, v.105, n. 3-4, p.129-139, 1997.

- MATEUS, S.; NOLL, F. B.; ZUCCHI, R. Caste Differences and related bionomic aspects of *Chartergellus communis*, a neotropical swarm-founding polistinae wasp (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae: Epiponini). *J. New York Entomol. Soc.*, Nova York, v.107, n.4, p.390-405, 1999.

- MATEUS, Caste flexibility and variation according to the colony cycle in the swarm-founding wasp, *Parachartergus fraternus* (Gribodo) (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini), *J. Kansas Entomol. Soc.*, Manhattan, v. 77, n. 4, p. 470-483. 1991.

- MICHENER, C. D. *The social behavior of bees: A comparative study*. The Belknap Press of Harv. Univ. Press, Cambridge, Mass. 1974. 404p.

- MIYANO, S. Amount of flesh food influences the number, larval duration, and body size of first brood workers, in a japanese paper wasp, *Polistes chinensis antennalis* (Hymenoptera; Vespidae). *Ent. Sci.*, Victoria, v.1, n. 4, p. 545-549, 1998.

- MONNIN, T.; PEETERS, C. Monogyny and regulation of worker mating in the queenless ant *Dinoponera quadricaps*. *Anim. Behav.*, Londres, v.55, p. 299-306, 1998.

- MONNIN, T.; PEETERS, C. Dominance hierarchy and reproductive conflicts among subordinates in a monogynous queenless ant. *Behav. Ecol.*, v.10, n.3, p. 323-332, 1999.

- MONTEIRO, I. S. *Determinação de castas em Mischocyttarus cerberus styx Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini)*. 2002, 36f, Trabalho de Conclusão de Curso (Ciências Biológicas) - Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2002.

- MURAKAMI, A. S. *Influência da alimentação na determinação de castas da vespa eusocial primitiva Mischocyttarus (Monocyttarus) cassununga Von Ihering (1903) (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini)*. 2003, 81f, Trabalho de Conclusão de Curso (Ciências Biológicas) - Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2003.

- NODA, S.C.M.; RODRIGUES, E. R.; GIANNOTTI, E. Dominance hierarchy in different stages of development in colonies of the primitively eusocial wasp *Mischocyttarus cerberus styx* (Hymenoptera, Vespidae) *Sociobiology*, Chico, v.38, n.3B, p. 603-614, 2001.

- NODA, S.C.M.; SHIMA, S. N.; NOLL, F. B. Morphological and physiological caste differences in *Synoeca cyanea* (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini) according to ontogenetic development of the colonies *Sociobiology*, Chico, v. 41, p. 547-570, 2003.

- NOLL, F.B.; MATEUS, S.; ZUCCHI, R.. Morphological caste differences in neotropical swarm-founding Polistinae wasps V: *Protopolybia exigua exigua* (Hymenoptera, Vespidae), *J. New York Entomol. Soc.*, Nova York, v. 104, n. 1-2, p. 62-69, 1996.

- NOLL, F.B.; ZUCCHI, R.; MATEUS, S. Morphological caste differences in the neotropical swarm-founding and polygynous Polistine wasp *Polybia scutellaris* Stud. *Neotrop. Fauna & Environm.*, Lisse, v. 32, p.76-80., 1997a.

- NOLL, F.B.; SIMÕES, D.; ZUCCHI, R. Morphological caste differences in the neotropical swarm-founding Polistinae wasps: *Agelaia n. multipicta* and *A. p. pallipes* (Hymenoptera, Vespidae). *Ethol. Ecol. & Evolution*, Firenze, v. 9, p.361-372, 1997b.

- NOLL, F.B.; YAMANE, S.; ZUCCHI, R. Morphological caste differences in the neotropical swarm-founding Polistinae wasps. IX. *Polybia (Myrapetra) occidentalis* (Hymenoptera, Vespidae). *Ent. Sci.*, Victoria, v.3, n.3: 491-497, 2000.

- NOLL, F.B.; ZUCCHI, R., Increasing caste differences related to life cycle progression in some neotropical swarm-founding polygynic polistine wasps (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini). *Ethol. Ecol. & Evolution*, Firenze, v.12, n.1, p.43-65, 2000.

- NOLL, F.B.; ZUCCHI, R. Castes and the influence of the colony cycle in swarm founding polistine wasp (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini). *Insectes Soc.* Paris, v.48, p. 01-13. 2002.

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

- O'DONNELL, S. Reproductive caste determination in eusocial wasps (Hymenoptera: Vespidae). *Annu. Rev. Entomol.*, Stanford, v.43, p. 323-346, 1998a.

- O'DONNELL, S. Dominance and polyethism in the eusocial wasp *Mischocyttarus mastigophorus* (Hymenoptera: Vespidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* Nova York, v.43, p. 327-331, 1998b.
- O'DONNELL, S. & JEANNE, R. L. Worker lipid stores decrease with the outside-nest task performance in wasps: implications for the evolution of age polyethism. *Experientia.* v.51, p.749-752, 1995.
- PAES DE OLIVEIRA, V. T.; CRUZ-LANDIM, C. Size of fat body and the ovarian development in workers and queens of *Melipona quadrifasciata anthidioides* *Sociobiology*, Chico, v.41, n.3, p. 701-709, 2003.
- PARDI, L. Dominance order in *Polistes* wasp. *Physiol. Zool.* v.21, p.1-13. 1948.
- PFENNIG, D. W. & KLAHN, J. E. Dominance as a predictor of cofoundress disappearance order in social wasps (*Polistes fuscatus*). *Z. Tierpsychol.* Berlin, v.67, p.198-203, 1985.
- PRATTE, M. Foundresses association in the paper wasp *Polistes dominulus christ.* (Hymen. Vesp) effects of dominance hierarchy on the division of labour. *Behaviour* v.111, p.208-219, 1989.
- PREMNATH, S.; CHANDRASHEKARA, K.; CHANDRAN, S.; GADAGKAR, R. Constructing dominance hierarchies in a primitively eusocial wasp, In: International Congress of IUSSI, 11., 1990, New Delhi. Proc. of 11th International Congress of IUSSI. New Delhi: 1990. p80.
- PREMNATH, S.; SINHA, A. & GADAGKAR, R. Dominance relationship in the establishment of reproductive division of labour in a primitively eusocial wasp (*Ropalidia marginata*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* Nova York, v.39, p.125-132, 1996.

-
-
- PREZOTO, F. *Estudos Biológicos e etológicos de Polistes (Aphanilopterus) simillimus ZIKÁN, 1951*. 2001, 112 f, Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) - Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2001.
- PREZOTO, F.; VILELA, A. P. P.; LIMA, M. A. P. D'ÁVILA, S.; SINZATO, D. M. S.; ANDRADE, F. R.; SANTOS-PREZOTO, H.H., GIANNOTTI, E. Dominance hierarchy in different stages of development in colonies of the primitively eusocial wasp *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae) *Sociobiology*, Chico, v. 44, n. 2, p: 379-390, 2004.
- REEVE, H. K. Polistes In: ROSS, K. G., MATTHEWS, R. W. *The Social Biology of Wasps*. Ithaca: Cornell University, 1991. Cap. 4, p. 99-148.
- RICHARDS, O. W. *The social wasps of America excluding the Vespinae*. Londres, Br. Mus. Nat., 1978, 580p.
- RÖSELER, P. F. Reproductive competition during colony establishment. In: ROSS, K. G., MATTHEWS, R. W. *The Social Biology of Wasps*. Ithaca: Cornell University, 1991. Cap. 9, p. 309-335.
- SAKAGAMI, S. F.; ZUCCHI, R.; YAMANE, S.; NOLL, F. B.; CAMARGO, J. M. P. Morphological Caste Differences in *Agelaia vicina* the Neotropical Swarm Founding Polistinae wasp with the largest colony size among social wasp (Hymenoptera; Vespidae) *Sociobiology*, Chico, v. 28, n.2, p. 207-223. 1996.
- SHIMA, S. N, YAMANE, S., ZUCCHI, R.. Morphological Caste Differences in Some Neotropical Swarm founding Polistinae wasps .I *Apoica flavissima* (Hymenoptera; Vespidae). *Jpn. J. Ent.*, Tokyo, v.62, n.4, p. 811-822, 1994.
- SHIMA, S. N; YAMANE, S.; ZUCCHI, R. Morphological Caste Differences in Some Neotropical Swarm founding Polistinae wasps .II. *Polybia dimidiata*. (Hymenoptera; Vespidae). *Jpn. J. Ent.* Tokyo, v.64, n.1, p. 131-144, 1996a.

- SHIMA, S. N, YAMANE, S. , ZUCCHI, R.. Morphological Caste Differences in Some Neotropical Swarm founding Polistinae wasps III. *Protonectarina sylveirae*. (Hymenoptera; Vespidae). *Bull. Fac. Educ., Ibaraki Univ. (Nat. Sci.)* Ibaraki, v.45, p.57-67, 1996b.

- SHIMA, S. N; NOLL, F. B.; ZUCCHI, R.; YAMANE, S. Morphological Caste Differences in the Neotropical Swarm founding Polistinae wasps IV: *Pseudopolybia vespiceps*, with preliminary considerations on the role of intermediate females in the social organization of the Epiponini (Hymenoptera; Vespidae). *J. Hym. Res.* Washington, v.7, n.2, p.280-295, 1998.

- SHIMA, S. N; NOLL, F. B.; ZUCCHI, R. Morphological Caste Differences in the Neotropical Swarm founding Polistinae Wasp, *Brachygastra lecheguana* (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae, Epiponini) *Sociobiology*, Chico, v.36, n.1, p.41-52; 2000.

- SHIMA, S. N, YAMANE, S. e ITÔ, Y. Morphological Caste Differences in the Australian swarm-founding wasp, *Ropalidia romandi cabeti* (Hymenoptera; Vespidae). *Ent. Sci.*, Victoria, v.3, n.2, p.73-79, 2000.

- SHIMA, S. N, NOLL, F. B., ZUCCHI, R. Influence of the colony cycle on physiological and Morphological Caste variation in the perennial Neotropical Swarm founding social Wasp, *Protonectarina sylveirae* (Hymenoptera: Vespidae, Epiponini) *Sociobiology*, Chico, v.42, n.2, p. 449-466, 2003.

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

- SILVA, E. R. *Atividade forrageadora de Mischocyttarus drewseni de SAUSSURE, 1857 (Hymenoptera, Vespidae)*. 2002, 166 f, Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) - Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2002.

- SILVEIRA, O. T. *Relações filogenéticas dos subgêneros de Mischocyttarus SAUSSURE e revisão taxonômica do subgênero KAPPA SAUSSURE (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae)*, 2000. 295f, Tese (Doutorado em Zoologia) - Universidade de São Paulo, São Paulo, 2000.

- SIMÕES, D. *Etologia e diferenciação de castas em algumas vespas sociais (Hymenoptera; Vespidae)*. 1977. 182f, Tese (Doutorado em Ciências) - Faculdade de Medicina, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1977.

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

- SINHA, A.; PREMNATH, S.; CHANDRASHEKARA, K.; GADAGKAR, R. *Ropalidia rufoplagiata*: a polistine wasp society probably lacking permanent reproductive division of labour, *Insectes Soc.*, Paris, v. 40, p. 69-86, 1993.

- SINZATO, D. M. S. e PREZOTO, F. Aspectos comportamentais de fêmeas dominantes e subordinadas de *Polistes versicolor* Oliver, 1791 (Hymenoptera, Vespidae) em colônias na fase de fundação *Revista de Etologia*, v. 2, n.2, p.121-127, 2000.

- SPRADBERRY, J. P. *Wasps*. London: Sidgwick & Jackson. 1973. 408 p.

- SPRADBERRY, J. P. Evolution of queen number and queen control. In: ROSS, K. G., MATTHEWS, R. W. *The Social Biology of Wasps*. Ithaca: Cornell University, 1991. Cap. 10, p. 336-388.

- STRASSMANN, J. E. e MEYER, D. C. Gerontocracy in the social wasp, *Polistes exclamans*, *Anim. Behav.* v.31, p.431-438, 1983.
- STRASSMANN, J. E.; MEYER, D. C.; MARLOCK, R. L. Behavioral castes in the social wasp, *Polistes exclamans* (Hymenoptera: Vespidae). *Sociobiology*, Chico, v.8, n.3, p.211-224, 1984.
- SULLIVAN, J. D.; STRASSMANN, J. E. Physical variability among nest foundresses in the polygynous social wasps, *Polistes annularis*, *Behav. Ecol. Sociobiol.* Nova York, v.15, p.249-256, 1984.
- SUMANA, A.; GADAGKAR, R. The structure of dominance hierarchies in the primitively eusocial wasp *Ropalidia marginata*, *Ethol. Ecol. Evol.*, Firenze, v. 13, n. 273-281, 2001.
- SUMANA, A.; GADAGKAR, R. *Ropalidia marginata* – A primitively eusocial wasp society headed by behaviourally non-dominant queens, *Current Science*, Bangalore, v.84, n.11, p.1464-1468, 2003.
- SUZUKI, T. Social behaviour of cofounfresses in the multiple-female nest in *Polistes stigma* (Hymenoptera: Vespidae) In: International Congress of IUSSI, 11., 1990, New Delhi. Proc. of 11th International Congress of IUSSI. New Delhi: 1990. p 233.
- TANNURE-NASCIMENTO, I. C. *Organização social e aspectos relacionados em colônias polidômicas de Polistes (Aphanilopterus) satan BEQUAERT, 1940 (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae)*. 2002, 84 f, Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Faculdade de Filosofia Ciências e Letras da Universidade de são Paulo, Ribeirão Preto, 2002.
- TINDO, M. & DEJEAN, A. Behavioral profiles related to dominance hierarchy in associated foundresses of *Belanogaster juncea juncea* (Hymenoptera; Vespidae). *J. Ins. Behavior*, Nova York, v.11, n.6, p. 845-852, 1998.

- TINDO, M.; DEJEAN, A. Dominance hierarchy in colonies of *Belonogaster juncea juncea* (Vespidae, Polistinae) *Insectes Soc.* Paris, v.47, p.158-163, 2000.
- TINDO, M., MONY, R. & DEJEAN, A. Colony development and serial polygyny in the primitively eusocial wasp *Belonogaster juncea juncea* (Vespidae: Polistinae). *J. Ins. Behavior*, Nova York, v.15, n.2, p.243-252, 2002.
- WENZEL, J. W. Extreme queen-worker dimorphism in *Ropalidia ignobilis* a small-colony wasp (Hymenoptera, Vespidae). *Insectes Soc.* Paris, v.39, p.31-43, 1992.
- WEST-EBERHARD, M. J. Polygyny and evolution of social behavior in wasps *J. Kansas Entomol. Soc.* Manhattan, v. 51, n.4, p. 832-856, 1978.
- WEST-EBERHARD, M. J. The social biology of polistine wasps *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan*, n. 140, p1-101, 1969.
- WEST-EBERHARD, M. J. Intragroup selection and evolution of insect societies In: ALEXANDER, R. D.; TINKLE, D. W. *Natural Selection and Social Behavior Recent Research and New Theory* Chion 1981. p. 3-17.
- WHEELER, D. E. Developmental and physiological determination of caste in social Hymenoptera: evolutionary implications. *Amer. Nat.* v.128, 13-34, 1986.
- WILSON, E. O. *The insect societs*. Harvard: Harvard University, 1971. 584p
- YAMANE, S. Social relations among females in pre and postemergence colonies of subtropical paper wasp *Parapolybia varia* (Hymenoptera, Vespidae). *J. Ethol.* Tokyo, v.3, p. 27-38, 1985.
- ZUCCHI, R.; SAKAGAMI, S. F.; NOLL, F. B.; MECI, M. R.; MATEUS, S.; BAIO, M. V. & SHIMA, S. N. *Agelaia vicina*, a swarm-founding Polistinae with the largest colony size among wasps and bees (Hymenoptera, Vespidae). *J. New York. Entomol. Soc.*, Nova York, v.1003, n.2, p.129-137. 1995.