
CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

PAULA TSUYAMA

**TERMOFISIOLOGIA DA VESPA *Polybia*
(*Trichothorax*) *ignobilis* (HALIDAY, 1836)
(HYMENOPTERA, VESPIDAE, EPIPONINI)
DURANTE A ATIVIDADE DE
FORRAGEAMENTO**

PAULA TSUYAMA

TERMOFISIOLOGIA DA VESPA *Polybia (Trichothorax) ignobilis*
(HALIDAY, 1836) (HYMENOPTERA, VESPIDAE, EPIPONINI)
DURANTE A ATIVIDADE DE FORRAGEAMENTO

Orientador: CLAUDIO JOSÉ VON ZUBEN

Co-orientador: GUILHERME GOMES

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

Rio Claro
2015

595.798 Tsuyama, Paula
T881t Termofisiologia da vespa *Polybia (Trichothorax) ignobilis* (Haliday, 1836) (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini) durante atividade de forrageamento / Paula Tsuyama. - Rio Claro, 2015
51 f. : il., figs., gráfs., tabs., fots.

Trabalho de conclusão de curso (bacharelado - Ciências Biológicas) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Rio Claro
Orientador: Claudio José Von Zuben
Coorientador: Guilherme Gomes

1. Vespa. 2. Termofisiologia. 3. Termorregulação. 4. Termografia. 5. Temperatura corporal. 6. Fisiologia. 7. Inseto. I. Título.

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

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, gostaria de agradecer aos meus pais, Paulo e Sandra, pois sem eles nada disso seria possível. São vocês quem me apoiaram e me incentivaram em minhas escolhas, e tenho certeza que farão isso sempre. Obrigada por estarem presentes, mesmo que às vezes apenas em pensamento, e por toda dedicação e carinho que me deram.

Ao meu irmão Marcio e aos meus avós, dedico especial carinho, pois sempre contribuíram e contribuem para o meu crescimento e amadurecimento.

Aos amigos que fiz ao longo desses anos, digo que vocês fizeram toda a diferença! Agradeço por nossos caminhos terem se cruzado e sempre me lembrarei de vocês com muito carinho. Não caberia aqui citar nomes, pois a lista seria enorme, mas há um nome que preciso destacar, pois provavelmente sem ele, esse trabalho nunca teria sido concluído. Obrigada Rafael de Barros Novaes (o Pajé), por insistir e ir lá no fundo me buscar na caverna em que eu havia me enfiado. Sem a sua sensibilidade e persistência nada disso seria possível. Espero um dia poder retribuir tudo o que fez por mim.

Agradeço ao meu amigo, companheiro, parceiro e namorado, Ademir, pois sempre me levou para frente, e me mostrou quão capaz somos em realizar nossos sonhos, tudo depende de vontade, paciência e determinação. Obrigada por estar ao meu lado, seja nos momentos bons ou ruins.

Agradeço a todos do Dep. de Zoologia que fizeram parte disso, ajudando em coleta de dados e contribuindo com laboratório e com equipamentos, em especial ao Dr. Ivan Cesar Desuó, Prof. Dr. Denis Otávio Vieira de Andrade, Profa. Dra. Sulene Noriko Shima e Dr. André Sunao Nishiuchi Murakami.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Claudio José Von Zuben tenho a agradecer por ter entendido meu caso e aceitado essa empreitada.

E por fim, ao meu co-orientador e amigo, Dr. Guilherme Gomes, por acreditar em mim e me possibilitar a oportunidade de realizar este trabalho. Sempre disponível, fosse para dúvidas, conselhos, ou comer chocolate, mostrou-se uma pessoa da qual tenho orgulho de ter encontrado na vida, pois sempre transpareceu alegria e bondade. Agradeço de coração!

RESUMO

Muitas vespas sociais são conhecidas por usar a termogênese para aquecer seus músculos de voo permitindo forragear sob uma ampla gama de temperaturas ambientes. No entanto, é incerto se existe uma possível relação entre a temperatura ambiente e a capacidade termogênica para espécies tropicais, como nos falta estudos que incidem sobre estas espécies. No presente trabalho, foi analisada a termogênese em vespas neotropicais *Polybia ignobilis*. Os dados foram obtidos com auxílio de uma câmera termográfica, onde analisou-se a temperatura superficial de diferentes regiões do corpo (cabeça, tórax e abdômen) das vespas durante atividades de forrageamento (pré-voo, voo, e pós-voo) em condições quentes e frias ($T^{\circ}am$: 15-20 °C e $T^{\circ}pm$: 30-35 °C), tendo como objetivo a obtenção de informações a respeito da influência da atividade de forrageamento na temperatura corporal. Com a análise dos dados obtidos confirmou-se o uso de termogênese por uma vespa social, neotropical, embora sua magnitude seja modesta em comparação com espécies de clima temperado, o que sugere uma ligação entre o ambiente térmico e capacidade termogênica. Também se concluiu que *P. ignobilis* modula a produção de calor em função da temperatura ambiente ($T^{\circ}a$), mantendo uma maior diferença de temperatura ($T^{\circ}body - T^{\circ}a$) em temperaturas mais baixas. Além disso, identificou-se a região cefálica de vespas como uma via importante para a dissipação do calor gerado durante o voo.

Palavras-chave: termorregulação, termografia, temperatura, fisiologia, inseto

ABSTRACT

Many social wasps are known to use thermogenesis to warm up their flight muscles and are therefore able to forage under a broad range of ambient temperatures. However it is uncertain whether there exists a possible relation between ambient temperature and thermogenic capacity for tropical species, as we lack studies focusing on these species. Therefore, we examined the use of this mechanism in the neotropical Epiponini wasp *Polybia ignobilis*. More specifically, we used a thermographic camera to obtain data of the surface temperatures of three body regions (head, thorax and abdomen) of wasps during foraging activities (*pre-flight*, *flight* and *post-flight*) in cold [initial period of foraging activity: $T_{AM} : 15 - 20^{\circ}\text{C}$] and warm [final period of foraging activity: $T_{PM} : 30 - 35^{\circ}\text{C}$] conditions. Thorax temperature (T_{th}) was always higher than head (T_h) and abdomen temperature (T_{abd}). In general, the lowest body temperatures were observed during the pre-flight period, while the highest values occurred upon the return of the wasps from the foraging flight. Except for the pre-flight period, T_{th} was always higher than T_{abd} , indicating that heat generated at the thorax was preferentially directed to the cephalic region. Therefore we confirmed the use of thermogenesis by a neotropical social wasp, although its magnitude was found modest compared to temperate species, which suggests a link between thermal environment and thermogenic capacity. We also showed that *P. ignobilis* modulates heat production as a function of ambient temperature (T_A), maintaining a greater temperature difference ($T_{body} - T_A$) at cooler temperatures. Finally, we identified the cephalic region of wasps as an important route for the dissipation of the heat generated during flight.

LISTA DE IMAGENS

Imagem 1 – Imagem aérea da Universidade Estadual Paulista, campus de Rio Claro, em vista parcial. O ponto vermelho refere-se à área aproximada onde a coleta de dados e observações ocorreram. Fonte: Google Earth, 2015..... pág. 22

Imagem 2 – A) Local de coleta de dados com equipamentos utilizados. B) Caixa de concreto onde *Polybia (T.) ignobilis* nidificou. A seta indica o orifício de entrada. C) Indivíduos próximos à entrada do ninho demonstrando comportamento de agregado em condições de baixas temperaturas (T^{am}). D) Imagem térmica de grupo de vespas próximo ao orifício de entrada mostrando a variação de temperatura entre a superfície e os indivíduos, além da diferença de temperatura das regiões do corpo.....pág. 24

Imagem 3 – Dependência da temperatura de diferentes partes do corpo do *P. (T.) ignobilis* em relação ao ambiente em dois níveis diferentes de T^a (T^{am} : 15-20 °C ; T^{pm} : 30-35 °C) . As equações das regressões lineares são expressas na Tabela 1.....pág. 27

Imagem 4 – Termografia da entrada do ninho durante intervalos de temperatura e atividades de forrageamento diferentes. As setas indicam os indivíduos de acordo com a atividade de forrageamento.....pág. 29

Imagem 5 – Variação de temperatura ambiental e da cavidade do ninho durante o dia.....pág. 30

Imagem 6 - Variação de temperatura de superfície média e excesso de temperatura corporal ($ET^o = T^{obody} - T^a$) com um desvio padrão (barras de erro) em diferentes partes do corpo de *Polibia ignobilis* em diferentes intervalos de temperatura (T^{am} e T^{pm}) e atividade de forrageamento (pré-voo, voo e pós-voo). a) Variação da temperatura média da superfície (T^{obody}); b) Variação de excesso médio de temperatura corporal (ET^{obody}).....pág. 32

Imagem 7 - O diagrama mostra o fluxo de calor entre o tórax►cabeça e os tórax►abdômen. Na coluna central apresenta excesso de calor (ET^{th}) produzido pelo tórax sob diferentes condições. Na coluna da esquerda pode ser observado o excesso de temperatura na porção que recebeu calor do tórax (ET^h ou ET^{abd}) dependendo das condições analisadas. Ao lado da coluna central (ET^{th}), as caixas coloridas representam as duas opções no fluxo de calor originado a partir do tórax, o fluxo da cabeça (esquerda) ou do abdômen (à direita). Os valores de porcentagem referem-se a forma com que o calor flui através das partes do corpo, ou seja, a caixa de cor está presente à esquerda - a temperatura da cabeça tem x% mais do que o T^{abd} . A fórmula de cálculo descrito e outras lendas são colocados na figura.....pág. 33

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Regressões lineares das temperaturas das partes dos corpos (T^{body}) relacionadas com a temperatura ambiente (T^a) durante a atividade de forrageamento (pré-voo, voo, pós-voo) e intervalos de temperatura diferentes (T^{am} e T^{pm}).....pág. 28

Tabela 2 – Amplitude térmica em relação aos diferentes períodos do dia e às atividades e $T^h - T^a$pág. 31

LISTA DE SIGLAS

$T^{\circ}body$: temperatura do corpo;

$T^{\circ}abd$: temperatura abdominal;

$T^{\circ}h$: temperatura da cabeça;

$T^{\circ}th$: temperatura torácica;

$T^{\circ}a$: temperatura ambiente;

$T^{\circ}am$: temperatura do ambiente durante no período da manhã, neste caso, correspondendo à temperaturas mais amenas durante o dia;

$T^{\circ}pm$: temperatura do ambiente no período da tarde, neste caso, correspondendo à temperaturas mais quentes durante o dia;

$T^{\circ}n$ ou $T^{\circ}cav$: temperatura do ninho;

ET° : Variação de temperatura;

ΔT° : Variação de temperatura;

p : Valor significância estatística;

$\bar{T}a$: Temperatura média ambiental;

$\bar{T}n$: Temperatura média de n valores;

$\Delta \bar{T}$: Diferença entre temperatura média;

F : Valor do coeficiente da análise de variância;

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	10
1.1 Termorregulação	11
1.2 Forrageamento	14
<u>1.2.1 Forrageamento em vespas</u>	15
1.3 Vespas: visão geral e <i>Polybia ignobilis</i>	16
<u>1.3.1 Eussocialidade</u>	16
<u>1.3.2 Família Vespidae, Sub-família Polistinae, Tribo Epiponini</u>	17
<u>1.3.3 <i>Polybia (Trychothorax) ignobilis</i> (Haliday, 1836)</u>	19
2 OBJETIVOS	21
3 MATERIAS E MÉTODOS	22
3.1 Local de coleta de dados	22
3.2 Metodologia e equipamentos	23
3.3 Análise de dados e estatística	24
4 RESULTADOS	26
5 DISCUSSÃO	35
6 CONCLUSÃO	42
7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	43

1 INTRODUÇÃO

A manutenção da vida por um organismo está ligada diretamente às possibilidades que possui em lidar com inúmeras variações ambientais. Tais variações ora podem facilitar ora podem dificultar sua sobrevivência. Quando ocorre uma situação desfavorável, o organismo pode passar a apresentar formas de amenizar tais eventos, podendo ser driblados de maneira fisiológica ou comportamental.

Como exemplo de alteração fisiológica temos a depressão metabólica, na qual há uma diminuição temporária nas taxas do organismo, em geral, durante um período desfavorável, e este perdura até que a uma situação mais favorável se faça presente (SCHMIDT-NIELSEN, 1997; WITHERS, 1992).

Um dos mecanismos que surgiu para, de certa forma, tornar os organismos menos suscetíveis às variações de temperatura foi a termorregulação. Trata-se de um mecanismo fundamental para aperfeiçoar e otimizar os processos físicos e bioquímicos que sustentam a vida animal pois, possibilita que seja mantida uma temperatura ideal para o pleno funcionamento desses sistemas. Apesar de a termogênese ser comumente associada a animais reconhecidos como endotérmicos (como aves e mamíferos), o uso de calor gerado endogenamente, por meio de atividade muscular, com o propósito de produção de calor e manutenção da temperatura corporal ocorre em muitos outros animais, incluindo alguns insetos.

Tal fato permite a ampliação temporal e térmica da atividade de forrageamento por meio da redução do estresse térmico em maiores limites de temperatura ambiente máximo e mínima, como pôde ser observado em vespas e abelhas e traz uma vantagem obviamente adaptativa (KOVAC et al., 2009; HEINRICH, 1993; HEINRICH e HEINRICH, 1983).

Apesar de seu tamanho relativamente menor em relação a outros insetos, muitas vespas sociais são conhecidas por usar termogênese gerada pela atividade muscular de músculos de voo no tórax para atingir temperaturas ótimas para manter a frequência de batimentos da asa e, portanto, permitir o voo e o forrageamento sob uma ampla gama de temperaturas ambientais.

1.1 Termorregulação

A termorregulação é um mecanismo fundamental para aperfeiçoar e otimizar os processos físicos e bioquímicos que sustentam a vida animal pois, possibilita que seja mantida uma temperatura ideal de funcionamento, adaptando e mantendo espécies animais em diferentes ambientes (RANDALL et al., 2000).

Com a finalidade de manter as condições térmicas adequadas, a temperatura corporal dos animais deve ser equilibrada com a temperatura ambiente por meio de trocas de calor, em que ocorre considerável investimento de tempo e energia por meio de fatores comportamentais e ajustes fisiológicos de troca de calor com o ambiente e porções corpóreas (RODRIGUES, 2006).

Os animais podem ser classificados, de acordo com os tipos de mecanismos utilizados para manter a temperatura corpórea constante, em homeotérmicos ou poiquilotérmicos (também denominados de pecilotérmicos) (SCHMIDT-NIELSEN, 2002). Os primeiros mantêm sua temperatura constante apesar das variações de temperatura do ambiente enquanto que os segundos têm sua temperatura alterada conforme variações do meio em que vivem.

Segundo Randall et al. (2000), os animais também podem ser classificados como seres endotérmicos ou exotérmicos dependendo da fonte de calor utilizada para manutenção da homeostase. Aqueles que utilizam calor interno, proveniente do metabolismo basal para esta finalidade são ditos endotérmicos e os que se utilizam de fatores externos, como calor do sol, por exemplo, são denominados exotérmicos.

A termorregulação pode ser classificada de duas maneiras, a fisiológica, na qual há mudanças orgânicas fisiológicas decorrentes do estresse térmico, e a chamada termorregulação comportamental, em que os animais utilizam métodos comportamentais para equilibrar sua temperatura, como deitar-se sob o sol, por exemplo (SCHMIDT-NIELSEN, 2002).

A modulação da produção de calor é uma importante resposta termorregulatória de animais endotérmicos e, em geral, é acompanhada por homeotermia (HEINRICH, 1993; JOHNSTON & BENNETT, 2008). Organismos ectotérmicos, por outro lado, dependem principalmente da modulação de calor trocado com o meio ambiente para regular a temperatura do corpo (MAY, 1979). No entanto, a separação entre ecto e endotérmico não é bem definida, e muitos animais

tradicionalmente assumidos principalmente como ectotérmicos, por exemplo, os insetos, podem rotineiramente fazer uso de calor metabolicamente produzido para ajudar na regulação da temperatura do corpo (KOVAC et al, 2009;. HEINRICH, 1993; MAY, 1979).

Sendo assim, apesar de a termogênese ser comumente associada a animais reconhecidos como endotérmicos (como aves e mamíferos), o uso de calor gerado endogenamente com o propósito de regulação da temperatura corporal ocorre em muitos outros grupos de animais.

Um conjunto não muito extenso de princípios e processos bioquímicos é explorado em animais endotérmicos (mamíferos, aves, alguns peixes, alguns insetos) e em certas plantas (HOCHACHKA & SOMERO, 2002). Há diversos trabalhos de revisão focados na origem da endotermia, como os de Hillenius & Ruben (2004), Portner et al (2004) e de Grigg et al (2004), que enfatizam os vertebrados terrestres. Em insetos, destaca-se o trabalho de Heinrich (1974).

Segundo Bartholomew (1981), a classe Insecta, ou Hexapoda, se compõe de animais geralmente classificados como ectotérmicos. Muitos insetos são principalmente ou exclusivamente poiquilotérmicos; outros são ectotérmicos periódicos e/ou endotérmicos periódicos, sendo classificados como heterotérmicos. Alguns insetos endotérmicos regulam a sua temperatura corpórea, e todos os insetos endotérmicos são heterotérmicos.

Os insetos sociais da ordem Hymenoptera (que abrange as abelhas, formigas e vespas), em que se destacam as abelhas sociais, são extremamente diversificados quanto à sua biologia, e possuem uma característica interessante, qual seja, apresentam endotermia temporal (HEINRICH, 1993; MOYES e SCHULTE, 2010), ou seja, são heterotérmicos pois, quando realizam atividades motoras são endotérmicos, e ectotérmicos quando então inativos (CARVALHO, 2009).

Geralmente, insetos voadores maiores têm a capacidade de aumentar e manter a temperatura torácica acima da temperatura do ar ambiente através da contração de seus músculos torácicos (BISHOP & ARMBRUSTER, 1999; BARTHOLOMEW & HEINRICH, 1973, 1978; HEINRICH, 1984). Isso permite a persistência da atividade de forrageamento independentemente da temperatura ambiente, com vantagens obviamente adaptativas (KOVAC et al., 2009; HEINRICH, 1993; HEINRICH & HEINRICH, 1983), à custa de um gasto de energia maior.

Segundo Heinrich (1993), nenhum aspecto físico do ambiente é mais importante para um inseto do que a temperatura. Na maioria dos ambientes a temperatura oscila ao longo do tempo, mas os insetos também experimentam variações extremas de temperatura no espaço. O ambiente térmico enfrentado pelos insetos é potencialmente muito mais grave do que é para nós humanos ou para qualquer outro animal vertebrado e o voo fez muitos deles os primeiros animais endotérmicos, e finalmente, também os primeiros termorreguladores (HEINRICH, 1983).

A endotermia é cara no sentido metabólico, para animais pequenos como os insetos, que se aquecem durante períodos de intensa atividade e podem se resfriar, mantendo a sua temperatura corpórea próxima à do ambiente (JOSEPHSON, 1981).

Apesar de um tamanho relativamente menor em relação a outros insetos, muitas vespas sociais são conhecidas por usar termogênese para aquecer seus músculos de voo e, portanto, serem capazes de forragear sob uma ampla gama de temperaturas ambientais.

Em Insecta ou Hexapoda, a endotermia de origem muscular é largamente distribuída entre os grupos. A termogênese em insetos ocorre durante diversos tipos de atividade, como voo, corrida, canto, aquecimento pré-voo, atividades sociais e incubação de cria, entre outros (BLOCK, 1994). Há hipótese de que a endotermia teria evoluído repetidamente e independentemente em espécies pertencentes a várias ordens e famílias de insetos e também provavelmente surgiu várias vezes em mamíferos e aves, levando a concluir que a múltipla convergência de padrões fisiológicos comuns observada em tipos de animais tão diferentes seria uma evidência de que a heterotermia é fortemente favorecida pela seleção natural (BARTHOLOMEW, 1981).

A forma mais comum e imediata de geração de calor nos músculos é o tremor muscular, que envolve o funcionamento controlado de ATPases do sistema contrátil muscular (HEINRICH, 1974, 1979). Como as contrações musculares são ineficientemente disparadas e mutuamente opostas, elas não produzem trabalho, mas a energia química liberada durante a contração muscular aparece como calor (RANDALL et al., 2000). As contrações produzem considerável tensão e muito calor, tanto para um aquecimento pré-voo como para termorregular (HEINRICH e ESCH, 1994).

O aquecimento por tremor muscular é encontrado em insetos grandes, como libélulas (Odonata), mariposas e borboletas (Lepidoptera), certos gafanhotos (Orthoptera), cigarras (Homoptera), moscas (Diptera), besouros (Coleoptera), vespas e abelhas (Hymenoptera). Ou seja, o aquecimento é encontrado nas formas mais primitivas, como Odonata, e nas mais derivadas, como Diptera, Coleoptera e Hymenoptera. A evolução dos tremores musculares é relacionada com a evolução de voo, mas não com a localização do inseto na árvore filogenética (HEINRICH, 1996).

Além do tremor muscular, tem sido descrita em certas espécies de abelhas do gênero *Bombus* (mamangavas) a ocorrência de termogênese por ciclos fúteis envolvendo hidrólise de ATP via funcionamento simultâneo de fosfofrutoquinase (PFK, uma enzima importante da glicólise) e de frutose-1,6-bifosfatase (FBPase, envolvida na gliconeogênese) (HOCHACKA & SOMERO, 1984). Este esquema foi desenvolvido por Newsholme et al (1972), e depois estendido por Clark et al. (1973), que discutem as características e inconsistências do modelo, como as poucas espécies nas quais ocorre.

A termorregulação em insetos endotérmicos envolve o uso de sistemas pré-existentes, os sistemas neuromusculares e circulatórios, adaptados primariamente para outras funções e a produção de calor durante o aquecimento pré-voo seria uma variação do comportamento de voo propriamente dito. No entanto, os mecanismos de termorregulação em vespas ainda não foram examinados, mas sem dúvida, a produção de calor envolve tremor dos músculos de voo (HEINRICH, 1974), como acontece em todos os outros insetos endotérmicos. Mas, novamente, não há dados disponíveis que demonstrem isso.

A possível relação entre temperatura ambiente e capacidade termogênica também é incerta, pois nos faltam estudos com espécies tropicais.

1.2 Forrageamento

O conjunto das estratégias utilizadas por uma espécie para encontrar, capturar, subjugar, engolir e combater os mecanismos de defesa de suas presas, é denominado forrageamento (POUGH et al., 2008).

Estudos sobre forrageamento possuem papel importante, pois quantificar o comportamento de forrageamento das diferentes espécies pode contribuir para o entendimento das relações de nicho (ROBINSON; HOLMES, 1982), da estrutura das

comunidades (MACARTHUR, 1958), do uso de hábitat (KARR; BROWN, 1990; MALDONADO-COELHO, 2009), da partição e utilização de recursos (VOLP A TO; MENDONÇA-LIMA, 2002), dos padrões de especialização de substrato e dieta (MALDONADO-COELHO, 2009), como também para os esforços de conservação (PETIT et al., 1995).

1.2.1 Forrageamento em vespas

Vespas constituem um grupo diverso em ambientes naturais ou alterados pelo homem (TSCHARNTKE et al., 1998). São consideradas bioindicadoras de qualidade ambiental (MORATO, 2000), e importantes na regulação de populações de espécies de presas nos ecossistemas, devido à sua pressão de predação e parasitismo no ambiente (O'NEILL, 2001).

A atividade de forrageamento é considerada um dos mais relevantes e complexos comportamentos de vespas sociais (LIMA & PREZOTO, 2003), sendo seu sucesso dependente da coleta de recursos essenciais para a manutenção colônia e da habilidade em interagir com o ambiente.

O leque de estratégias de forrageamento e a divisão de trabalho em insetos sociais é ampla e sofisticada (WILSON, 1971; OSTER & WILSON, 1978). Aspectos extrínsecos, como predação, disponibilidade de recursos alimentares e condições climáticas afetam o curso normal do desenvolvimento da colônia. Assim, os indivíduos devem ser sensíveis a essas mudanças e alterar o seu comportamento em conformidade com essas (JEANNE, 1986; O'DONNELL & JEANNE, 1992).

Os fatores que determinam a coleta de alimentos são sociais, ainda que condicionados pelo ambiente, que dispõe de água, proteínas, carboidratos e material de construção do ninho (SPRADBERY, 1973). A seleção dos recursos a serem forrageados é fortemente influenciada pela relação entre jovens e adultos da colônia (CRUZ, 2006) e a grande variedade de itens requeridos pelas colônias de vespas exige uma pluralidade de estratégias de localização e coleta (GOBBI et al., 1984).

Além disso, a atividade forrageira está intimamente ligada à capacidade de voo das vespas e fatores ambientais como intensidade luminosa e temperatura, que podem promover ou inibir o forrageamento (HÖFLING, 1982).

Uma das importâncias das vespas sociais está diretamente relacionada ao comportamento trófico destes organismos, que são parte da rede alimentar agindo

simultaneamente como herbívoros (coletores de néctar e açúcar) e predadores (RAPOSO FILHO & RODRIGUES, 1983). Além disso, segundo Spradbery (1973), os fatores que determinam o recolhimento de alimentos são também condicionados pelo ambiente.

Trabalhos abrangendo forrageio e comportamento são comuns com o gênero *Polistes* e *Mischocyttarus*, e dentre os Epiponini é dada atenção especial a *Polybia*, como podemos ver em vários trabalhos como Hermann & Chao (1984), Richter (2000), O'Donnell & Jeanne (2002), Dapporto & Palagi (2006), Jha et al. (2006).

Uma revisão importante do comportamento de forrageamento de vespa social foi realizada por Raveret-Richter (2000), que evidenciaram uma grande variabilidade nas estratégias para obtenção de água, presas, e carboidrato utilizados em diferentes espécies. A alimentação é extremamente variada, sendo composta de: néctar, sucos de frutas, “honeydew” (líquido pegajoso rico em açúcar, secretado por pulgões, cochonilhas e algumas lagartas), e alimentos açucarados humanos como base da dieta dos adultos (EVANS & WEST-EBERHARD, 1970; HUNT et al., 1987), e sendo também importantes fontes de energia para vespas em seu estágio inicial de desenvolvimento (AKRE et al., 1980). Os estágios larvais de Lepidoptera são a principal fonte de proteína para vespas sociais em seus primeiros estágios de desenvolvimento (EVANS & WEST-EBERHARD, 1970), mas sua dieta também pode incluir carcaças de vertebrados e invertebrados, ovos de anuros e girinos, alimento humano, e uma grande variedade de pequenos artrópodes (RAVERET-RICHTER, 2000).

O comportamento oportunista das vespas sociais as induz a caçar os recursos mais abundantes disponíveis no ambiente. Portanto, como outros predadores generalistas, contribuem para o controle de populações de várias pragas de insetos (MARQUES, 1989). Apesar de seu potencial para reduzir populações de pragas agrícola em programas de controle biológico (MARTIN & ARIAS, 1982; PREZOTO, 1999), a utilização de vespas sociais como controladores biológicos de pragas ainda é bastante incomum.

1.3 Vespas: visão geral e *Polybia ignobilis*

1.3.1 Eussocialidade

A ordem Hymenoptera compreende as vespas, abelhas e formigas. É um dos maiores grupos dentre os insetos, possuindo atualmente cerca de 115.000 espécies descritas, que são distribuídas em 99 famílias taxonômicas, dentre elas, Vespidae (SHARKEY, 2007). Acredita-se que haja entre 300.000 e 3.000.000 de espécies de Hymenoptera; entretanto, Sharkey et al. (2007) estimaram que esse número pode atingir a um milhão.

A vida em sociedade favorece a luta pela sobrevivência, aumenta as oportunidades de defesa contra predadores e competidores, torna mais fácil a busca por alimento, pode facilitar o cuidado com a cria e a construção de ninhos. Mas a complexidade de sua estrutura faz com que apareça em poucos grupos, distribuídos em toda a escala filogenética (HOLLDOBLES & WILSON, 1990), em que destacam-se os insetos.

As organizações sociais evoluíram em duas Ordens de insetos, ocorrendo em Isoptera (cupins) e Hymenoptera (formigas, vespas e abelhas). Os insetos sociais são um grupo muito diverso (WILSON, 1971), e dentre os himenópteros sociais, existe uma grande variabilidade na complexidade da organização social. O desenvolvimento mais alto da organização social, denominado de eussocialidade, surgiu, em insetos, apenas nessas duas ordens e ao que parece foi a responsável pelo êxito desses táxons (HERMANN, 1979; RUPPERT & BARNES, 1996; RUPPERT et al., 2005). Segundo Holldobles e Wilson (1994) os insetos eussociais, em particular formigas e cupins, tornaram-se a partir de 50 a 60 milhões de anos atrás espécies dominantes. Devido principalmente ao seu papel ecológico, os insetos sociais estão entre os grupos animais melhor estudados na atualidade (HEARD, 1999; KEVAN & PHILLIPS, 2001).

1.3.2 Família Vespidae, Sub-família Polistinae, Tribo Epiponini

A família Vespidae é uma grande e diversificada família de vespas, com cerca de 5.000 espécies descritas, que inclui quase todas as vespas eussociais e muitas das vespas com hábitos solitários (HERMES; KÖHLER, 2004), em que ocorrem todos os quatro estágios de organização social citados por Wilson (1971). Por tal motivo, possui grande potencial de estudo, pois é tida como um grupo chave para o entendimento da origem do comportamento social nos Hymenoptera, pois inclui desde espécies solitárias que não apresentam qualquer grau de socialidade até espécies

que são altamente sociais como os Epiponini (Hymenoptera: Vespidae). A presença de uma grande diferenciação entre as castas indica um maior grau de socialidade, sendo um dos pontos fundamentais para o entendimento da evolução dos insetos sociais. Neste cenário, as vespas neotropicais da tribo Epiponini despertam grande interesse em estudos de evolução de castas, pois apresentam colônias poligínicas e um grande espectro de variação das castas (DESUÓ, 2008). Além disso, ao longo do desenvolvimento da colônia, merece destaque o perfil de diferenciação morfológica entre as castas, evidenciando uma grande flexibilidade adaptativa frente às diferentes situações enfrentadas.

Pesquisadores que estudaram ambientes temperados e tropicais argumentam que se as espécies de vespas desses locais que ainda não foram estudadas fossem descritas, estas seriam logicamente incluídas na família dos Vespidae; assim, a ordem dos Hymenoptera seria mais rica em espécies do que todas as outras ordens de insetos (GRISSELL, 1999). As subfamílias Vespinae e Polistinae possuem em sua composição espécies eussociais, caracterizadas por apresentarem castas tipicamente distintas, sendo a rainha muito maior que as operárias. Cada colônia de vespas inclui uma rainha e uma determinada quantidade de fêmeas operárias, as quais poderão substituir a rainha em determinadas circunstâncias, como por exemplo, quando há necessidade de mudar rapidamente o local do ninho frente a alguma perturbação (DESUÓ, 2008).

Estudos moleculares envolvendo o sequenciamento de fragmentos de quatro genes nucleares, propõem que a eussocialidade em Vespidae teria duas origens diferentes e independentes: uma para os Stenogastrinae e outras para o clado Polistinae + Vespinae (HINE et al., 2007). Os Stenogastrinae compõem um clado mais antigo e pouco relacionado com Polistinae e Vespinae e, portanto, com diferentes ancestrais. Assim, a origem da eussocialidade nos Vespidae deixaria de ser monofilética como tem sido proposto por West-Eberhard (1978) e Carpenter (1982) e passaria a ser difilética.

Os Polistinae são o maior e mais diversificado grupo de vespas sociais, atualmente distribuídas em 4 tribos: Polistini, Mischocyttarini, Ropalidiini e Epiponini. As colônias de Polistini [Tribo Epiponini (CARPENTER, 1997)] são sociedades complexas, com polietismo etário, tarefas complexas, e desenvolveram uma elaborada rede de comunicação (JEANNE, 1980, 1991).

O grupo monofilético Neotropical formado pela tribo Epiponini compreende 19 gêneros, ocorrendo desde a Argentina até os Estados Unidos (CARPENTER, 2004). No Brasil, os Epiponini são ecologicamente dominantes e se caracterizam por notável irradiação adaptativa atingindo sua máxima diversidade (JEANNE 1975, 1980). Juntamente com alguns Ropalidiini, os Epiponini fundam novas colônias através da produção de enxames, sendo conhecidas como “swarm-founding Polistinae”.

As vespas eussociais são notáveis pela diversidade da sua arquitetura de ninho (JEANNE, 1975; WENZEL, 1991) e a maioria dos Epiponini constrói envelopes nos seus ninhos, sendo que estudos experimentais sugerem que, entre outras funções, os envelopes dos ninhos reduzem as taxas de predação e parasitismo sobre a colônia (LONDRES e JEANNE, 1998; SMITH et al., 2001).

1.3.3 *Polybia (Trychothorax) ignobilis* (HALIDAY, 1836)

Polybia ignobilis é uma vespa social pertencente à subfamília Polistinae, havendo registros em toda a América do Sul tropical, desde o Panamá até o Paraguai e Argentina (HÖFLING, 1982; CARPENTER, 1993; CARPENTER & MARQUES, 2001). É comumente encontrada nas áreas rurais do Brasil e em todo o estado de São Paulo. Ela é considerada um bom agente para controle biológico de pragas na agricultura por ser um predador de lepidópteros (GOBBI & MACHADO, 1986). É uma espécie muito agressiva (RICHARDS, 1978), e seus ninhos são protegidos por envelopes e são geralmente construídos em cavidades.

Além da sua importância ambiental, também representa uma espécie importante para os estudos da evolução do comportamento social pelo fato de apresentar mais de uma rainha. Tal fato pode contribuir para aumentar o sucesso na propagação da espécie, principalmente no período de multiplicação da colônia por enxameamento. Seu perfil de diferenciação morfológica de castas (operárias, intermediárias e rainhas) (DESUÓ, 2008), pode indicar maior divisão reprodutiva de trabalho e, conseqüentemente, um maior grau de socialidade (BOURKE, 1999) o que evidencia grande flexibilidade adaptativa frente a diferentes situações enfrentadas pela espécie ao longo de seu desenvolvimento (EVANS & WEST-EBERHARD, 1970).

Apresenta uma alimentação variável e inespecífica, compreendendo proteínas (presas de insetos, animais mortos, carnes expostas), carboidratos (néctar, secreção de plantas e afídios “pulgões”), polpa de madeira, conteúdos celulares e água

(HÖFLING, 1982 e CARPENTER; MARQUES, 2001), Santos et al. (2000) relacionam a não especificidade dos recursos alimentares dessas espécies com a garantia de maior sobrevivência e à maior permanência do ninho por um longo tempo no mesmo local. Além disso, segundo Hofling (1982), dentro do ninho ocorre um comportamento chamado de trofalaxia, em que o alimento é distribuído entre os indivíduos da colônia boca a boca, podendo ser entre adulto e larva ou apenas entre adultos. A glândula labial produz uma secreção atrativa que alimenta as larvas com proteínas, carboidratos, proteases, açúcares, aminoácidos e água.

As castas de *Polybia (T.) ignobilis* são bem definidas em todas as fases do ciclo colonial. As rainhas são, em geral, maiores que as operárias em todas as fases do ciclo colonial analisadas. Tal padrão sugere que a determinação das castas nesta espécie ocorra durante o período pré-imaginal. A diferenciação entre as castas de *Polybia (T.) ignobilis* tende a aumentar de acordo com o avanço do ciclo colonial (DESUÓ et al. 2008).

O fato das vespas sociais construírem seus ninhos associados a construções humanas confere a elas uma maior chance de sucesso, pois no ambiente urbano ocorre uma grande redução da pressão de predação e há maior oferta de ambientes propícios para construção de ninhos, além de maior proteção em relação às intempéries climáticas (FOWLER, 1983).

O comportamento construtor de ninhos em vespas sociais é regido por padrões. Os ninhos de *P. ignobilis* apresentam um ou mais favos envolvidos por uma cobertura denominada envelope (BARRAVIERA, 1994) e estão sempre em lugares abrigados do vento e da chuva, sendo classificados como fragmocítaros (o favo inicial é amplamente fixado ao substrato) e caliptódromos (o invólucro protetor está ao redor do favo e em contato com as laterais do mesmo) (CARPENTER; MARQUES, 2001).

O tamanho médio dos ninhos é de 20 cm de altura e 30 cm de base e o acesso se dá por um único orifício no invólucro. A cobertura compõe-se de câmaras de 5 mm de espessura com lacunas, dando um aspecto rugoso e ondeado. Normalmente, os ninhos são pouco resistentes e piramidais (HÖFLING, 1982).

2 OBJETIVOS

Como dito anteriormente, apesar de haver estudos sobre atividade de forrageio, dieta, entre outros, há uma carência de estudos de termorregulação de vespas tropicais. Sendo assim, o objetivo do presente trabalho foi investigar e analisar os comportamentos de termorregulação associados à atividade de forrageamento em uma espécie de vespa neotropical, tendo sido escolhida a *Polybia ignobilis*.

3 MATERIAIS E MÉTODOS

3.1 Local de coleta de dados

As observações e coletas de dados foram realizadas no campus da Universidade Estadual Paulista (UNESP), localizada na cidade de Rio Claro, no interior do Estado de São Paulo, Brasil. As observações foram feitas durante três dias consecutivos em outubro, período de primavera, em diferentes momentos do dia, no entanto, os esforços concentraram-se durante a manhã (ΔT° : 15-20°C). Observações também foram realizadas durante a tarde (ΔT° : 30-35°C), no entanto, menos dados estavam disponíveis.

Nas proximidades do prédio do Instituto de Biociências a espécie do presente estudo compôs uma colônia no interior de uma caixa de aterramento elétrico ao lado de um poste de luz localizado em uma área sombreada (Figura 1). As coordenadas aproximadas do local de estudo são: 22°23'43.1"S 47°32'40.5"W. Por se tratar de uma espécie agressiva e por se encontrar em local inapropriado, por motivos de segurança a colônia foi retirada por funcionários da universidade após o experimento.

A área está localizada a aproximadamente 605 m acima do nível do mar; as temperaturas variam entre 15,4 e 30 °C durante o ano e umidade relativa do ar anual é superior a 65% (Centro de Análises e Planejamento Ambiental - CEAPLA).

Figura 1 – Imagem aérea da Universidade Estadual Paulista, campus de Rio Claro, em vista parcial. O ponto vermelho refere-se à área aproximada onde a coleta de dados e observações ocorreram.



Fonte: Google Earth, 2015.

3.2 Metodologia e Equipamentos

Os dados foram coletados usando uma câmera termográfica infravermelha, marca FLIR® Systems, modelo ThermaCAM SC640, com 640 x 480 pixels de resolução, posicionada próxima ao orifício de saída dos indivíduos. (Figura 2A e 2B). Durante o período de observação, a câmera termográfica foi programada para gravar sequências contínuas diretamente em um *notebook* ligado a ela, em uma taxa de 1 quadro/segundo.

De acordo com a atividade de forrageamento de *P. ignobilis* observada anteriormente, a coleta de dados ocorreu em dois períodos: durante a manhã ($T^{\circ}am$) [Período inicial de atividade de forrageamento] com temperaturas do ar variando entre 15 a 20 °C e durante a tarde ($T^{\circ}pm$) [Período final da atividade de forrageamento] nas temperaturas do ar variando entre 30 a 35 °C.

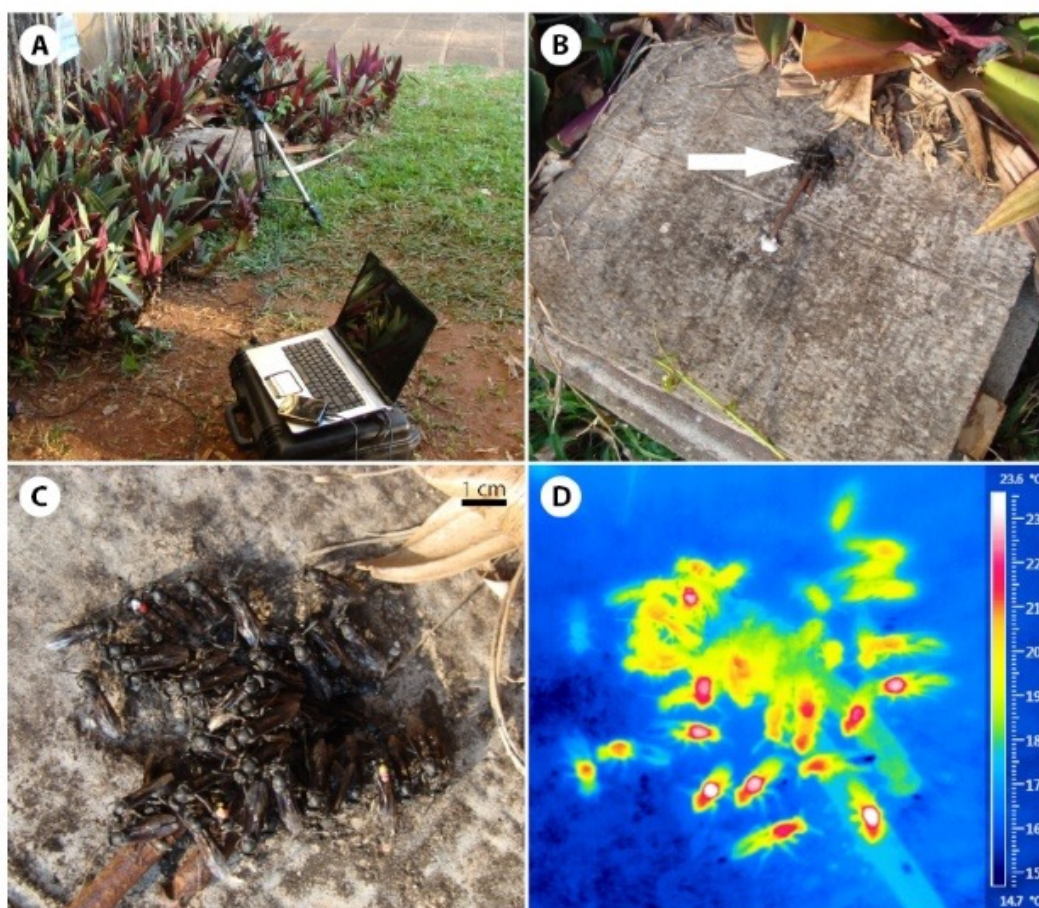
Além dessa divisão de perfil térmico, as atividades de forrageamento também foram divididas em três fases distintas, definidas a seguir:

- a. *Pré-voos*: a partir do momento em que as vespas deixam o interior do ninho, até que comecem a voar.
- b. *Voos*: a partir do momento em que as vespas voam para fora do seu ninho, até o seu retorno. Neste caso, a caracterização desta fase foi baseada em imagens de infravermelho tiradas alguns segundos antes dos indivíduos desembarcarem de volta no ninho após a atividade de forrageamento.
- c. *Pós-voos*: a partir do retorno da vespa para os arredores do ninho após o desembarque, normalmente com alimentos ou água, até a sua reentrada no ninho.

A temperatura ambiente ($T^{\circ}a$) foi obtida usando três metodologias, sendo elas: medida local, onde foi obtida a temperatura média ao lado do indivíduo durante a análise das termografias; a temperatura global, obtida através dos registros meteorológicos da estação do CEAPLA localizada no campus da universidade (200m distante do local); temperatura da cavidade, medida pelo registrador de dados de temperatura HOBOT® TidbiT® v2 UTBI0001 Onset Precisão: C; Resolução: 0.2°C com o termômetro colocado em uma área sombreada, dentro da caixa de luz, sem contato

com o substrato, a alguns centímetros da saída dos indivíduos, a fim de gravar a temperatura local do ninho.

Figura 2 – A) Local de coleta de dados com equipamentos utilizados. B) Caixa de concreto onde *Polybia (T.) ignobilis* nidificou. A seta indica o orifício de entrada. C) Indivíduos próximos à entrada do ninho demonstrando comportamento de agregado em condições de baixas temperaturas ($T^{°am}$). D) Imagem térmica de grupo de vespas próximo ao orifício de entrada mostrando a variação de temperatura entre a superfície e os indivíduos, além da diferença de temperatura das regiões do corpo.



3.3 Análise de dados e estatística

As imagens digitais e térmicas (como amostra a Figura 2C e 2D) foram analisadas utilizando o software FLIR ThermoCAM 2.9[®] e FLIR R&D[®].

Nós medimos a temperatura da superfície de diferentes regiões do corpo: cabeça ($T^{°h}$), tórax ($T^{°th}$) e abdômen ($T^{°abd}$). Para cada parte do corpo, uma área foi delimitada dentro de cada região corporal que compreende vários *pixels* de temperatura (superior a 100 dados de temperatura), cuja máxima foi utilizada e

arranjada em planilhas de dados categorizados pelos comportamentos distintos e períodos distintos de observação para posteriores análises.

A fim de avaliar a relação entre as temperaturas ambiente e partes diferentes do corpo, fez-se uso de regressão linear. Com o objetivo de analisar a resposta de termorregulação da vespa, o excesso de temperatura corporal ($ET^{\circ} = T^{\circ}body - T^{\circ}a$) foi calculado. Com esses dados, testes de ANOVA multifatorial foram realizados comparando as diferentes temperaturas em diferentes partes do corpo, cabeça, tórax e abdômen (h, th e abd), os níveis de atividade (pré-voo, voo e pós-voo), além da hora do dia ($T^{\circ}am$ e $T^{\circ}pm$). A variável dependente utilizada foi o excesso de temperatura da superfície do corpo (ET°). Esta abordagem permitiu avaliar a variação do ET° das mesmas partes do corpo (h, th ou abd) nas diferentes fases da atividade de forrageamento dentro do mesmo período do dia e entre os períodos.

Todas as análises estatísticas foram realizadas com auxílio do pacote de software Statistica[®] 10.0. Os dados são apresentados como Média e desvio padrão (SD), e utilizamos nível de significância estatística de $p < 0,05$.

4 RESULTADOS

A relação entre a temperatura corpórea de *Polybia (T.) ignobilis* e a temperatura ambiente ($T^{\circ}a$) pode ser representada através de regressões lineares ilustradas na Figura 3. A Tabela 1 mostra que todas as regressões foram estatisticamente significativas ($p < 0,05$) para ambas as faixas de temperatura analisadas ($T^{\circ}am: 15-20^{\circ}C$; $T^{\circ}pm: 30-35^{\circ}C$), mostrando que a temperatura corpórea tende a aumentar com o aumento da $T^{\circ}a$. No intervalo de $T^{\circ}a$ 15-20°C, as temperaturas da superfície da cabeça ($T^{\circ}h$), tórax ($T^{\circ}th$) e abdômen ($T^{\circ}abd$) estavam acima de $T^{\circ}a$ e aumentaram com $T^{\circ}a$.

Figura 3 – Dependência da temperatura de diferentes partes do corpo do *P. (T.) ignobilis* em relação ao ambiente em dois níveis diferentes de $T^{\circ}a$ ($T^{\circ}am$: 15-20 °C ; $T^{\circ}pm$: 30-35 °C). As equações das regressões lineares são expressas na Tabela 1.

Intervalo de Temperatura

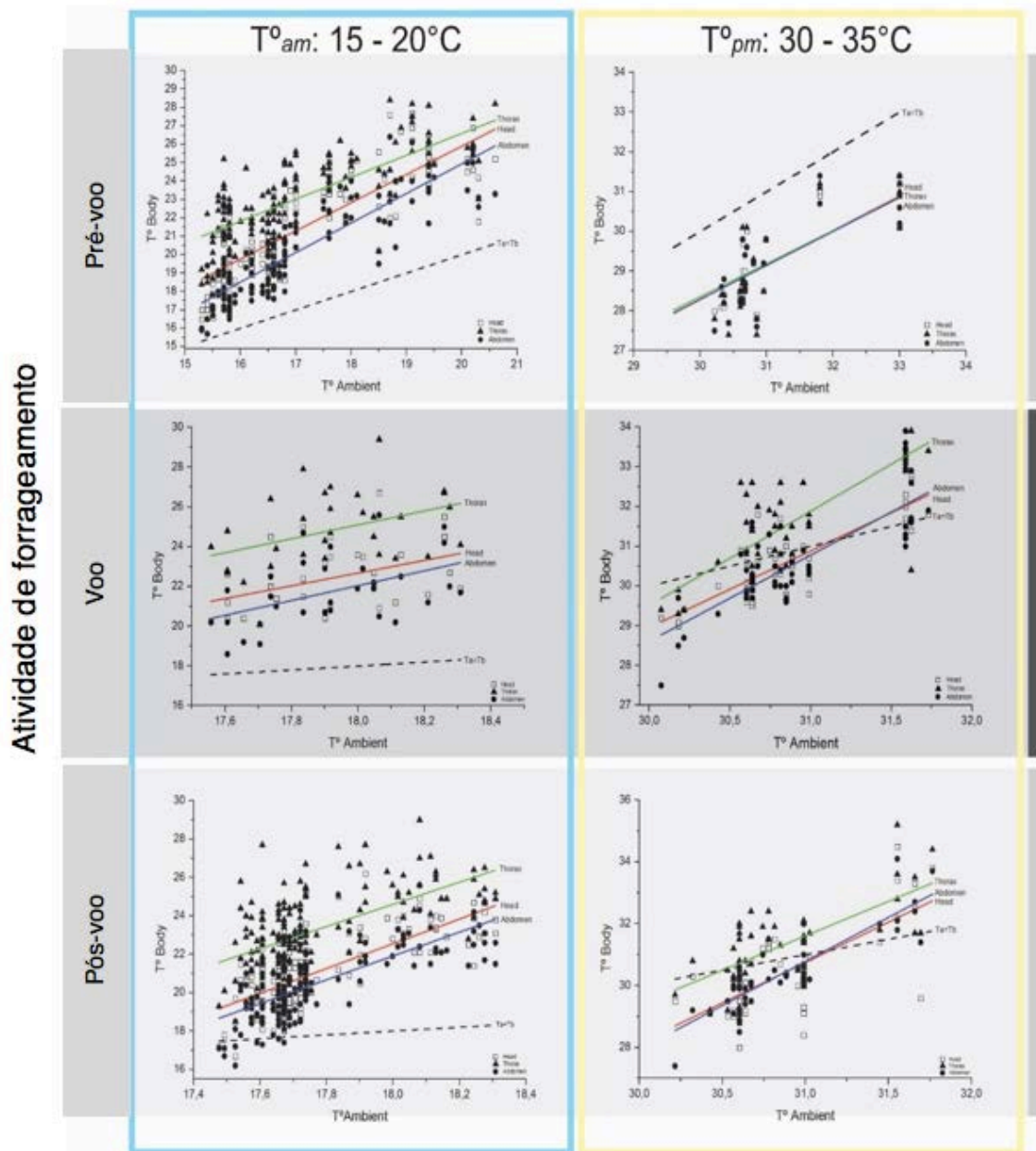
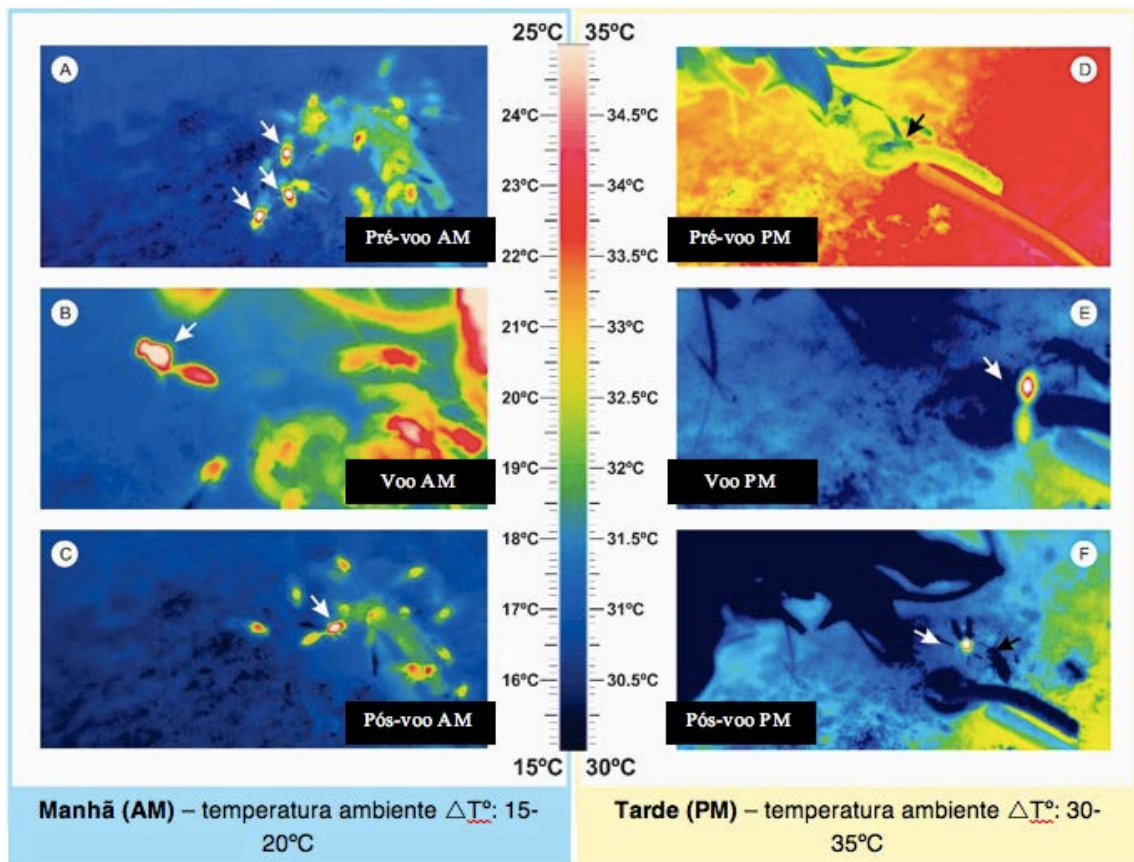


Tabela 1 – Regressões lineares das temperaturas das partes dos corpos ($T^{\circ}body$) relacionadas com a temperatura ambiente ($T^{\circ}a$) durante a atividade de forrageamento (pré-voo, voo, pós-voo) e intervalos de temperatura diferentes ($T^{\circ}am$ e $T^{\circ}pm$).

ATIVIDADE	TEMP.	P. CORPO	REGRESSÃO	r^2	n	p
Pré-voo	15-20°C	Cabeça	$T_h=1.53T_a-4.79$	0.67	147	<0.001
		Tórax	$T_{th}=1.19T_a+2.77$	0.55	147	<0.001
		Abdômen	$T_{abd}=1.60T_a-7.22$	0.75	147	<0.001
	30-35°C	Cabeça	$T_h=0.86T_a+2.25$	0.50	28	<0.001
		Tórax	$T_{th}=0.83T_a+3.43$	0.32	28	<0.01
		Abdômen	$T_{abd}=0.85T_a+2.66$	0.46	28	<0.001
Voo	15-20°C	Cabeça	$T_h=3.22T_a-35.35$	0.16	31	0.02
		Tórax	$T_{th}=3.53T_a-38.56$	0.16	31	0.02
		Abdômen	$T_{abd}=3.75T_a-45.56$	0.22	31	<0.01
	30-35°C	Cabeça	$T_h=1.92T_a-28.74$	0.73	52	<0.001
		Tórax	$T_{th}=2.36T_a-41.50$	0.57	52	<0.001
		Abdômen	$T_{abd}=2.16T_a-36.30$	0.65	52	<0.001
Pós-voo	15-20°C	Cabeça	$T_h=6.44T_a-93.52$	0.50	157	<0.001
		Tórax	$T_{th}=5.77T_a-79.42$	0.35	157	<0.001
		Abdômen	$T_{abd}=6.20T_a-89.77$	0.47	157	<0.001
	30-35°C	Cabeça	$T_h=2.60T_a-50.08$	0.50	47	<0.001
		Tórax	$T_{th}=2.23T_a-37.50$	0.46	47	<0.001
		Abdômen	$T_{abd}=2.85T_a-57.55$	0.74	47	<0.001

De acordo com a Tabela 1, $T^{\circ}body$ foi positivamente correlacionada com $T^{\circ}a$ (expressa por r^2) e os menores valores de correlação foram encontrados durante o comportamento de voo (r^2 variou entre 0,16 e 0,22).

Figura 4 – Termografia da entrada do ninho durante intervalos de temperatura e atividades de forrageamento diferentes. As setas indicam os indivíduos de acordo com a atividade de forrageamento. Importante destacar a elevada temperatura do tórax.

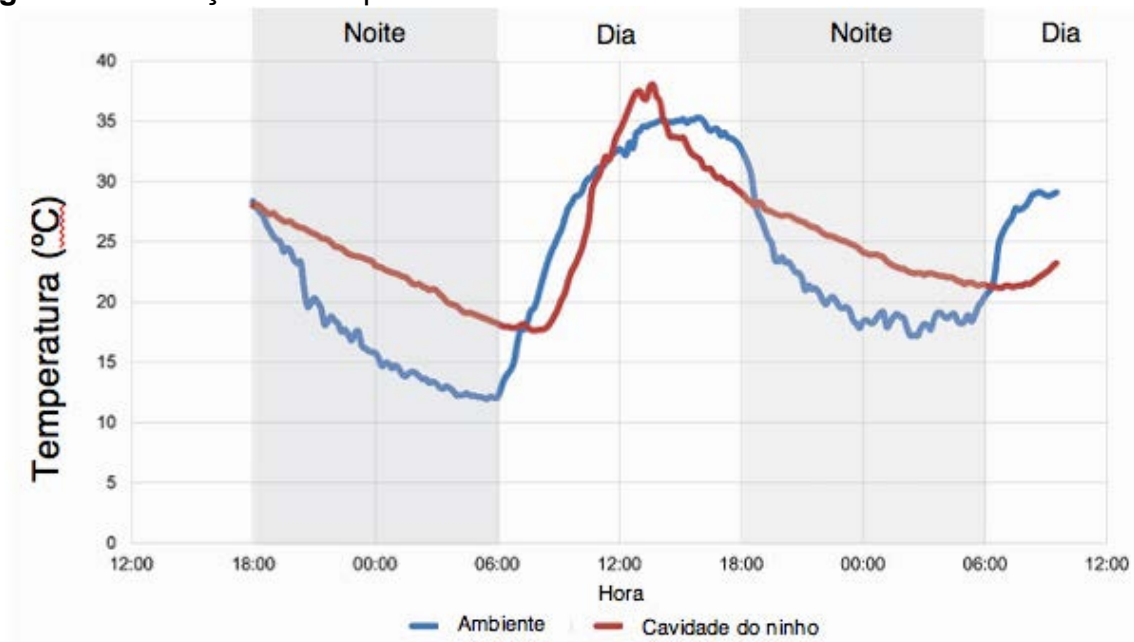


Em todas as situações analisadas, as temperaturas das diferentes partes corpóreas estavam acima da $T^{\circ}a$, sendo que as temperaturas mais elevadas foram encontradas na região do tórax, seguido pela cabeça e depois pelo abdômen. A única exceção a este padrão em relação à $T^{\circ}a$ ocorreu durante o comportamento de sair do ninho para forragear em temperaturas mais elevada ($T^{\circ}a$: 30-35°C). Neste caso, as temperaturas das diferentes partes corpóreas de *P. (T.) ignobilis* estavam abaixo da temperatura ambiente, provavelmente devido ao indivíduo estar em contato com temperaturas menores tendo em vista o local de seu ninho, como pode ser observado também nos dados obtidos nos registradores de dados (Figura 4E)

A Figura 5 mostra o comportamento térmico do local onde foi construído o ninho em comparação com a variação da temperatura ambiente (dados obtidos da estação meteorológica da universidade – CEAPLA). Pode-se observar a tendência da temperatura média da cavidade ser superior à ambiente durante a noite ($\bar{T}a=19,2^{\circ}C$;

$\bar{T}_n=23,19^\circ\text{C}$, $\Delta\bar{T}=3,99^\circ\text{C}$, $F=74,19$, $p<0,001$) e mais baixa durante a maior parte do dia, exceto durante o horário de meio-dia ($\bar{T}_a = 31,54^\circ\text{C}$, $\bar{T} = 29,09^\circ\text{C}$, $\Delta\bar{T}=-2,45^\circ\text{C}$, Anova (um critério), $F=11,47$; $p<0,001$). É importante citar que no dia 30/10 houve uma brusca variação de temperatura à tarde, devido à chuva, o que favoreceu que a diferença média entre $T^{\circ}a$ e $T^{\circ}n$ fosse baixa ($\Delta\bar{T}=1,63^\circ\text{C}$); desconsiderando esse fator, a diferença aumentaria para $3,15^\circ\text{C}$.

Figura 5 – Variação de temperatura ambiental e da cavidade do ninho durante o dia.



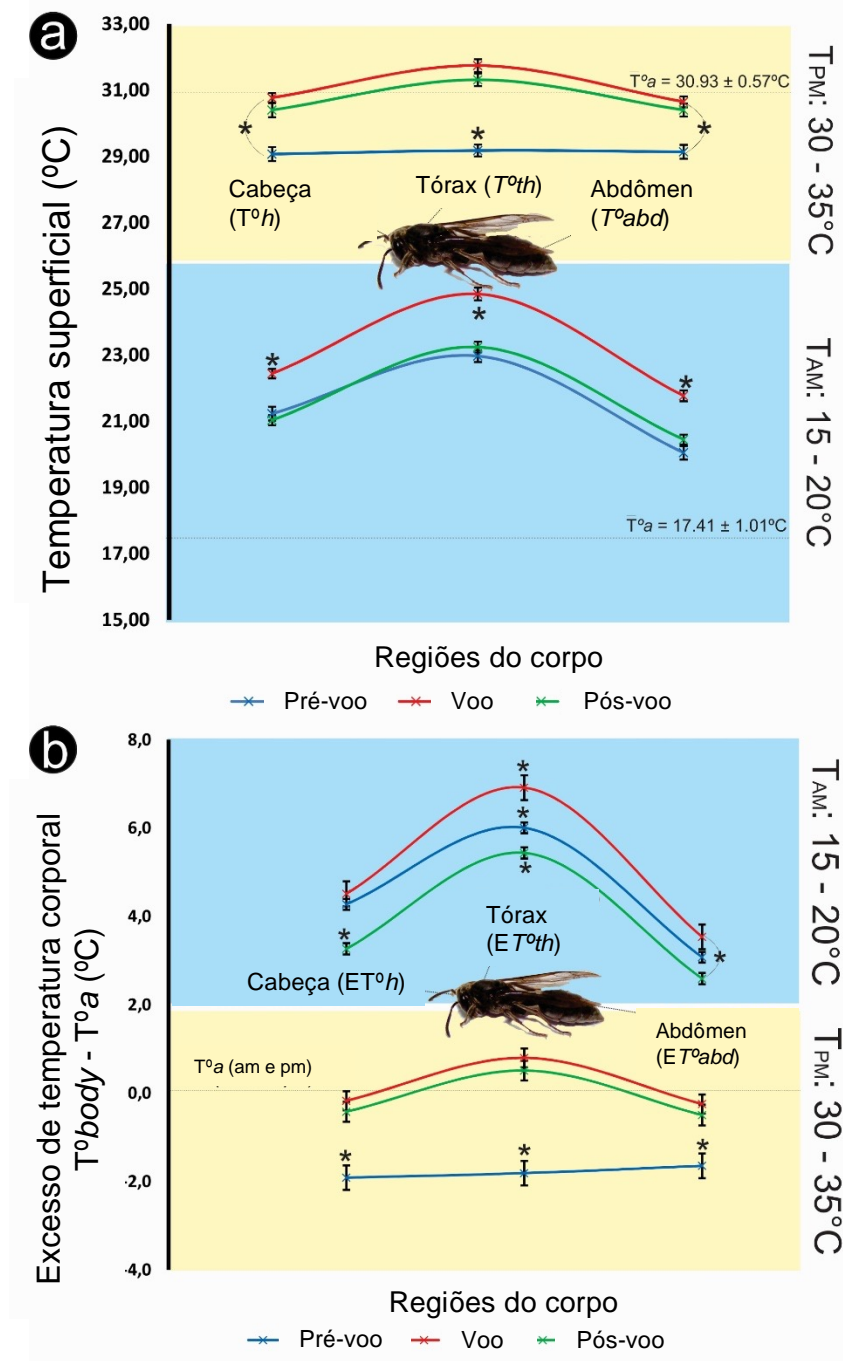
As temperaturas mais baixas das partes do corpo foram observadas nas condições pré-voo, e os valores mais elevados foram em voo (Figura 6A e Tabela 2), em ambos os intervalos de temperatura. No pós-voo, uma pequena redução da temperatura das partes do corpo pode ser observada, quando comparado com a condição de voo.

Tabela 2 – Amplitude térmica em relação aos diferentes períodos do dia e às atividades e $T^{\circ}h - T^{\circ}a$.

PERÍODO E TEMPERATURA	ATIVIDADE	$T^{\circ}h - T^{\circ}a$	AMPLITUDE TÉRMICA (°C)		
			Cabeça	Tórax	Abdômen
$T^{\circ}am: 15-20^{\circ}C$	Repouso	1.62± 1.29	15.7-23.8	15.7-23.6	15.3-22.0
	Pré-voo	6.01±1.50	16.5-17.7	18.4-28.4	25.7-26.4
	Voo	6.92±2.01	20.1-26.7	20.1-29.4	18.6-25.6
	Pós-voo	5.44±1.95	16.7-26.2	18.3-29.0	16.2-25.6
$T^{\circ}pm: 30-35^{\circ}C$	Pré-voo	(-)1.81±1.03	27.7-31.2	27.4-32.0	27.5-31.4
	Voo	0.80±1.10	29.0-32.9	29.3-35.6	27.5-33.9
	Pós-voo	0.51±1.08	28.0-34.5	29.1-35.2	27.4-34.1

A fim de abordar a capacidade de termorregulação de *P. (T.) ignobilis*, usamos o excesso de temperatura corporal ($ET^{\circ} = T^{\circ}body - T^{\circ}a$), e as comparações foram feitas com as mesmas partes do corpo entre comportamentos diferentes, dentro e entre os intervalos de temperatura. No intervalo de 15 a 20 °C foram encontradas diferenças significativas para $ET^{\circ}abd$ apenas entre voo e pós-voo no nível de $p < 0,001$. Para $ET^{\circ}th$, todas as comparações neste intervalo foram estatisticamente significantes. Para $ET^{\circ}h$, neste intervalo, não foi encontrada diferença entre os pré-voo e voo; todas as outras comparações foram significativas em $p < 0,001$. A 30-35 °C. Apenas o excesso de temperatura corporal de pré-voo foi significativamente diferente de voo e pós-voo. Entre ambos os intervalos de temperatura, todas as comparações foram estatisticamente significativas ao nível de $p < 0,001$. Um resumo destas comparações é apresentado na Figura 6B.

Figura 6 - Variação de temperatura de superfície média e excesso de temperatura corporal ($ET^\circ = T^\circ_{body} - T^\circ_a$) com um desvio padrão (barras de erro) em diferentes partes do corpo de *Polybia ignobilis* em diferentes intervalos de temperatura (T°_{am} e T°_{pm}) e atividade de forrageamento (pré-voo, voo e pós-voo). a) Variação da temperatura média da superfície (T°_{body}); b) Variação de excesso médio de temperatura corporal (ET°_{body}).

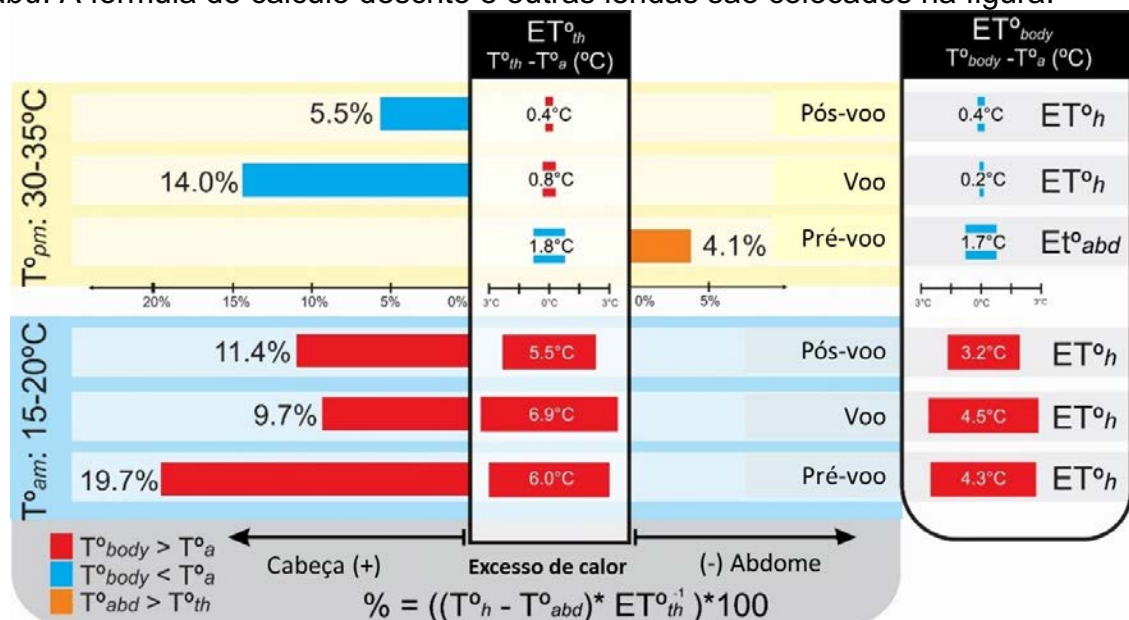


No período da manhã, o espectro de variação das temperaturas das diferentes partes corpóreas foi maior do que o encontrado durante a tarde, em que as temperaturas foram mais elevadas ($AM: \Delta T_h$ 16,5-27,7°C; ΔT_{th} 18,3-29,4°C e

$\Delta T_{abd}=15,7-26,4^{\circ}\text{C}$ com $\Delta T_{av}=11^{\circ}\text{C}$ e PM: ΔT_h 27,7-34,6 $^{\circ}\text{C}$; $\Delta T_{th}=27,4-35,6^{\circ}\text{C}$ e $\Delta T_{abd}=27,4-34,1^{\circ}\text{C}$ com $\Delta T_{av}=7,23^{\circ}\text{C}$).

Finalmente, para avaliar o fluxo de calor e o processo de termorregulação das forrageiras em diferentes faixas de temperatura ($T^{\circ} am$: 15-20 $^{\circ}\text{C}$ e $T^{\circ} pm$: 30-35 $^{\circ}\text{C}$) e atividades de forrageio (pré-voo, voo e pós-voo), obteve-se a Figura 7. Esta figura é um indicador de quão bem mais quente é a cabeça em relação ao abdômen, nos diferentes períodos e comportamentos observados. Estes dados foram obtidos a partir da diferença de $T^{\circ} h - T^{\circ} abd$ e corrigida pela $ET^{\circ} th$ (Fórmula está descrito na Figura 7). Assim, estes valores são representativos do fluxo de calor em todo o corpo do animal durante as diferentes fases de atividade forrageira observada em ambos os intervalos de temperatura.

Figura 7 - O diagrama mostra o fluxo de calor entre o tórax►cabeça e tórax►abdômen. Na coluna central apresenta excesso de calor ($ET^{\circ} th$) produzido pelo tórax sob diferentes condições. Na coluna da esquerda pode ser observado o excesso de temperatura na porção que recebeu calor do tórax ($ET^{\circ} h$ ou $ET^{\circ} abd$) dependendo das condições analisadas. Ao lado da coluna central ($ET^{\circ} th$), as caixas coloridas representam as duas opções no fluxo de calor originado a partir do tórax, o fluxo da cabeça (esquerda) ou do abdômen (à direita). Os valores de porcentagem referem-se a forma com que o calor flui através das partes do corpo, ou seja, a caixa de cor está presente à esquerda - a temperatura da cabeça tem x% mais do que o $T^{\circ} abd$. A fórmula de cálculo descrito e outras lendas são colocados na figura.



Os resultados mostraram que o fluxo de calor do tórax, quase em toda situação, antes de ser dispersado, ou conduzido para outra região do corpo, favorece

a cabeça para o abdômen da vespa: 15-20 °C durante o fluxo de calor pré-voo foi 19,7% maior favorecendo o calor para o abdômen, durante o voo de 9,7% e durante o pós-voo de 11,4%. A 30-35°C durante o voo, o fluxo de calor foi 14% maior em direção à cabeça do que em relação ao abdômen durante o pós- voo, 5,5% superior. Apenas no pré-voo em 30-35 °C, foi observada uma temperatura mais alta do abdome em relação à cabeça. O calor produzido na região torácica, em quase todas as situações, parece ser preferencialmente dirigido à região cefálica em detrimento do abdômen. Em T^{am} a temperatura da superfície da cabeça foi de 19,7%, 9,7% e 11,4% maior do que a do abdômen durante o pré-voo, voo e pós-voo, respectivamente. Em T^{pm} a diferença entre a temperatura da cabeça e abdômen foi: -4,1%, 14% e 5,5% durante o pré-voo, voo e pós-voo, respectivamente. Assim, apenas durante o período de pré-voo a temperatura da superfície do abdômen era superior a da cabeça. Por conseguinte, os nossos resultados demonstram, que a temperatura da superfície da cabeça é mais claramente influenciada pela produção de calor torácico em comparação com a região abdominal (Figura 7).

5 DISCUSSÃO

Quase todos os dados de pesquisa disponíveis para a termorregulação de vespa são limitados aos Vespinae altamente sociais restritos ao hemisfério Norte, ou seja, temperadas (HEINRICH, 1993; JONES & OLDROYDS, 2006). Com escassez de dados para vespas em ambientes tropicais, o presente estudo abordou termorregulação individual de uma Epiponini neotropical, mais especificamente de *Polybia (T.) ignobilis*.

Como exemplo de um animal ectotérmico, a temperatura do corpo da forrageiras de *P. (T.) ignobilis* foi dependente do ambiente. No entanto, no intervalo de 15-20 °C, a temperatura corporal se apresentou sempre acima de $T^{\circ}a$, indicando que as vespas também foram capazes de produzir calor. O mesmo padrão não foi tão claro quando os indivíduos foram expostos às condições ambientais quentes (30-35 °C).

Os dados obtidos nos apontam que a temperatura corpórea da espécie em questão tende a aumentar com o aumento da $T^{\circ}a$. Tal padrão também foi verificado para *Polistes dominulus*, *Vespula vulgaris* e *Dolichovespula saxonica* (KOVAC et al., 2009)

A cavidade torácica é conhecida como centro de geração de calor por vários grupos de insetos, devido ao tremor de sua musculatura bem desenvolvida relacionada ao voo (HEINRICH, 1993; CHAPMAN, 1998). O presente estudo mostrou que *P. (T.) ignobilis* também deve ser capaz de usar o tórax como um centro de termogênese pois, em cada comportamento analisado em $T^{\circ}am$, ou seja, em temperatura ambiente mais amena, a temperatura foi significativamente maior no tórax ($T^{\circ}th$), quando comparada com $T^{\circ}h$ e $T^{\circ}abd$.

Durante a manhã, a temperatura ambiente variou de 15 a 20 °C, e a média $T^{\circ}a$ era 17,41 °C. As vespas deixaram o ninho ambiente para forragem em uma T° média de $22,96 \pm 0,18$ °C, um excesso de 6,00 °C quando comparado com a $T^{\circ}a$ média. Isso indica que as vespas fazem um esforço para se aquecer antes de enfrentar a baixa temperatura do ar exterior durante o voo. Neste caso, a temperatura ideal para iniciar o voo parece estar em torno de 23 °C. Tal valor é substancialmente inferior ao que foi encontrado para *Dolichovepula maculata*, em que $T^{\circ} th$ estava perto de 35 °C a uma temperatura ambiente de 21 °C (HEINRICH, 1993) e *Vespula vulgaris*, em que os

trabalhadores foram capazes de manter a temperatura do tórax até 25°C acima da temperatura do ar baixa (HEINRICH, 1984).

Os indivíduos de *P. (T.) ignobilis* retornavam ao ninho (pós-voo) com uma $T^{o}th$ média de $23,24 \pm 0,15$ °C, ou seja, com um excesso de 5,47 °C em condições moderadas (15-20°C). No entanto, a uma temperatura ambiente média de 30,87 °C, voltaram para o ninho com média de $T^{o} dia$ de 31,31 °C, demonstrando pouca variação. Não há praticamente nenhum estudo em Epiponini para comparar com os dados obtidos no presente estudo; no entanto, segundo Heinrich (1984), em forrageiras de *Vespula vulgaris* foi relatado uma $T^{o} th$ de 40 °C para voltar para o ninho com, com a temperatura ambiente de 30 °C.

Estes dados sugerem que as espécies de clima temperado claramente possuem maior capacidade para produzir calor e, a temperatura mínima para iniciar voo é significativamente acima do que foi encontrado para *P. (T.) ignobilis*. Isso pode estar relacionado ao fato de espécies de clima temperado estarem expostas a um rigoroso inverno e as primaveras são geralmente mais frias do que na região Neotropical. Os períodos de invernos rigorosos são críticos para as espécies, dificultando seu sucesso, e através dessas forças atuantes, eles devem ter evoluído uma ampla gama de temperatura de forrageamento e, associado à sua maior amplitude, tornou-se possível a forragem em temperaturas extremamente baixas, como 2 °C e manter $T^{o}th$ em torno de 30 °C como relatado por Heinrich (1984), em *Dolichovespula maculata*.

Na região neotropical, a temperatura ambiente é muito mais constante durante o ano, e dias frios ($T^{o} a$ inferior a 10 °C) são restritos a alguns dias durante o inverno. Por essa razão, novos ninhos são fundados durante todo o ano. É muito improvável que se encontre uma fêmea de *P. (T.) ignobilis*, ou qualquer outro Epiponini, forrageando em temperaturas do ar abaixo de 5 °C, sendo que em espécies de clima tropical, já foi comprovada que a atividade forrageadora é iniciada a 17 °C por *Polybia ignobilis* (HOFLING, 1982) e por *Polistes lanio* (GIANNOTTI et al. 1995), a 22 °C por *P. simillimus* (PREZOTO et al. 1994) e por *Protopolybia exigua* (ROCHA & GIANNOTTI, 2007), e a 24 °C por *Angiopolybia pallens* (CRUZ et al. 2006). Na verdade, os Epiponini estão distribuídos quase exclusivamente em toda a América do Sul, sendo que apenas um pequeno número de espécies foi capaz de alcançar o extremo do sudoeste dos EUA. Portanto, na região Neotropical estas vespas devem ter uma vantagem de temperaturas mais adequadas/constantes durante o ano para

modular os mecanismos de termorregulação em um nível inferior do que o encontrado na espécie de clima temperado. No entanto, dados mais consistentes são necessários para testar a veracidade desta hipótese.

Os mecanismos de termorregulação de vespas não foram ainda analisados mais detalhadamente, mas é bem sabido que o calor pode ser gerado por tremores na musculatura torácica e, talvez, pelo menos algumas espécies devem ser capazes de transportar o calor para o abdômen por meio do sistema circulatório, como ocorre em abelhas (HEINRICH, 1976 e 1993). O estudo mostrou que o excesso de temperatura corporal foi significativamente inferior em condições de calor para todas as partes do corpo, de forma independente do comportamento analisado. Tais resultados indicam que em condições quentes, as vespas estão, muito provavelmente, reduzindo a produção de calor (causada pela contração muscular) e, conseqüentemente, prevenindo o corpo de superaquecer (HEINRICH, 1993; KOVAC et al, 2009).

Em condições quentes (T^{opm}), os indivíduos deixaram o ninho com a temperatura do corpo abaixo de T^a . Estes dados indicam que, nesta condição, as vespas aproveitam a T^a adequada para forrageamento, sem a necessidade de aquecimento prévio. Por outro lado, no intervalo de 15-20 °C (T^{am}) para atingir uma temperatura ótima de voo (pré-voo T^{th} : próximo de 23 °C, o excesso de 6 °C), foi necessário manter uma alta frequência das batidas de asas, e assim, ser capaz de levantar voo e iniciar a atividade de forrageamento. Além disso, durante o comportamento de pré-voo, as vespas formavam uma espécie de agregado, perto da entrada do ninho, e então, quando aquecidas, alçavam vôo para forragear. Este comportamento agregado não foi registrado quando o intervalo variou de 30 a 35 °C, em que a maioria voou imediatamente depois de deixar a entrada do ninho.

Acredita-se que durante o voo em condição quente (30-35 °C), provavelmente a temperatura ambiente deva estar perto do ideal para a vespa alçar vôo e manter a atividade de voo, reduzindo o custo energético de termorregulação nesta condição. No entanto, se nenhum mecanismo de termorregulação estava agindo, seria de se esperar que, devido ao aumento da atividade muscular durante o voo, ET^{th} seria altamente positivo em temperatura mais alta, e que poderia acarretar problemas de superaquecimento. Enquanto isso, os dados mostraram que a média de ET^{th} , mesmo durante a atividade de voo, foi de cerca de 1 °C ($ET^{th} = 0,8 \pm 0,21$) em altas temperaturas. Porém, em temperaturas mais frias (T^{am}), o excesso de temperatura

torácica média ($ET^{th} = 6,9 \pm 0,28$) foi significativamente maior ($F = 748,04$, $p < 0,001$) durante o voo, quando comparado às condições quentes (T^{pm}).

O fato de o excesso para o corpo (ET^{body}) ser significativamente menor em 30-35 °C, revela que algum tipo de mecanismo está agindo para a menor produção de calor em *P. (T.) ignobilis*, ou que haja alguma forma mais eficiente de ocorrer perda de calor. Embora seja difícil de descrever precisamente este mecanismo, uma vez que a temperatura de início de atividade observada foi certamente adequada para sustentar a atividade de forrageamento, a menor amplitude média de variação na temperatura corpórea no período da tarde é um indício que há algum mecanismo que impede que a temperatura do animal aumente indiscriminadamente com o aumento da temperatura ambiente. Kovac *et al.* (2009) mostraram que a capacidade de refrigeração em vespas sociais com tamanho corporal e peso similares pode ainda diferir de acordo com o táxon, sendo que *Vespula* apresentou uma maior capacidade de refrigeração quando exposta a temperaturas mais elevadas do que *Polistes*. Mecanismos que evitem o superaquecimento são essenciais para a manutenção da vida do animal, uma vez que um grande aumento na temperatura corpórea afeta severamente vários processos fisiológicos, como exemplo a ação enzimática e reações químicas na contração muscular. A regurgitação de gotículas de água, quando expostas a altas temperaturas, é um mecanismo utilizado por *Vespula germanica* e *V. maculifrons* para diminuir a temperatura corpórea, sendo registrado uma diminuição de até 4 °C na cabeça após a realização de tal comportamento (COELHO & ROSS, 1996). As abelhas melíferas também se utilizam do calor evaporativo, através do gotejamento de fluídos, para eliminar calor (HEINRICH, 1993). Alguns autores registraram o comportamento de gotejar fluídos em algumas espécies de vespídeos eussociais neotropicais (HEINRICH, 1993; COELHO & ROSS, 1996). Neste trabalho, tal comportamento não foi registrado, muito embora deva provavelmente ocorrer nesta espécie, principalmente dentro do ninho, o que dificulta seu registro.

Nesse intervalo de 30-35 °C, provavelmente os indivíduos operaram dentro de uma zona de conforto térmico, mas mais estudos são necessários para analisar as respostas de termorregulação (fisiológicas e comportamentais) dessas vespas quando operam perto de sua faixa de temperatura crítica.

Com relação ao fluxo de calor pelo corpo, nos três comportamentos analisados de 15 a 20°C, o resultado mostra que o fluxo de calor é maior do tórax para a cabeça

do que entre tórax e abdômen. Precisamente, o fluxo de calor foi 19,7% maior do tórax para a cabeça durante a pré-voo, 9,7% durante o voo e, 11,4% durante o pós-voo, do que de tórax de abdômen. Este padrão permite que a T^o_h seja sempre superior à T^o_{abd} , independentemente do comportamento. Esse padrão pode ajudar a percepção sensorial do inseto durante a atividade de voo. Durante o voo, os insetos precisam responder rapidamente a diferentes estímulos externos, então esse processo exige grande sensibilidade visual e outros sentidos. Um aumento de temperatura no tecido neural proporciona uma resposta mais rápida e mais sensível aos estímulos externos, auxiliando na percepção sensorial e gerando uma resposta eficaz ao estímulo, tal como referido na mosca *Calliphora erythrocephala* (WARZECHA et al., 1999).

A capacidade de termorregulação dos insetos pode ser medida através do excesso de temperatura, representado pela diferença entre a temperatura ambiente e a torácica (KOVAC et al., 2009). Os dados de excesso de temperatura de *Polybia (T.) ignobilis* revelam uma grande capacidade de regulação da temperatura corpórea: o excesso de temperatura média quando expostas a temperaturas ambientes mais baixas (T^o_{am} : 15-20 °C) foi de $5,82 \pm 1,81$, enquanto em temperaturas mais elevadas (T^o_{pm} : 30-35 °C) foi significativamente menor, $0,66 \pm 1,09$ ($F=748,04$ $p<0,001$). Apesar de escassos, há alguns estudos que relatam a capacidade de termorregulação em vespídeos sociais. Tais estudos concentram-se nas vespas da família Vespinae, características de regiões temperadas. Operárias de *Vespula vulgaris* (peso seco de aproximadamente 57mg) foram encontradas forrageando a uma T^o_a de 7°C, mantendo uma ET^o_{th} de 28 °C, e de *Dolichovespula maculata* a 2 °C e com excesso de temperatura torácica de 30 °C (HENRICH, 1984). Na região tropical, o frio intenso não é um grande problema, uma vez que o inverno é muito mais brando e temperaturas muito baixas ou negativas são raramente registradas. Em grandes insetos, uma outra estratégia de refrigeração consiste em aumentar a área de convecção de calor, e para isso, o animal redireciona o fluxo de calor diretamente para o abdômen (HEINRICH, 1993). Observou-se exatamente este padrão ocorrendo em *Polybia (T.) ignobilis*. O gráfico é uma representação do comportamento do fluxo de calor ao longo do corpo do animal em temperaturas mais baixas (T^o_{am} : 15-20°C) e mais altas (T^o_{pm} : 30-35). Esse fluxo de calor, é determinado pelo excesso entre a T^o_{th} - T^o_h (excesso de calor que é desviado do tórax para a cabeça) e T^o_{th} - T^o_{abd} (excesso de calor que desviado do tórax para o abdômen). As análises revelaram que

as retas são paralelas, ou seja, apresentam a mesma inclinação ($t=0,56$; $p<0,5762$), indicando que a variação no fluxo de calor dentro do corpo do inseto, tanto em direção à cabeça, quanto em direção ao abdômen é proporcional, independente da faixa de temperatura estudada. Já em relação ao intercepto, as análises revelaram que são estatisticamente diferentes ($t=7,92$; $p<0,001$) nas faixas de temperaturas estudadas, sendo menor durante temperaturas mais altas (T_{AM} : 30-35 °C). Este resultado indica que o fluxo de calor em direção ao abdômen em temperaturas mais elevadas é significativamente maior que durante o período da manhã, e por isso, o excesso de calor é significativamente menor. Consequentemente, em situações naturais, esta vespa pode dissipar o excesso de calor aumentando a área de convecção, desviando o fluxo de calor para o abdômen, quando exposta a temperaturas ambientais elevadas, em especial durante o voo.

O fluxo de calor do tórax para o abdômen foi superior apenas durante a atividade de pré-voo em condição quente, e também foi a única situação em que o tórax não era a porção mais quente do corpo. Neste momento (pré-voo 30-35 °C), a vespa deixou a entrada do ninho com a temperatura do corpo abaixo de T^a (Figura 4D). Isso pode ter ocorrido porque a vespa estava em contato direto com uma temperatura mais baixa que a do ambiente externo antes de sair da entrada do ninho para forragear.

Portanto, os resultados demonstram claramente que o calor tende a fluir a uma velocidade superior do tórax para a cabeça do que do tórax para o abdômen, ou seja, a cabeça, muitas vezes tem uma temperatura de superfície maior do que o abdômen.

Os dados também mostraram que em condições quentes, a temperatura média da cavidade onde o ninho foi fundado foi de 2,45 °C abaixo da T^a , e o contato com esse ambiente deveria ter permitido troca de calor rápida, especialmente em partes do corpo menores (cabeça e tórax - maior superfície / menor volume), desta forma, o abdômen mostra uma temperatura diferente de outras porções do corpo. Assim, o local do ninho cria um microambiente, que tem características físicas diferentes a partir do ambiente externo.

Neste contexto, outro aspecto interessante da termorregulação de *P. (T.) ignobilis* analisado neste estudo está relacionado as propriedades térmicas do local do ninho. Do ponto de vista adaptativo a construção de ninhos em cavidades preexistentes fornece maior proteção aos mesmos e, conseqüentemente, à prole. Tais dados mostram que para esta espécie de vespa, características térmicas

associadas ao local de nidificação podem também afetar a termorregulação do animal, e principalmente, o desenvolvimento na fase larval, uma vez que a conservação do calor interno do local de nidificação pode resultar e contribuir na manutenção de temperaturas mais estáveis para o desenvolvimento desta fase de desenvolvimento, visto que pode manter temperaturas ótimas para algumas reações metabólicas (ENGELS et al., 1995; JONES & OLDROYDS, 2006; HOZUMI et al., 2008).

Além disso, *P. (T.) ignobilis* também constrói um grosso envelope externo em volta do ninho que pode contribuir para minimizar a perda de calor, e esta característica, associada com o comportamento de nidificar em cavidades, poderia levar a um conjunto eficiente de fatores que permitem manter o calor metabólico dentro do ninho, criando um ambiente favorável mesmo quando as condições térmicas ambientais não são ideais.

Como mostrado, há um atraso na transferência de calor entre os períodos do dia. A temperatura da cavidade tende a diminuir lentamente durante a noite, ou seja, o ganho de calor durante o dia é dissipado lentamente no interior da cavidade quando se compara com a diminuição natural da temperatura ambiente durante a noite. Isso indica que a construção de ninhos dentro de cavidades, para esta espécie, contribui para aquecer e conservar a temperatura dentro do ambiente colonial, especialmente durante as noites (quando T° a são geralmente mais frias). Tal fato foi demonstrado para Vespinae, em que o calor gerado no interior da colônia pode ser armazenado e a temperatura do ninho regulada com a ajuda do envelope externo que compõe o ninho (SEELEY & HENRICH, 1981; OLDROYDS & JINES, 2006).

Em suma, este estudo descreveu o perfil térmico durante as atividades de forrageamento, em condições de campo, de *P. (T.) ignobilis* em temperaturas ambientais moderadas (15-20 °C) e quentes (30-35 °C). Descobrimos que as forrageiras devem aquecer-se durante temperaturas mais baixas para atingir uma temperatura ideal para iniciar o voo. Observamos também que esta vespa Epiponini neotropical, aparentemente, não usa a parte do abdômen como um trocador de calor e/ou local de dissipação de calor produzido pelo tórax, mesmo durante o voo em condições quentes, a situação mais crítica observada neste estudo. Talvez o pequeno tamanho desta vespa, aliado às condições ambientais permita que a troca de calor seja mais rápida, tanto para o aquecimento como arrefecimento.

6 CONCLUSÃO

O estudo da termofisiologia de *P. ignobilis* durante a atividade de forrageamento nos permitiu concluir que:

1. Essas vespas utilizam estratégias de termorregulação distintas durante o período do dia e comportamento dependendo da temperatura;
2. Durante o período mais frio do dia buscam aquecer, principalmente, o tórax atingindo temperaturas mais ótimas para a musculatura do voo;
3. Durante o período mais quente do dia, os indivíduos reduzem o pré-aquecimento do tórax pois a temperatura do ambiente já está bem próxima da temperatura ótima;
4. O tórax é a região mais quente do corpo desses insetos;
5. Pode-se observar um fluxo grande de calor do tórax para cabeça e abdome e esse fluxo é alterado de acordo com a temperatura do ambiente.

7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGUIAR, C. M. L., GARÓFALO, C. A.; ALMEIDA, G. F. Abelhas (Hymenoptera, Apoidea) que nidificam em ninhos-armadilha em áreas de floresta semi-decídua e caatinga. 2005, Bahia, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, v. 22, n. 1, p. 1030-1038.

AGUIAR, C. M. L.; GARÓFALO, C. A. Nesting biology of *Centris* (Hemisiella) *tarsata* Smith (Hymenoptera, Apidae, Centridini), 2004. **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, v. 21, n. 1, p. 477-486.

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

BICHARA FILHO, C. C., SANTOS G. M. D. M., RESENDE, J. J., da CRUZ, J. D., GOBBI, N., & MACHADO, V. L. L. (2009). Foraging behavior of the swarm-founding wasp, *Polybia* (Trichothorax) *sericea* (Hymenoptera, Vespidae): prey capture and load capacity. **Sociobiology**, 53(1).

BICHARA FILHO, C. C., SANTOS, G. M. D. M., SANTOS FILHO, A. B., SANTANA-REIS, V. P., da CRUZ, J. D., & GOBBI, N. (2010). Foraging Behavior of the Swarm-founding Wasp *Polybia* (Trichothorax) *sericea* (Hymenoptera, Vespidae): Daily Resource Collection Activity and Flight Capacity. **Sociobiology**, 55(3).

CAMILLO, E., GARÓFALO, C. A., SERRANO, J. C.; MUCILLO, G. Diversidade e abundância sazonal de abelhas e vespas solitárias em ninhos-armadilhas (Hymenoptera: Apocrita: Aculeata). 1995. **Revista Brasileira de Entomologia**, Curitiba, v. 39, n. 2, p. 459-470.

CARPENTER J.M. & RASNITSNYN, A. P. Mesozoic Vespidae. **Psyche**, v.97, p.1-20.1990.

CARPENTER J.M. **A note on the names of paper wasps tribes (insecta:Hymenoptera:Vespidae)**. 1997. Natural History Bulletin of Ibaraki University, v.1,p.5-16.

CARPENTER, J. M. **Synonymy of the Genus Marimbonda Richards, 1978, with Leipomeles Mobius, 1856 (Hymenoptera:Vespidae:Polistinae), and a New Key to the Genera of Paper Wasps of the New World**. American Museum Novitates, n.16, 16p.2004.

CARPENTER, J.M. & ROSS, K.G. Colony composition in four species of Polistinae from Suriname., with a description of the larva of *Brachygastra scutellaris* (Hymenoptera, Vespidae). 1984. **Psyche**, v.97, p.1-20.

CARPENTER, J.M.. **A note on the names of paper wasp tribes (Insecta: Hymenoptera: Vespidae)**. 1997. Nat. Hist. Bull. Ibaraki Univ. 1:15-16.

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

CARPENTER, J.M. The Phylogenetic relationships and natural classification of the Vespoidea (Hymenopetra). **Systematic Entomology**, v.7, p.11-38. 1982.

CARVALHO, M. D. F. **Temperatura da superfície corpórea e perda de calor por convecção em abelhas (*Apis mellifera*) em uma região semi-árida**. 2009. Dissertação de Mestrado. Departamento de Ciência Animal. Universidade Federal Rural do Semi-Árido. Mossoró – RN. 47p.

DESUÓ, I. C. **Variação morfofisiológica das castas da vespa enxameante neotropical *Polybia (Trichothorax) ignobilis* durante sua ontogenia colonial (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini)**. Departamento de Zoologia. Universidade Estadual Paulista, campus de Rio Claro, 2008.

EVANS, H. E. & M.J. WEST-EBERHARD. 1970. **The Wasps**. Ann Arbor: University of Michigan Press 1970. 265p.

GARÓFALO, C. A. Abelhas (Hymenoptera, Apoidea) Nidificando em Ninhos-Armadilha na Estação Ecológica dos Caetetus, Gália, SP. **Anais do VIII Encontro sobre Abelhas**, Ribeirão Preto, v. 4 n. 1, p. 121- 128, 2008.

GARÓFALO, C. A. Comunidade de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) que utilizam ninhos-armadilha em fragmentos de matas do Estado de São Paulo. **Anais do IV Encontro sobre Abelhas**, Ribeirão Preto, v. 4 n. 1, p. 121-128, 2000.

GAZOLA, A. L.; GARÓFALO, C. A. Trap-nesting bees (Hymenoptera: Apoidea) in forest fragments of the state of São Paulo, Brazil. **Genetics and Molecular Research**, Ribeirão Preto, v. 8, n. 2, p. 607-622, 2009.

GOBBI, N. & V.L.L. MACHADO. 1985. Material capturado e utilizado na alimentação de *Polybia (Myrapetra) paulista* Lhering, 1896 (Hymenoptera - Vespidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** 14(2):189-195.

GOBBI, N. & V.L.L. MACHADO. 1986. Material capturado e utilizado na alimentação de *Polybia (Trichothorax) ignobilis* (Haliday, 1836) (Hymenoptera, Vespidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** 15(Suplemento):118-124.

GOMES, L., GOMES, G., OLIVEIRA, H. G., MORLIN JUNIOR, J. J., DEDUÓ, I. C., SILVA, I. M. D., ... & VON ZUBEM, C. J. (2007). Foraging by *Polybia (Trichothorax) ignobilis* (Hymenoptera, Vespidae) on flies at animal carcasses. **Revista Brasileira de Entomologia**, 51(3), 389-393.

HANSEL, M.H.; SAMUEL, C. & FURTADO, J.I. *Liostenogaster flavolineata*: social life in the small colonies of an Asian tropical wasp. **Proceedings of the 9th Congress**, IUSSI. Boulder, Colorado, p.192-195. 1982.

HEBLING-BERALDO, M.J.A., E.A. ROCHA & V.L.L. MACHADO. 1982. Toxicidade de inseticidas (em laboratório) para *Polybia* (*Myrapetra*) paulista (Ihering, 1896) (Hymenoptera: Vespidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** 10: 261-267.

HEINRICH, B. & ESCH, H. 1994. Thermoregulation in bees. **American Scientist**. 82: 164-170.

HEINRICH, B. **Heat exchange in relation to blood flow between thorax and abdomen in bumblebees**, (1976) *J. Exp. Biol* 64: 561-585.

HEINRICH, B. **The Hot-Blooded Insects – strategies and mechanisms of thermoregulation**. 1993. United States of America. :Springer-Verlag.

HINES, H.M., HUNT, J.H., O'CONNOR, T.H. GILLESPIE, J.J. & CAMERON, S.A. **Multigene phylogeny reveals eusociality evolved twice in vespid wasps**. PNAS, v.104, n.9, p.3295-3299. 2007.

HÖFLING, J. C. 1982. **Aspectos biológicos de *Polybia ignobilis* (Haliday, 1936) (Hymenoptera-Vespidae)**. Rio Claro/SP, UNESP, 103p. (Dissertação de Mestrado).

HOFLING, J. C. & I. MIRANDA. 1987. **Novos dados sobre uma ação predatória de *Polybia ignobilis* (Haliday, 1836) (Hymenoptera-Vespidae)**. *Bioikos*, PUCCAMP, 1: 51-53.

JEANNE, R. L. Evolution of social behavior in Vespidae. 1980. **Annual Review of Entomology**, v.25, p.371-395.

JEANNE, R.L., 1991b. **Polyethism**, p.389-425. In K.G. Ross & R.W. Matthews, (eds.), *The social biology of wasps*, Cornell University Press, Ithaca, New York, 678p.

JEANNE, R. L. The adaptativeness of social wasp nest architecture. **Quarterly Reviews of Biology**, v.50, p.67-287. 1975.

JEANNE, R.L., 1986. The organization of work in *Polybia occidentalis*: The costs and benefits of specialization in a social wasp. **Behav. Ecol. Sociobiol.** 19:333-341.

JEANNE, R.L., 1991a. **The swarm-founding Polistinae**, p.191-231. In K.G. Ross & R.W. Matthews, (eds.), *The social biology of wasps*, Cornell University Press, Ithaca, New York, 678p.

LIMA, M. r. P. & F. PREZOTO. 2003. Forrageamento ritmo de atividade na vespa de enxame-fundadores neotropical *Polybia platycephala sylvestris* Richards, 1978 (Hymenoptera: Vespidae) em diferentes estações do ano. **Sociobiologia** 42: 645 – 752.

LOLI, D. **Termorregulação colonial e energética individual em abelhas sem ferrão *Melipona quadrifasciata* Lepeletier (Hymenoptera, Apidae, Meliponini)**. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo.

LOYOLA, R. D.; MARTINS, R. P. **Trap-nest occupation by solitary wasps and bees (Hymenoptera: Aculeata) in a forest urban remanent.** Neotropical Entomology, Londrina, v. 35, n. 1, p. 41-48, 2006.

MACHADO, V.L.L., N. GOBBI & D. SIMÕES. 1987. Material capturado e utilizado na alimentação de *Stelopolybia pallipes* (Olivier, 1791) (Hymenoptera - Vespidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** 16(1):73-79.

MACHADO, V.L.L., N. GOBBI & V.V. ALVES JUNIOR. 1988. Material capturado e utilizado na alimentação de *Polybia (trichothorax) sericea* (Olivier, 1791) (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Zoologia** 5(2):261-266.

MALASPINA, O., N. GOBBI & V.L.L. MACHADO 1990. Capacidade de transporte de alimento em operárias de *Polybia (Myrapetra) paulista* Ihering, 1896 (Hymenoptera, Vespidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** 19(2):457-463.

MALASPINA, O., GOBBI, N. & MACHADO, V.L.L.. 1991. Capacidade de transporte de alimento de *Polybia (Trichothorax) ignobilis* (Haliday 1936 (Hymenoptera, Vespidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** 20(1):169-173.

MARQUES, O. M. ; CARVALHO, C.A.L. , SANTOS, G. M. de M. & BICHARA FILHO, C.C. 2005. Defensive Behavior of Caterpillars of *Heraclides anchysiades capys* (Lepidoptera: Papilionidae) Against the Social Wasp *Polistes versicolor versicolor* (Hymenoptera:Vespidae). **Magistra** 17:28-32.

MARTIN, C. A. & ARIAS, B. 1983. **Método de recolección, transporte y establecimiento de *Polistes erythrocephalus*.** Programa de Yuca: Control Integrado de plagas, Cali, Colombia, PNUD/CIAT, p.353-358.

MARTINS, Ricardo Alves. **Termorregulação e depressão metabólica em endotermos.** 2009. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo.

MATSUURA. M. *Vespa* and *Provespa*. In: K. G. Ross & R.W. Matthews. **The social Biology of wasps.** Ithaca: Cornell University Press, 1991. p.191-231.

MICHENER, C. D. **The Bees of the World.** Baltimore: Johns Hopkins, 2000. 913 p.

MORATO, E. F. Efeitos da fragmentação florestal sobre vespas e abelhas solitárias na Amazônia Central. II Estratificação vertical. **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, v. 18, n. 3, p. 737-747, 2001.

MORATO, E. F., GARCIA, M. V. B.; CAMPOS, L. A. O. Biologia de *Centris fabricius* (hymenoptera, anthoporidae, Centridini) em matas contínuas e fragmentos na Amazônia Central. **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, v. 16, n. 1, p. 1213-1222, 1999.

MORATO, E. F.; CAMPOS, L. A. O. Efeitos da fragmentação florestal sobre vespas e abelhas solitárias em uma área da Amazônia Central. **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, v. 17, n. 2, p. 429-444, 2000.

MOYES, C. D. & SHULTE, P. M. 2010. **Princípios da fisiologia animal**. Porto Alegre-RS: Artmed, 2a edição. 757p.

NASCIMENTO, A. L. O.; GARÓFALO, C. A. Abelhas (Hymenoptera, Apoidea) nidificando em ninhos armadilha no Parque estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP. **Anais do IX Encontro sobre Abelhas**, Ribeirão Preto, São Paulo, v. 4, n. 1, p. 139-146, 2010.

NASCIMENTO, Fabio S.; TANNURE-NASCIMENTO, Ivelize C. Foraging patterns in a nocturnal swarm-founding wasp, *Apoica flavissima* van der Vecht (Hymenoptera: Vespidae). **Neotropical Entomology**, v. 34, n. 2, p. 177-181, 2005.

NETTO, J. C.; GOBBI, N.; MALASPINA, O.; *Biologia e Técnicas de Manejo de Abelhas e Vespas*. In: BARRAVIERA, Benedito. **Venenos Animais: uma visão integrada**. Rio de Janeiro: Epuc: Editora de Publicações Científicas. Cap. 12, p. 173-193, 1994.

O'DONNELL, S. & JEANNE, R.L.. 1992. **Forager success increases with experience in *Polybia occidentalis* (Hymenoptera, Vespidae)**. *Insectes Soc.* 39: 451-454.

O'NEILL, K. M. **Solitary Wasps: Behavior and Natural History**. Cornell University Press. Ithaca, Nova Iorque, 2001. 406 p.

OLIVEIRA, O. A. L. 2008. **Biologia comportamental de *agelaiia* vicina: forrageio, comportamento das operárias e desenvolvimento dos ninhos (Hymenoptera: Vespidae; Epiponini)**.

OSTER, G.F. & WILSON, E.O.. 1978. **Caste and ecology in the social insects**. Princeton University Press, Princeton, 352 p.

PICANÇO, M., RIBEIRO, L.J., LEITE, G.L.D. & GUSMÃO, M.R.. 1998. Seletividade de inseticidas a *Polybia ignobilis* (Haliday) (Hymenoptera: Vespidae) predador de *Ascia monuste orseis* (Godart) (Lepidoptera: Pieridae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** 27: 85-90.

PIRES, E. P., POMPEU, D. C., & SOUZA-SILVA, M. (2012). Nidificação de vespas e abelhas solitárias (Hymenoptera: aculeata) na reserva biológica Boqueirão, Ingaí, Minas Gerais= Nesting of solitary wasps and bees (Hymenoptera: aculeata) in the biological reserve Boqueirão, Ingaí, Minas Gerais. **Bioscience Journal**, 28(2).

PREZOTO, F. 1999. **Vespas: a importância das vespas no controle biológico de pragas**. *Biotecnologia* 11(9):24-26.

PREZOTO, F.; GIANNOTTI, E. & MACHADO, V. L. L.. 1994. Atividade forrageadora e material coletado pela vespa social *Polistes simillimus* Zikán, 1951 (Hymenoptera, Vespidae). **Insecta** 3: 11-19.

PREZOTO, F.; LIMA, M. R. P. & MACHADO, V. L. L.. 2005. Os inquéritos de rapina capturaram e usado por *Polybia platycephala* (Richards) (Hymenoptera:Vespidae, Epiponini). **Neotropical Entomology**, **34**: 849-851.

PREZOTO, F.; SANTOS, H. H.; MACHADO, V. L. L. & ZANUNCIO, J. C.. 2006. presa capturada e usado em *Polistes versicolor* (Olivier) (Hymenoptera: Vespidae) nutrição. **Neotropical Entomology** **35**: 707-709.

RANDALL, D.; BURGGREN, W. & FRENCH, K. **Fisiologia animal - mecanismos e adaptações**. Rio de Janeiro. : Guanabara. 2000.

RAVERET-RICHTER, M. & JEANNE, R. L..1991. Comportamento de caça, presas a evasão de captura e formiga no tropical vespa social *Polybia sericea* (Hymenoptera:Vespidae). **Insectes Sociaux** **38**: 139-147.

RAVERET-RICHTER, M. 2000. Vespas sociais (Hymenoptera: Vespidae) comportamento de forrageamento. **Revisão anual de entomologia** **45**: 121-150.

RICHARDS, O.W. The biology of the social wasps (Hymenoptera:Vespidae). *Biological Review*, v.46, p.483-528, 1971.

RODRIGUES, Conforto Térmico das Construções-Edmundo. 3. **Fisiologia da Homeotermia**. 2006.

ROLDÃO, Y. S. **Termorregulação colonial e a influência da temperatura no desenvolvimento da cria em abelhas sem ferrão, *Melipona scutellaris* (Hymenoptera, Apidae, Meliponini)**. 2011. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo.

SAKAGAMI, S.F. & YOSHIKAWA, K. A new ethospecies of *Stenogaster* wasps from Sarawak, with a comment on the value of ethological characters in animal taxonomy. **Annual Zoology of Japan**, v.41, n.2, p.77-83. 1968.

SANTANA-REIS, V.P.G. ; MARQUES, O.M. & COSTA, J.A. 2002 . Seletividade de inseticidas ao predador *Polistes canadensis canadensis* (L., 1758) (Hymenoptera-Vespidae). **Acta Biologica Leopoldensia** **24**(2):141-146.

SANTOS, G. M. de M.; MARQUES, O.M & CARVALHO, C.A.L. 1994. **Raio de ação de *Polistes canadensis canadensis* (L., 1758) (Hymenoptera, Vespidae)**. *Insecta* **3**(2):20-24.

SANTOS, G.M. de M.; SANTANA-REIS, V.P.G.; RESENDE, J.J.; P. D'MARCO & BICHARA FILHO, C.C. 2000. Flyng Capacity of swarm-founding wasps *Polybia occidentalis occidentalis* (Olivier, 1791) (Hymenoptera, Vespidae). **Revista brasileira de Zoociências** **2**(2):33-39.

SANTOS, L.P.; RESENDE, J.J.; SANTOS, G.M. de M.; BICHARA FILHO, C.C. & SANTANA-REIS, V. P. G. 2003. Seletividade de inseticidas a *Polybia* (*Trichothorax*) *sericea* (Olivier, 1791)(Hymenoptera, Vespidae) em condições de laboratório. **Revista brasileira de Zoociências**,**5**(1):33-44.

SCHMIDT-NIELSEN, K. **Animal physiology: adaptation and environment.** Cambridge University Press, 1997.

SCHMIDT-NIELSEN, K. **Fisiologia animal: adaptação e meio ambiente.** São Paulo: Editora Santos, 5ª ed., 611p, 2002.

SERRANO, J. C.; GARÓFALO, C. A. **Utilização de ninhos artificiais para o estudo bionômico de abelhas e vespas solitárias.** Ciência e Cultura, Rio de Janeiro, v. 30, n. 1, p. 597, 1978.

SNELLING, R. p.. 1953. Notas sobre a hibernação e assentamento da vespa *Mischocyttarus flavitarsis* de Saussure (Hymenoptera, Vespidae). **Jornal da Sociedade Entomológica de Kansas 26:** 143-145.

SOUZA, B. B. D., & BATISTA, N. L. (2012). Os efeitos do estresse térmico sobre a fisiologia animal. **Agropecuária Científica no Semiárido**, 8(3), 06-10.

SOUSA, P. S. **Isolamento e caracterização de leveduras de *Polybia ignobilis* (Hymenoptera: Vespidae).** 2011.

SPRADBERY, J.P. 1991. **Evolution of queen number and queen control.** The social Biology of wasps. Ithaca: Cornell University Press, 1991. p. 191-231.

TAKAGI, M.; HIROSE, Y.; YAMASAKI, M. 1980. Localização de presa em *Polistes jadwigae* (Hymenoptera:Vespidae), experimentos de campo na orientação de aprendizagem. **Kontyú 48:** 53-58.

TSCHARTEKE, T., GATHMANN, A.; STEFFAN DEWENTER, I. Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and interactions. 1998. **Journal of Applied Ecology**, London, v. 35, n. 1, p. 708-719.

UGOLINI, R.; CANNICCI, R.1998. Hospedagens em papel-vespas, p. 126-143. *Em:* Turillazzi, S. & West-Eberhard, J. (EDS.), **História Natural e evolução do papel-vespas.** Oxford, Oxford University Press, 427 PP.

WENZEL, J.W. *Ropalidia Formosa*, a nearly paper wasp from Madagascar (Hymenoptera, Vespidae). 1987. **Journal of the Kansas Entomological Society**, v.60, n.4, p.549-556.

WEST-EBERHARD, M.J. Intragroup selection and the evolution of insects societies. **Natural selection and social behavior.** New York: Ed Chiron Press, 1981. p. 3-17.

WEST-EBERHARD, M.J. **Temporary queens in *Metapolybia* wasps: non-reproductive helpers without altruism?** Science, v.200, p.441-443. 1978.

WILLIAMS, I. H. Aspects of bee diversity and crop pollination in the European Union. 2000. Social wasp (Hymenoptera:Vespidae) foraging behavior source. **Annual Review of Entomology 45:**121-150.

WILSON, E.O. The insect societies. Belknap Press: Harvard University Press, Cambridge Mass., 1971. 548 p.

YOSHIKAWA, K.; OHGASHI, R. & SAKAGAMI, S. F. Preliminary report on entomology of the Osaka City University Sth Expedition to Southeast Asia 1966. **Nature and Life in SE Asia**, v.6, p.153-182, 1969.

ZUCCHI, R.; YAMANE S.Ô. & SAKAGAMI, S.F. Preliminary notes on the habits of *Trimeria howardi*, a neotropical communal masarid wasp, with a description of the mature larvae (Hymenoptera:Vespoidea). **Studies on the vespid larvae. Insecta Matsumarana** (N.S.), v.8, p.47-57. 1976.

Rio Claro, 10 de Dezembro de 2015.

Aluna: _____

(Paula Tsuyama)

Orientador: _____

(Prof. Dr. Claudio José Von Zuben)

Co-orientador: _____

(Prof. Dr. Guilherme Gomes)