

**ASPECTOS BIOECOLÓGICOS DE *Angiopolybia pallens* (Lepeletier, 1836)
(HYMENOPTERA–VESPIDAE)**

JUCELHO DANTAS DA CRUZ

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

**Rio Claro
Estado de São Paulo – Brasil
Julho de 2006**

**ASPECTOS BIOECOLÓGICOS DE *Angiopolybia pallens* (Lepeletier, 1836)
(HYMENOPTERA–VESPIDAE)**

JUCELHO DANTAS DA CRUZ

Orientador: Prof. Dr. EDILBERTO GIANNOTTI

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

**Rio Claro
Estado de São Paulo – Brasil
Julho de 2006**

595.798 Cruz, Jucelho Dantas da
C957a Aspectos bioecológicos de *Angiopolybia pallens*
(Lepeletier, 1836) (Hymenoptera – Vespidae) / Jucelho
Dantas da Cruz. – Rio Claro : [s.n.], 2006
94 f. : il., gráfs., tabs., fots., mapas

Tese (doutorado) – Universidade Estadual Paulista,
Instituto de Biociências de Rio Claro
Orientador: Edilberto Giannotti

1. Vespa. 2. Vespas sociais. 3. Capacidade de vôo. 4. Raio
de ação. 5. Instares larvais. 6. Análise morfométrica. I.
Título.

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

Ao velho Jacó, meu querido pai (In memoriam), mestre analfabeto que com caráter exemplar e sábios conselhos ensinou-me que com amor, respeito e honestidade é possível vencer;

A D. Nicésia Muniz Ferreira que, tal qual uma fada madrinha, soube com sabedoria, transformar em realidade um sonho de muitos;

A minha esposa, Maria Helena e meus filhos Tarciso e Juan, fontes de amor e inspiração.

DEDICO

Aos Negros, Índios e Ciganos deste país por poucos respeitados e por muitos discriminados e

A todos os homens de boa vontade.

OFEREÇO

AGRADECIMENTOS

A Deus e Nossa Senhora pela realização deste trabalho, pela minha vida e de toda minha família;

À Universidade Estadual de Feira de Santana (UEFS), pela oportunidade de aperfeiçoamento e concessão de ajuda de custo;

Ao meu Orientador e Amigo Beto (Dr. Edilberto Giannotti), pela alegria, amizade e orientação recebida;

A todos os colegas do Laboratório de Entomologia LENT/UEFS, especialmente aos amigos Gilberto e Bichara pela ajuda, orientação e incentivo;

À Coordenadora do Curso de Pós-Graduação em Zoologia, Dra. Sulene Noriko Shima, pela relatoria dos meus processos no Programa de Pós-Graduação e pela liberação de verbas PROAP/CAPES para cobertura de algumas despesas de coletas;

Ao desenhista do Instituto de Biociências da UNESP-Rio Claro, Jaime R. Somera pela confecção dos desenhos e empréstimo de material;

Ao Estatístico do CNPMF/EMBRAPA-Cruz das Almas-BA, Dr. Carlos Alberto da Silva Ledo, pela realização de parte da análise estatística deste trabalho;

À Cris e Fernando, funcionários do Laboratório de Zoologia do Instituto de Biociências da UNESP-Rio Claro, pelo apoio e ajuda recebida;

À aluna do curso de Biologia da UNESP, Renata Caritá, pela ajuda na coleta de dados morfométricos de *Angiopolybia pallens*;

À Bióloga Olga Coutinho Togni pelas fotos dos estágios imaturos do capítulo III;.

Ao colega Guilherme Gomes pelo auxílio na parte de informática;

Aos biólogos, Eduardo, Emerson, Janete Jane e Agda, pela ajuda nas coletas de dados em campo e laboratório;

Ao senhor Antonio Gigliotti, proprietário do Hotel Pousada Porto Calado em Vera Cruz-BA, pela colaboração e amizade;

À bióloga Vera Lucia de Oliveira, Chefe da Reserva Zoobotânica (CEPLAC/CEPEC) em Ilhéus-BA, pelo uso do espaço para coleta de dados;

À D. Nicésia Muniz Ferreira por ter ajudado na “construção do alicerce” da minha carreira acadêmica;

Ao amigo e prof. Oton Meira Marques, pela ajuda na minha formação de pesquisador;

À minha Avó Idaildes Marques da Cruz (In memorian), a meu pai Jaconilho Marques da Cruz (In memorian) e a minha sogra D. Thereza de Jesus Amaral (In memorian) por todo incentivo e conselhos recebidos;

A minha super super preocupada e protetora mãe, Alvaci Ribeiro Dantas e meus irmãos Bolero (in memorian), Paulo, Jicelho, Jacelho, Gilson, Selma, Gilmar, Jacozinho, Gilmário, Maura e Johnlenon, pelo apoio e incentivo;

À minha esposa Maria Helena (Lena) e meus filhos Tarciso José e Juan Pablo, luzes que iluminam meu caminho e motivo de alegria por todo sacrifício e apoio recebidos;

Aos colegas de Curso pelo alegre e harmonioso convívio na UNESP-Rio Claro;

A todos aqueles que direta ou indiretamente ajudaram na realização deste trabalho.

ÍNDICE

Página

INTRODUÇÃO E REVISÃO DE LITERATURA.....	01
OBJETIVOS.....	07
 CAPÍTULO I. DAILY ACTIVITY RESOURCES COLLECTION BY THE SWARM- FOUNDING WASP <i>Angiopolybia pallens</i> (HYMENOPTERA: VESPIDAE)	 08
.....	08
Introduction.....	10
Material & Methods.....	10
Results & Discussion.....	12
References	21
 CAPÍTULO II. NEST SITE SELECTION AND FLYING CAPACITY OF NEOTROPICAL WASP <i>Angiopolybia pallens</i> (HYMENOPTERA: VESPIDAE) IN THE ATLANTIC RAIN FOREST, BAHIA STATE, BRAZIL	 25
.....	25
Introduction.....	10
Material & Methods.....	10
Results & Discussion.....	12
References	21
 CAPÍTULO III. ASPECTOS DO DESENVOLVIMENTO LARVAL DE <i>Angiopolybia pallens</i> LEPELETIER (1836) (HYMENOPTERA - VESPIDAE).....	 39
.....	39
Introdução.....	41
Material e Métodos.....	42
Resultados e Discussão.....	43
Referências Bibliográficas.....	48

CAPÍTULO IV. ASPECTOS DA DIFERENCIAÇÃO DE CASTAS DE <i>Angiopolybia pallens</i> (LEPELETIER, 1836) (HYMENOPTERA–VESPIDAE) RELACIONADOS AO CICLO DE DESENVOLVIMENTO DA COLÔNIA.....	
.....	51
Introdução.....	53
Material e Métodos.....	54
Resultados e Discussão.....	57
Referências Bibliográficas.....	80
 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	 85
 LITERATURA CITADA.....	 86

RESUMO

O presente trabalho foi realizado buscando o conhecimento de aspectos da biologia e ecologia de *Angiopolybia pallens*, uma importante espécie das matas úmidas brasileiras. Considerada uma espécie de alta frequência em ambientes de Mata Atlântica do estado da Bahia, os dados coletados nos municípios de Vera Cruz-BA (12° 58' S; 38° 36' W Gr) e Ilhéus-BA (14° 47' S and 39° 03' W Gr) nos revelaram que: 1) essa vespa apresenta preferência por nidificar em folhas largas de arbustos e árvores de baixo porte (ninhos entre 0,30 e 3m do solo) localizadas em ambientes de meia sombra (clareiras e cultivos sombreados); 2) possui baixa autonomia de voo, voando pequenas distâncias, com raio de ação efetivo de aproximadamente 24 metros e uma área de forrageamento de aproximadamente 1.800m²; 3) apresenta uma intensa atividade no início (6:00h às 7:00h) e fim do dia (17:30h às 18:00h) (ritmo circadiano bimodal); 4) tem baixo índice de eficiência na coleta de recursos, com uma equivalência entre os itens coletados (néctar, presa e polpa); 5) reage negativamente à elevação da temperatura e luminosidade e positivamente ao incremento da umidade relativa do ar; 6) suas larvas possuem 3 ínstaes e taxa de crescimento médio de 1,64; 7) suas colônias são poligínicas, sendo que, as vespas apresentam padrões de desenvolvimento ovariano variando de filamentosos a muito desenvolvidos; 8) a casta das rainhas se diferencia significativamente da casta das operárias principalmente na fase de estabelecimento e 9) as castas das colônias em fase de estabelecimento são morfometricamente menores, quando comparadas com as de outras colônias com ciclo de desenvolvimento mais avançados.

ABSTRACT

The present work was carried out seeking to know aspects of the biology and ecology of *Angiopolybia pallens*, an important species of Brazilian rain forests. Regarded as a very frequent species in the environments of Atlantic Forest in the state of Bahia, the data collected in the cities of Vera Cruz, BA (12° 58' S; 38° 36' W Gr) and Ilhéus, BA (14° 47' S and 39° 03' W Gr) showed that: 1) this wasp prefers to nest on wide leaves of shrubs and short trees (nests between 0.30 and 3m from the ground) located in half-shaded environments (clearings and shaded cultures); 2) they have low flight autonomy and take flight for short distances, with an effective radius of action of about 24 meters and a foraging area of approximately 1,800m²; they exhibit intense activity at the beginning (from 6 to 7 a.m.) and the end of the day (from 5:30 to 6 p.m.) (bimodal circadian rhythm); they have a low efficiency rate in resource collecting, with equivalence among the items collected (nectar, prey and pulp); they react negatively to temperature or luminosity rising, and positively to increases in air relative humidity; 6) their larvae have three instars and an average growth rate of 1.64; 7) their colonies are polygynous, and the wasps show patterns of ovarian development ranging from filamentous to very well developed; 8) the queen caste differs significantly from the worker caste mainly in the establishment stage and 9) the castes of the colonies in the establishment stage are morphometrically smaller, if compared to the ones of other colonies with more advanced development cycles.

INTRODUÇÃO REVISÃO DE LITERATURA

Os insetos formam o mais numeroso de todos os grupos animais e são os principais contribuintes do processo evolutivo. Apesar de constituírem o menor grupo, em termos de número de espécie, de todos os insetos sociais (formigas, abelhas, vespas e cupins), pelo menos alguma vespa é conhecida do público não especialista, principalmente pelo temor a suas dolorosas ferroadas, mas também pelas suas ações benéficas como polinizadoras e predadoras de insetos-pragas.

Estes organismos são objetos valiosos de estudo para o entendimento da evolução da socialidade por apresentar uma gradação de estágios de desenvolvimento social que facilita o entendimento do comportamento eussocial (WEST-EBERHARD, 1978, 1996; SPRADBERY, 1991). Apesar de sua elevada importância para o homem, as vespas são, entre os insetos sociais, os animais com menor número de livros e publicações científicas, representando no máximo 1/4 das publicações do grupo (SPRADBERY, 1973).

A quantidade de superfamílias que compõem os himenópteros aculeados tem sido objeto de discórdia entre os pesquisadores; KROMBEIN *et al.* (1979), EVANS & WEST-EBERHARD (1970) reconheceram sete superfamílias: Bethyloidea, Pompiloidea, Scoliidea, Apoidea, Sphecoidea, Formicoidea e Vespoidea. BROTHERS (1975) agrupou os insetos em apenas três superfamílias: Bethyloidea, Sphecoidea (incluindo Apoidea) e Vespoidea (incluindo Formicoidea, Scoliidea e Pompiloidea).

Para RICHARDS (1962) existem apenas três famílias em Vespoidea: Masaridae, Eumenidae e Vespidae, porém BROTHERS (1975) considera como incluídas em Vespoidea as famílias: Tiphidae, Rhopalosomatidae, Sapygidae, Mutillidae, Eumenidae e Vespidae, enquanto CARPENTER (1982) defende que as três últimas famílias devem ser agrupadas em uma única família, Vespidae, sendo as famílias Massaridae e Eumenidae posicionadas como subfamílias de Vespidae.

Na classificação de RICHARDS (1962, 1978), Vespidae foi dividida em três subfamílias: Stenogastrinae, Vespinae e Polistinae, sendo a primeira formada por espécies pré-sociais e as outras duas por espécies sociais. Para CARPENTER (1993), a eussocialidade primitiva e avançada é encontrada nos Polistinae, em contraste com Vespinae, representada apenas por grupos avançados.

Atualmente, a família Vespidae é constituída por seis subfamílias monofiléticas (CARPENTER, 1993) e uma subfamília extinta (CARPENTER & RASNITSYN, 1990): Priorvespinae (extinta), Euparagiinae (1 gênero e 9 espécies), Masarinae (14 gêneros e 297 espécies), Eumeninae (210 gêneros e mais ou menos 3200 espécies), Stenogastrinae (8 gêneros e 53 espécies), Polistinae (26 gêneros e 940 espécies) e Vespinae (4 gêneros e 67 espécies).

Polistinae e Vespinae são as duas subfamílias mais comuns e incluem algumas das espécies mais estudadas, sendo a primeira de distribuição mais abrangente que a segunda. Masarinae, Eumeninae e Polistinae ocorrem no Brasil que, entre os grupos eussociais de Vespidae, possui a fauna mais rica do mundo em Polistinae, com 320 espécies, 104 das quais endêmicas (CARPENTER e MARQUES, 2001).

RICHARDS (1978) classificou *Angiopolybia* e outros 22 gêneros na subfamília Polistinae e tribo Polybiini. Mais tarde SNELLING (1981) incluiu *Angiopolybia* em *Stelopolybia* em chaves de identificação de subfamílias e gêneros de Vespidae, enquanto que CARPENTER (1993) definiu uma nova classificação tribal para Polistinae, passando esta subfamília a possuir as seguintes tribos e gêneros com representantes na América do Sul: Polistini (*Polistes*), Mischocyttarini (*Mischocyttarus*) e Epiponini (*Apoica*, *Agelaia*, *Angiopolybia*, *Asteloeca*, *Brachygastra*, *Chartegellus*, *Charteginus*, *Chartergus*, *Clypearia*, *Epipona*, *Leipomeles*, *Marimbonda*, *Metapolybia*, *Nectarinella*, *Occipitalia*, *Parachartergus*, *Polybia*, *Protonectarina*, *Protopolybia*, *Pseudopolybia*, *Synoeca*, *Synoecoides*). Em classificação mais recente, CARPENTER *et al.* (1996), observaram que *Clypearia* e *Occipitalia* são gêneros equivalentes.

Com ampla distribuição geográfica no continente americano, indo da Argentina até os Estados Unidos, os Epiponini têm sua diversidade máxima registrada no território brasileiro (BAIO, 2002). Dentre as características mais importantes da tribo, pode-se destacar a poliginia e a multiplicação da colônia por enxameamento, o que lhe vale o título de “swarm-founding polistine” (JEANNE, 1980a). A presença de fêmeas intermediárias (fêmeas não inseminadas com ovários desenvolvidos) é uma presença constante nessa tribo com autores defendendo a idéia de que algumas intermediárias são um estágio de desenvolvimento de rainhas (RICHARDS, 1971, 1978), e outros sugerem que as intermediárias são operárias que desenvolveram os ovários enquanto cuidam das

crias e que com a atividade forrageadora esses se degenerarão (SIMÕES, 1977; NOLL *et al.*, 1996).

ARAUJO (1946), descreveu o gênero *Angiopolybia* àquela época, ainda como pertencente à tribo Polybiini, como tendo ocelos normais; palpos labiais de 4 artículos (destituídos da cerda característica de outros gêneros) e maxilares de 6 artículos; margem posterior do pós-escutelo em ângulo obtuso; primeiro segmento do abdômen pedicelado; clipeo mais longo que largo; artículos tarsais de lóbulos simétricos; mesopleuras com sulco episternal mediano. Espaço óculo-malar curto, menor em comprimento que o 4º segmento das antenas; carena occipital muito fracamente desenvolvida ou ausente; genas mais estreitas que os olhos, de perfil; escutelo sem linhas ou depressões longitudinais medianas; esporão tibial anterior curto, fortemente encurvado; proepisterno não marginado lateralmente. Nidificação estelocítara caliptódoma, rectinídea. Ainda segundo ARAUJO (1946), o gênero apresenta as sinónímias *Stelopolybia* Ducke, 1910; Bequaert (1944); *Stelopolybia* Ducke, 1914; Richards (1943) e é formado pelas espécies *Angiopolybia obidensis* (Ducke, 1904), *Angiopolybia pallens* (Lepeletier, 1836) e *Angiopolybia paraensis* (Spinola, 1851).

Angiopolybia pallens tem presença registrada no Equador, Colômbia, Panamá, Venezuela, Guiana, Trinidad, Suriname, Guiana Francesa, Peru, Bolívia e Brasil. No Brasil, é encontrada nos estados do Acre, Amazonas, Amapá, Bahia, Espírito Santo, Maranhão, Mato Grosso, Pará, Pernambuco, Santa Catarina e São Paulo (RICHARDS, 1978). Segundo o autor, essa espécie é bastante comum em florestas tropicais.

SANTOS (2000), em análise de comunidades de vespas sociais de três ecossistemas do Estado da Bahia (Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica), verificou que *Angiopolybia pallens* foi encontrada apenas em ambientes de Mata Atlântica, sendo a espécie mais freqüente desta região do Estado. O autor descreve o ninho da espécie como sendo estelocítaro caliptódomo com favos múltiplos pedunculados, dispostos um sob o outro, e cobertos por um envelope amarelado com orifício de entrada tubular localizado na parte inferior. Os ninhos foram encontrados presos à face inferior da folha de várias espécies vegetais com largura superior a 10 cm e a uma altura de 0,90 a 3,20m do solo com dimensões de 4,2 x 5,0cm (menor ninho) e 11,0 x 23,3cm (para o maior ninho).

DUCKE (1910) e WENZEL (1998) descrevem o ninho de *A. pallens* como sendo menores que os encontrados por SANTOS (2000) e com formato ligeiramente diferentes e com tubo de entrada bem mais longo.

NOLL *et al.* (2004), em estudo evolutivo das castas de algumas espécies de Epiponini, descreve *A. pallens* como uma espécie que apresenta 4 classes de padrão ovariano (A, B, C e D), sendo que as diferenças morfométricas entre rainhas e operárias são insignificantes.

As dificuldades naturais tais como a agressividade das vespas, ninhos geralmente cobertos por envelope, dificuldade de acesso, etc. tem dificultado as observações comportamentais em colônias de vespas sociais *in loco*. Por essas razões, salvo casos muito especiais que envolvam observações diretas (SIMÕES, 1977; NAUMAN, 1975; FORSYTH, 1978; HUNT *et al.*, 1995; WEST-EBERHARD, 1978a; JEANNE *et al.*, 1988; HERMAN *et al.*, 2000; KUDÔ *et al.*, 2003; NASCIMENTO *et al.* 2004; MATEUS, 2005) as observações do comportamento dos Epiponini, ainda podem ser consideradas como preliminares, especialmente porque envolvem apenas um exíguo número de espécies e observações bastante concentradas (BAIO, 2002). Essas dificuldades têm impulsionado a realização de estudos indiretos através da análise de populações fixadas (SIMÕES, 1977; YAMANE *et al.*, 1983; SHIMA-MACHADO, 1983, MACHADO *et al.*, 1988; TECH & MACHADO, 1989; SHIMA, 1991; SHIMA *et al.*, 1994; BAIO, 1997, 2002; BAIO *et al.*, 1998).

Tais estudos baseiam-se essencialmente em caracteres morfométricos externos que normalmente envolvem até 23 medidas de tamanho de partes da cabeça, mesossoma, metasoma e apêndices e análise anatômica interna no caso de adultos e mensurações da largura máxima dos ovos e da capsula cefálica das larvas, pré-pupas e pupas (DIAS-FILHO, 1975; MACHADO *et al.*, 1988; GIANNOTTI, 1995; SHIMA *et al.*, 1994, 1996a, 1996b; NOLL *et al.*, 1996, 2004; SAKAGAMI *et al.*, 1996; BAIO, 1997, 2002; BAIO *et al.*, 1998; MATEUS *et al.*, 1997, 1999; NODA *et al.*, 2003).

Os organismos sociais, de um modo geral, apresentam variações intra-específicas em sua organização, diferenciando-se no tamanho da população, número de rainhas, morfologia e comportamento entre as castas. Nos Polistinae, pelo menos em muitos gêneros (RICHARDS, 1971), existe uma completa transição de espécies, desde aquelas que apresentam uma diferenciação morfológica definida entre rainhas e

operárias (JEANNE & FAGEN, 1974; SIMÕES, 1977; SHIMA-MACHADO, 1983) até aquelas onde pouca ou nenhuma diferenciação é notada externamente (WEST-EBERHARD, 1969; RICHARDS, 1971; GOBBI, 1977; NOLL *et al.*, 2004).

No critério de diferenciação de castas, normalmente são consideradas operárias, as fêmeas estéreis (sem nenhum desenvolvimento ovariano) e, intermediárias as fêmeas com potencial de postura e fecundação (MACHADO *et al.*, 1988), enquanto que rainhas são as fêmeas fecundadas. Para EVANS (1958), a presença de um grande número de intermediárias nas colônias indica uma condição de primitividade em relação a outras espécies. SHIMA (1991) observou a existência de uma grande variabilidade de castas associadas a 5 níveis de distinção inter-castas em oito espécies estudadas.

A análise populacional e produtividade de colônias de vespas sociais podem ser realizadas pelo exame do número total de células do ninho, número de ovos, larvas, pré-pupas, pupas e adultos e/ou pela contagem do número de mecônios encontrados em cada célula (RICHARDS, 1978; JEANNE, 1980b; GOBBI & ZUCCHI, 1985). As vespas sociais, de um modo geral, não limpam as células onde as larvas são criadas e os mecônios deixados nestes locais podem indicar quantas vezes a célula foi reutilizada (JEANNE, 1980b) e, dessa maneira, contribuir para estimar a idade da colônia, conforme sugerido por RICHARDS & RICHARDS (1951).

A maior parte dos trabalhos realizados com vespídeos sociais refere-se às formas adultas e sua organização social. As formas jovens são muito semelhantes nas diferentes espécies, sendo a taxonomia das larvas baseadas principalmente na morfologia da cápsula cefálica e das peças do aparelho bucal (DIAS-FILHO, 1975).

Apesar da pouca ênfase dada ao estudo de estágios imaturos em vespídeos, alguns trabalhos importantes foram realizados como o de REID (1942) que examinou 52 espécies de Vespidae; DIAS FILHO (1975) que estudou a morfologia de 25 espécies de vespas da Subfamília Polybiinae e 4 da Subfamília Polistinae; GIANNOTTI & FIERI (1991) e GIANNOTTI & SILVA (1993), com *Mischocyttarus cassununga*; GIANNOTTI & TREVISOLI (1993) com *Mischocyttarus drewseni*; PREZOTO *et al.* (1994) com *Polistes simillimus* e GIANNOTTI (1992), estudando *Polistes lanio lanio*.

A importância das vespas sociais está diretamente relacionada com o comportamento trófico destes organismos, que participam das teias alimentares de forma ambígua atuando como herbívoras (coletoras de néctar e exsudados açucarados) e

como predadoras (RAPOSO FILHO & RODRIGUES, 1983 a, b). A capacidade de competição por recursos é fator determinante em qualquer estrutura de guilda. Aspectos como tamanhos da colônia, capacidade de estocar alimentos, tamanho do corpo e capacidade de vôo são, obviamente, fundamentais para o sucesso de uma dada população de vespas.

A estratégia de forrageamento do tipo local central, apresentada pelas vespas sociais, constitui aspecto importante para a organização social e sucesso evolutivo destes insetos. A seleção dos recursos a serem forrageados é fortemente influenciada pela relação entre jovens e adultos da colônia. SPRADBERRY (1973) sugere que os fatores que determinam a coleta de alimentos são sociais, ainda que condicionados pelo ambiente. Sabe-se que a atividade forrageira está diretamente ligada à coleta de água, proteínas, carboidratos e material de construção do ninho. Por outro lado, a distância que uma espécie de vespa tropical percorre para a obtenção destas substâncias era considerada uma incógnita até o final da década de 70, quando GOBBI (1978) realizou o primeiro trabalho.

A grande variedade de itens requeridos pelas colônias de vespas, exige uma pluralidade de estratégias de localização e coleta (GOBBI *et al.*, 1984). Existem evidências de que, para coletar os diferentes materiais necessários para a manutenção da colônia, as vespas utilizam-se de aparelhos sensoriais distintos (RAU, 1934; O'ROUKE, 1945; GAUL, 1952). Outrossim, há diferença nos horários de coleta destes recursos; muitas vespas apresentam frequências rítmicas de atividade ao longo do dia (ANDRADE & PREZOTO, 2001; SILVA, 2002; BICHARA FILHO, 2003; LIMA & PREZOTO, 2003).

Os estudos pioneiros visando o entendimento da capacidade de vôo das vespas sociais foram realizados com *Vespula pensylvanica* (AKRE *et al.*, 1975) e *Paravespula germanica* (PERROT, 1975). Poucas vespas sociais neotropicais foram estudadas quanto a este aspecto, entre elas *Polistes canadensis*, *P. lanio lanio*, *P. versicolor*, *Polybia occidentalis* e *P. sericea* (GIANNOTTI, 1992; SANTOS *et al.*, 1994; SANTOS *et al.*, 2000 e BICHARA FILHO, 2003).

A partir da década de 80, as pesquisas relacionadas à atividade forrageira e capacidade de transporte de vespas sociais, no Brasil, começaram a aparecer. Desde então, GOBBI *et al.* (1984) e RESENDE *et al.* (2001), desenvolveram estudos com

Polybia occidentalis occidentalis; MACHADO & PARRA (1984) com *Polybia scutellaris*; GOBBI e MACHADO (1986) e MALASPINA *et al.* (1992) com *Polybia ignobilis*; MACHADO *et al.* (1987) e MALASPINA *et al.* (1989) com *Agelaia* (=Stelopolybia) *pallipes*; MALASPINA *et al.* (1990) com *Polybia paulista*; PREZOTO *et al.* (1994) com *Polistes simillimus*; SANTOS *et al.* (1994) com *Polistes canadensis canadensis*; GIANNOTTI *et al.* (1995) com *Polistes lanio lanio* e SILVA & NODA (2000) com *Mischocyttarus cerberus styx*.

A Mata Atlântica, que apresenta uma das mais ricas e diversificadas entomofauna do globo, ainda é muito pouco conhecida e explorada cientificamente. Dos poucos estudos realizados neste ecossistema baiano, a maior parte é referente a levantamentos de espécies vegetais e estudos florísticos. Em relação aos estudos com vespas sociais, excetuando-se o trabalho realizado por SANTOS (2000), pouco tem sido desenvolvido.

OBJETIVOS

O objetivo deste estudo foi aumentar o conhecimento sobre a biologia e ecologia de *Angiopolybia pallens*, uma das mais abundantes vespas sociais das matas úmidas baianas, através da análise do hábito de nidificação; raio de ação; comportamento de busca de recursos; horário de atividade; descrição dos estágios imaturos; determinação do número de ínstaes larvais; análise populacional e verificação da existência de polimorfismo entre as castas, contribuindo assim para o entendimento da fauna silvestre da Mata Atlântica, um dos ecossistemas mais devastado do globo.

CAPITULO I

**DAILY ACTIVITY RESOURCES COLLECTION BY THE SWARM-
FOUNDING WASP *Angiopolybia pallens* (HYMENOPTERA: VESPIDAE)**

Sociobiology Vol. 47, No. 3, 2006.

**DAILY ACTIVITY RESOURCES COLLECTION BY THE SWARM-
FOUNDING WASP *Angiopolybia pallens* (HYMENOPTERA: VESPIDAE)**

ABSTRACT

Angiopolybia pallens (Lepeletier, 1836) exhibited an intense activity at the beginning (6:00 – 7:00 a.m.) and end of the day (5:30 – 6:00 p.m.) (bimodal daily activity) and a low efficiency index in resources collection. The species also exhibited an equivalence relation in the items collected (nectar, prey and pulp) and a negative reaction to temperature and luminosity increasing, and reacted positively to an increase in the relative air humidity.

Keywords: *Angiopolybia pallens*, foraging activity, social insects.

INTRODUCTION

The evolutionary success of the behavior of social wasps is closely related to the progressive feeding habit of the offspring combined with the central place foraging behavior. The resource search activity matched to the ability of foraging and returning to the nest plays a fundamental role in life of social wasps (SPRADBERY 1973; RESENDE *et al.* 2001).

The wide variety of items required by the colonies of wasps demands multiple strategies of localization and collection (GOBBI *et al.* 1984). There are evidences that, in order to collect the different materials that are necessary for colony maintenance, wasps use distinct sensorial structures (RAU 1934; O'ROUKE 1945; GAUL 1952). Likewise, there are differences in the time of collection of these resources; many wasps show rhythmic frequencies of activity during the day (ANDRADE & PREZOTO 2001; SILVA 2002; BICHARA FILHO, 2003; LIMA & PREZOTO 2003).

Biological rhythms are processes of periodic frequency, usually of endogenous origin and synchronized with the environmental cycles, and strongly affect species niche choice and occupation (BUNNING 1967; BECK 1980). The environmental cycles, which will synchronize biological rhythms, can not only reach geophysical cycles: winter/summer; night/day; high/low tide (SAUNDERS 1982), biological cycles: prey availability across time, flowering periods and time; but also climatic cycles: precipitation/drought periods, temperature, etc. (WOLDA & ROUBIK 1986; WOLDA 1988; RESENDE *et al.* 2001; BICHARA FILHO 2003).

In this study we sought to examine the resource search behavior and activity periods of *Angiopolybia pallens* (Lepeletier, 1836), one of the most abundant and lesser known social wasps in Brazil's northeast.

MATERIAL & METHODS

The study was carried out in Ilha de Itaparica, Vera Cruz city, BA, in a tropical rain forest area (12° 58' 06'' S; 38° 36' 00'' W Gr.) (Fig. 1). The city's weather is humid, the annual average temperature is 25.4 °C, rainfall between 2,000 and 2,400 mm and an altitude of 19 m (CEI 1994). During March 2005 the resource collecting activities of five *Angiopolybia pallens* colonies were measured, in different stages of colony development. Each colony was observed during 20 minutes an hour (from 6:00

a.m. to 6:00 p.m.) in four non-consecutive days, totaling 16 hours of observation per colony.

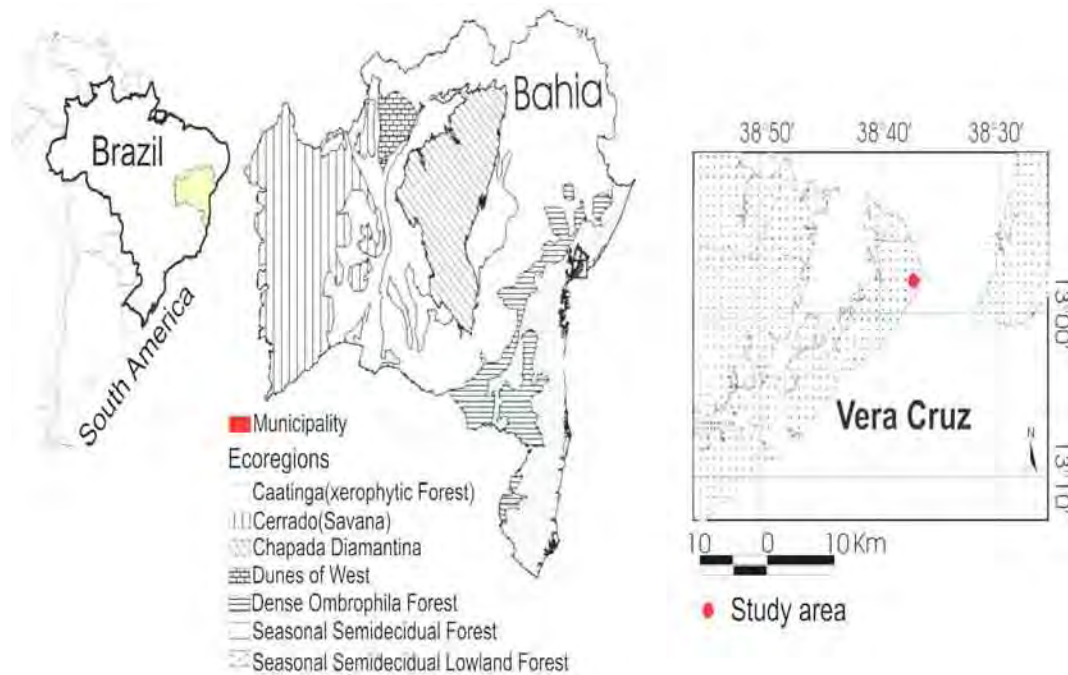


Figure 1. *Angiopolybia pallens* Geographical study area.

Records of the number of wasps that left and returned to the nest and the type of resource transported (water, nectar, prey or pulp) were taken. The identification of the material collected was done using the methodology suggested by PREZOTO *et al.* (1994). The quantification of the resources collected enabled the calculation of *A. pallens* efficiency index according to the methodology used by GIANNOTTI *et al.* (1995): Efficiency Index (EI) = Number of wasps that return with resources / Total number of wasps that return to the nest x 100.

Every half an hour of observation the physical factors of weather, temperature and relative air humidity data were measured, using a digital thermohygrometer, and the luminosity using a portable digital luximeter.

Aiming to verify the existence of morphological signs related to the preferred period of greatest activity, the proportions between the ocellus diameter measurements and the width and height of the compound eyes of *A. pallens* were studied and compared to the ones of other species that recognizably has diurnal and nocturnal foraging habits.

The effects of the physical factors of weather over the activity of the wasps were examined by using regression analysis. Once an intense activity of *A. pallens* was verified at the beginning and end of the day (6:00 to 7:00 a.m. and 5:00 to 6:00 p.m.), non-parametric Kruskal-Wallis analysis of variance with Overal's test of averages was employed in order to evaluate the activity level of the wasps in the different periods of the day: in the morning (from 7:00 a.m. to 12:00 a.m.), in the afternoon (from 12:00 a.m. to 5:00 p.m.), and beginning and end of the day (from 6:00 a.m. to 7:00 a.m. and from 5:00 p.m. to 6:00 p.m.).

RESULTS & DISCUSSION

Considering that every wasp that left the nest did it intending to collect resources for the colony, the Efficiency Index (EI) exhibited by *Angiopolybia pallens* was very low (EI = 12.3%). Field observations showed that most wasps that left the nests, especially at the times of peak activity, didn't leave meaning to forage, they didn't go further than two meters away from the nests, taking flight for short distances and returning to the nest without even landing anywhere.

Studies carried out by GIANNOTTI *et al.* (1995), RESENDE *et al.* (2001) and BICHARA FILHO (2003) reached much higher efficiency indexes for *Polistes lanio lanio*, *Polybia occidentalis occidentalis* and *Polybia (Trichothorax) sericea* (89.3%, 77.68%, 75.43%, respectively).

A. pallens exhibits a resource collecting behavior different from the ones found in other social wasps. While *Polistes fuscatus* (RABB 1960), *Polistes lanio lanio* (GIANNOTTI *et al.* 1995), *Polistes versicolor* (SILVA *et al.* 2000), *Polybia occidentalis occidentalis* (RESENDE *et al.* 2001) and *Polybia (Trichothorax) sericea* (BICHARA FILHO 2003) showed that collection of glucidic kinds of food was the main foraging activity, *A. pallens* demonstrated a balance among the three items collected (4.1% nectar; 3.9% preys and 4.3% pulps).

It is important to stress that, unlike the collection of pulps and preys, in which the material collected was visually observed, glucidic food collecting (nectar and other sugary substances) was determined by observing trophallaxis done at the nests entrance. RESENDE *et al.* (2001) employed the same methodology and discussed the possibility of an underestimation of the glucidic resources collecting, recognizing the possibility

that part of the workers that collect this kind of resource might have entered the nest without performing any visible trophallaxis.

There were two main periods for the resource search activity by the wasps, one in the morning, at 6:30 a.m., and one in the afternoon, at 5:30 p.m., characterizing a bimodal activity for this species. A meaningful difference in the number of wasps that left the nest during the day was noticed (Kruskal- Wallis with Overall's test of averages, $\chi^2 = 18.3$; $df = 9$; $P < 0.05$). The number of wasps didn't differ significantly between the periods from 6:00 to 7:00 a.m. and from 5:00 p.m. to 6:00 p.m.; however these values were significantly different from the other periods of the day (Fig. 2).

There were no meaningful differences in the activity of the social wasps between the periods of the morning and afternoon; nevertheless, when the twilight period is regarded (dawning and nightfall), it is possible to observe a significant difference from the other periods (non parametric Kruskal-Wallis analysis of variance with Overall's test of averages, $\chi^2 = 19.29$; $df = 2$; $P < 0.01$) (Fig. 3).

Though *A. pallens* exhibits a bimodal standard for daily activity, it was seen that the greatest number of returns with nectar occurred from 7:00 to 8:00 a.m., the prey collecting happened from 10:00 to 11:00 a.m., and the pulp collecting for nest building was held mostly at the beginning of the day, from 6:00 to 7:00 a.m. This pattern is likely to be related to the resource availability in the environment. The prey collecting occurs in the warmest period in the morning, when most insects are active; the wood pulp collecting, on the other hand, happens during the coldest and most humid period, when this material is more easily gathered.

The duration of the daily activities in other tropical species showed lower amplitude in relation to the value found for *Angiopolybia pallens*. *Polistes versicolor* (SILVA *et al.* 2000), *Mischocyttarus cerberus* (SILVA & NODA 2000), *Polybia occidentalis occidentalis* (RESENDE *et al.* 2001), *Polistes ferreri* (ANDRADE & PREZOTO 2001), *Mischocyttarus drewseni* (SILVA 2002), *Polybia (Trichothorax) sericea* (BICHARA FILHO 2003) and *Polybia platycephala sylvestris* (LIMA & PREZOTO 2003) start their activity later and finish earlier than *A. pallens* and, therefore, exhibit distinct resource collecting times. On the other hand, GIANNOTTI *et al.* (1995) observed that *Polistes lanio lanio* starts its resource collecting activities at 5:58 a.m. and accomplishes them at 6:46 p.m.

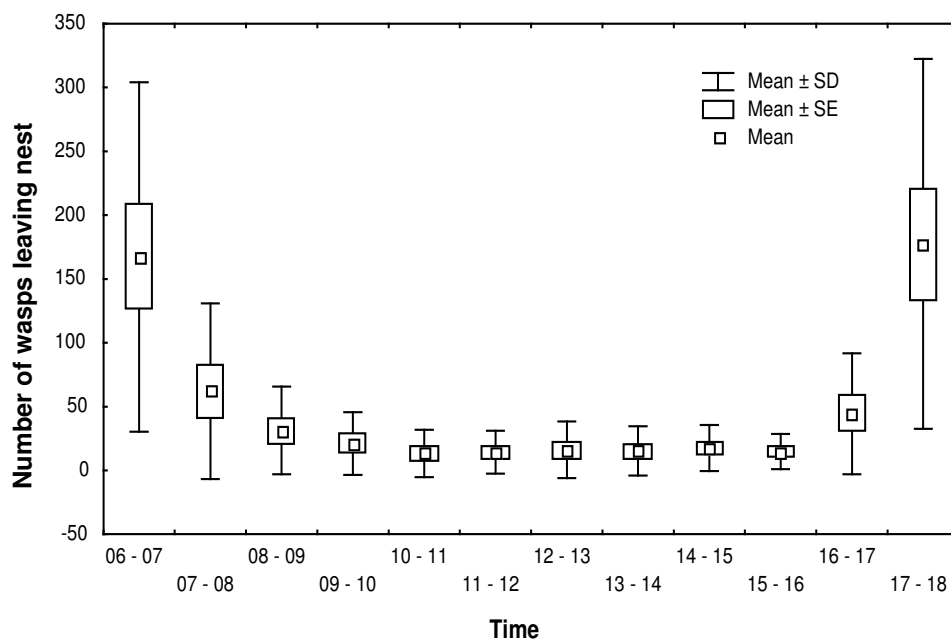


Figure 2. Number of worker wasps of *Angiopolybia pallens* leaving nest as a response to time in Vera Cruz, Bahia, Brazil (March, 2005) (Kruskal-Wallis, $\chi^2=18.3$; $P < 0.05$).

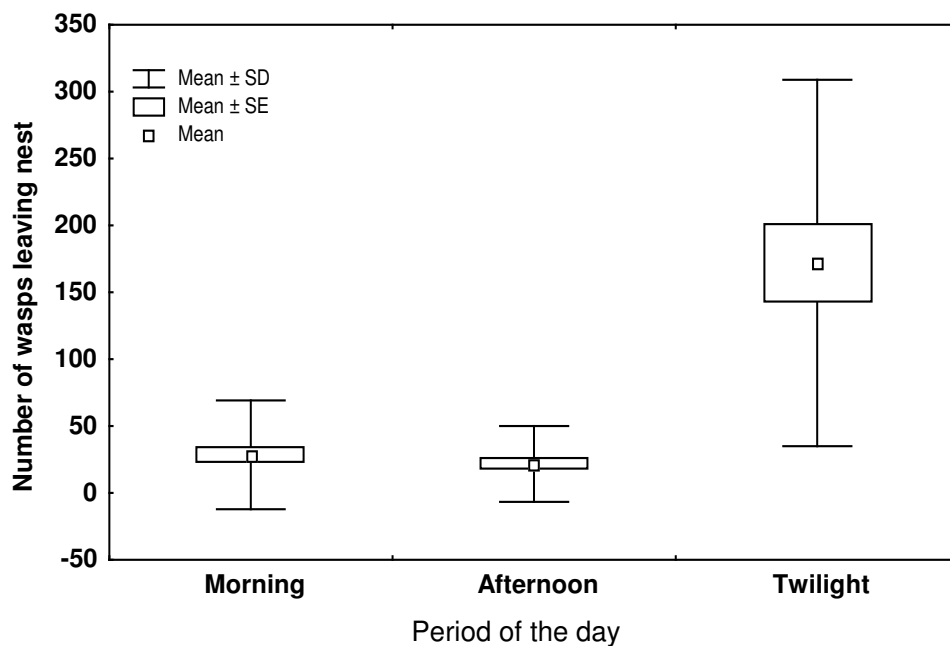


Figure 3. Activity of search of resources for workers of *Angiopolybia pallens* in different periods of the day, morning (07 a.m. to 12 a.m.), afternoon (12 a.m. to 05 p.m.) and twilight (06 a.m. to 07 a.m. and 05 p.m. to 06 p.m.) in Vera Cruz, Bahia, Brazil (March, 2005) (Kruskal-Wallis, $\chi^2=19.29$; $P < 0.01$).

There was a significant relation between the physical factors of weather analyzed and the wasps' activities, given by the number of incoming and outgoing wasps. The wasps answered positively to increases in the relative air humidity (RH). The number of outgoing wasps ($r = 0.20$; $F(1.94) = 4.0982$; $P < 0.05$) and nest returns ($r = 0.24$; $F(1.94) = 5.623$; $P < 0.05$) increased as the RH increased (Figs. 4, 5 and 10).

A negative relation between *A. pallens* activity and the variables temperature and luminosity was observed. The number of outgoing and incoming wasps significantly decreased with the temperature rising (respectively, $r = -0.53$; $F(1.127) = 48.967$; $P < 0.01$ and $r = -0.54$; $F(1.127) = 51.957$; $P < 0.01$), and the same pattern was noticed for luminosity (respectively, $r = -0.45$; $F(1.127) = 30.59$; $P < 0.01$ and $r = -0.44$; $F(1.127) = 30.598$; $P < 0.01$) (Figs. 6 to 10).

The negative relation between *A. pallens* and temperature and luminosity disagrees with most studies on social wasps. Usually, wasps can be positively affected by temperature and luminosity, and negatively affected by relative air humidity (PREZOTO *et al.* 1994; GIANNOTTI *et al.* 1995; SILVA *et al.* 2000; SILVA & NODA 2000; RESENDE *et al.* 2001; ANDRADE & PREZOTO 2001; SILVA 2002; BICHARA FILHO 2003; LIMA & PREZOTO 2003).

The relation between resource search activity by *A. pallens* and the physical factors of weather are similar to the ones found in other non-social hymenopterans (CANE & MIYAMOTO 1979; POST 1981; TOFT 1987; LARSSON & LARSSON 1989; LARSSON 1990).

Although the regression analysis indicated a significant relation between the resource search activity and the physical factors of weather, the results presented very low values of r (correlation coefficient). Analyzing Figs. 4 to 10 it is possible to see that, apart from the physical factors of weather, some wasps are always active. As wasps are social organisms we support that, due to the energetic investment made in the colony, part of the wasps altruistically fly out in order to seek resources necessary for the colony maintenance, even when conditions are inauspicious. However, in favorable conditions the activity is more intense.

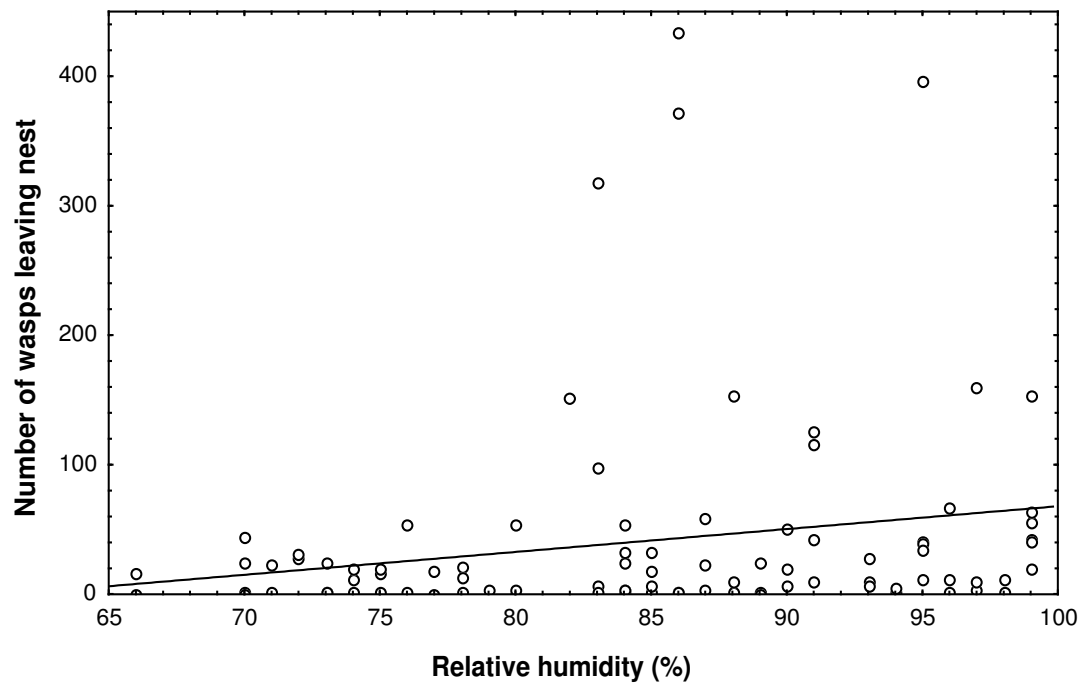


Figure 4. Number of worker wasps of *Angiopolybia pallens* leaving nest as a response to relative humidity in Vera Cruz, Bahia, Brazil (March, 2005) ($r=0.20$; $p < 0.05$).

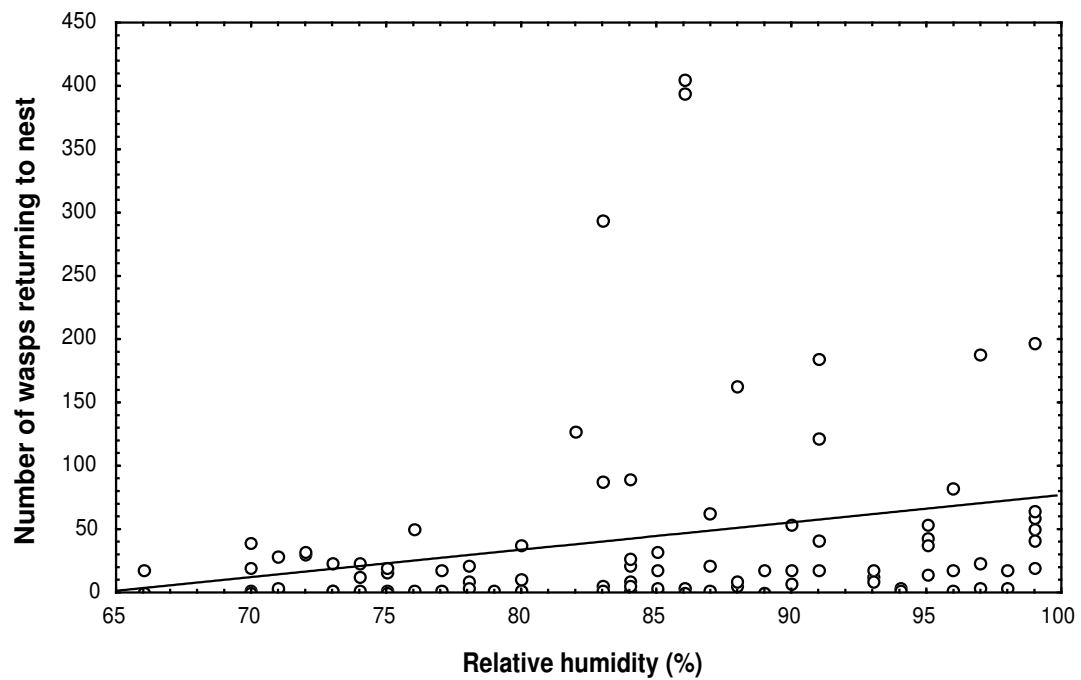


Figure 5. Number of worker wasps of *Angiopolybia pallens* returning to nest as a response to relative humidity in Vera Cruz, Bahia, Brazil (March, 2005) ($r=0.24$; $p < 0.05$).

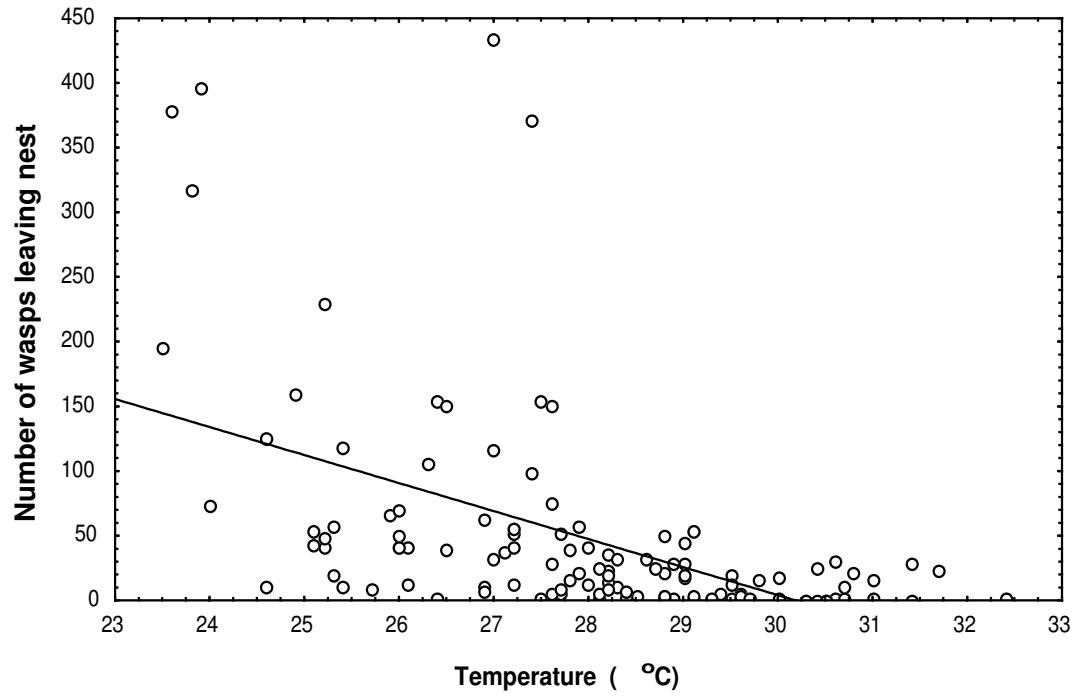


Figure 6. Number of worker wasps of *Angiopolybia pallens* leaving nest as a response to temperature in Vera Cruz, Bahia, Brazil (March, 2005) ($r=-.053$; $p < 0.01$).

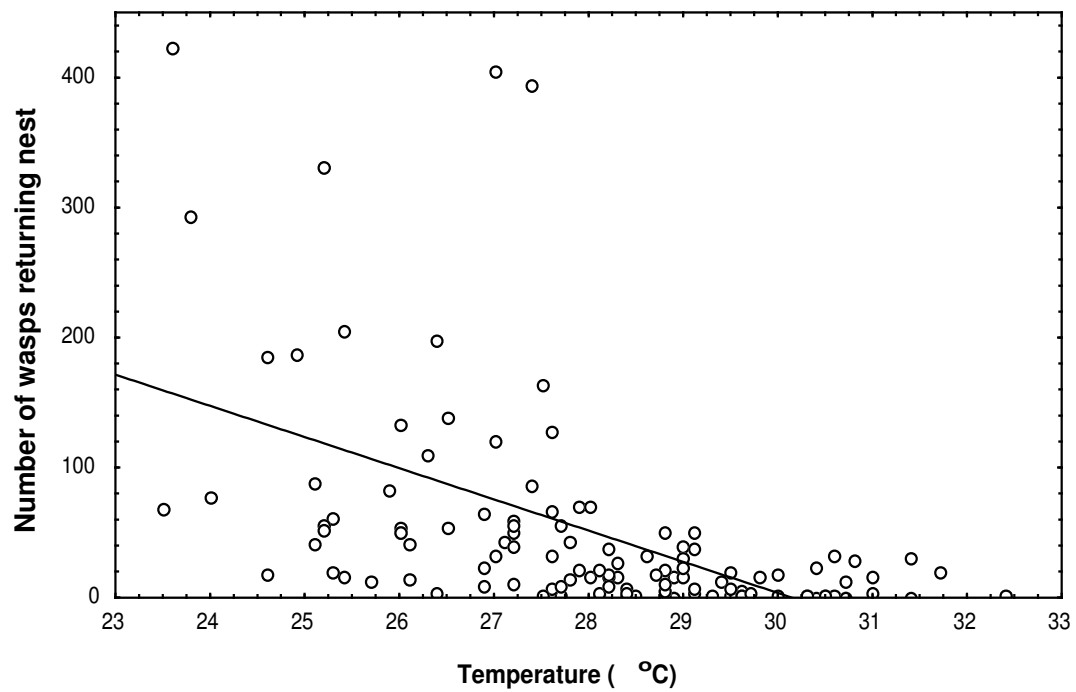


Figure 7. Number of worker wasps of *Angiopolybia pallens* returning to nest as a response to temperature in Vera Cruz, Bahia, Brazil (March, 2005) ($r=-0.54$; $p < 0.01$).

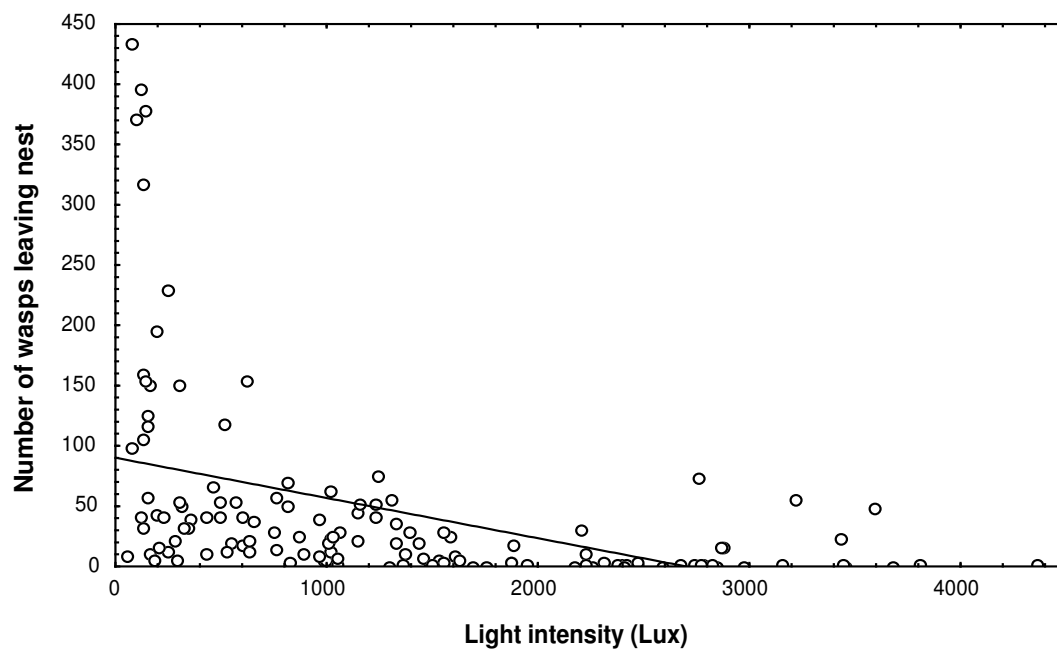


Figure 8. Number of worker wasps of *Angiopolybia pallens* leaving nest as a response to light intensity at nest location in Vera Cruz, Bahia, Brazil (March, 2005) ($r=-0.45$; $p < 0.01$).

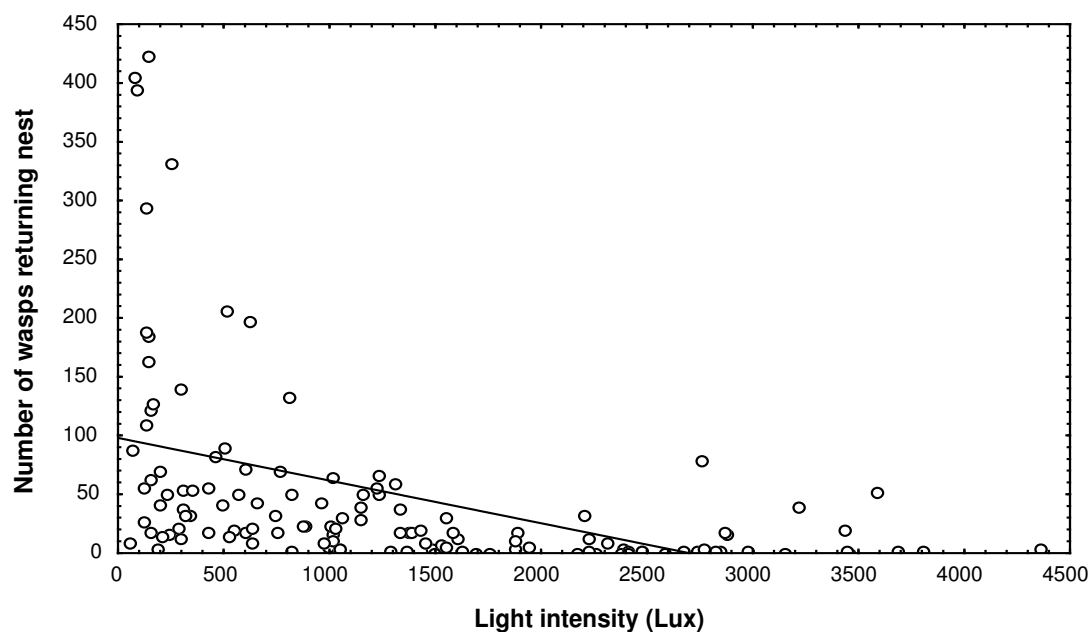


Figure 9. Number of worker wasps of *Angiopolybia pallens* returning to the nest as a response to light intensity at nest location in Vera Cruz, Bahia, Brazil (March, 2005) ($r=-0.45$; $p < 0.01$).

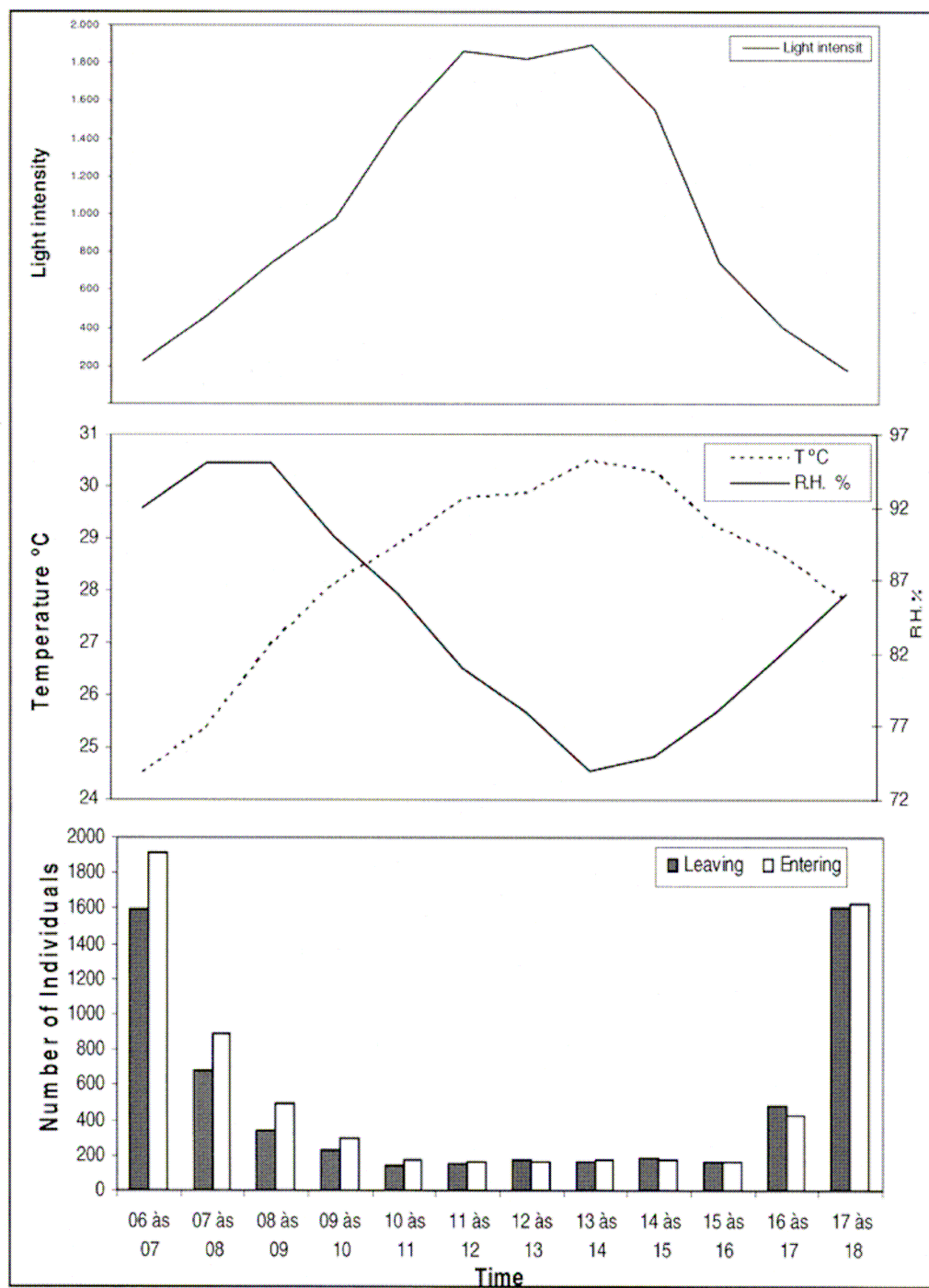


Figure 10. Relationship between the mean values of light intensity, temperature and relative humidity and activity time of worker wasps of *Angiopolybia pallens*. Vera Cruz, Bahia, Brazil (March, 2005).

Besides the behavior evidences observed in the foraging habits and flight capacity, there are morphological evidences that the preference of *A. pallens* to foraging in twilight periods proceeds from the evolutionary selection.

The ocelli are structures typically related to the capability of flight orientation based on the light variation. The ratio between the highest measurement of the compound eyes and the ocelli diameter found in *A. pallens* (3.22) suggests that, in this aspect, this wasp is much closer to the wasps with nocturnal habits (ratio of 3.32 in *Apoica flavissima*; 3.33 in *Apoica pallida* and 3.33 in *Apoica pallens*) than to the diurnal habit wasps (ratio of 4.58 in *Polybia sericea*; 4.63 in *Polistes canadensis* and 5.56 in *Polybia occidentalis*).

Analyzing Figs. 4 to 9 more accurately, we observed that there is an ideal temperature, luminosity and relative air humidity ranges in which wasps perform the resource search activities. More than 70% of the observations were carried out at temperatures lower than 29 °C, luminosity lower than 1500 lux and RAI higher than 80%, even though there were activities out of these ranges.

The relation between resource search activities and the efficiency in the resource search by *A. pallens* strongly reflects its stenotopic character; the species presents a very low ecological valency regarding its distribution and choice of the nesting places; that is very much a reflex of its demands for temperature (stenothermic), luminosity (stenophoto) and humidity (stenohygro).

As a matter of fact, in Bahia State this species can only be found in rainforest environments, especially in clearings or on their edges, indicating its preference concerning the choice of the nesting places (CRUZ *et al.* 2006; SANTOS 2000). This narrow ecological valency is confirmed when we observe that the places sampled in this study are similar to the ones studied by SANTOS (2000) that, in three ecosystems of Bahia State (Caatinga/Scrubland, Cerrado/Grassland and Mata Atlântica/Atlantic Forest) verified that *A. pallens* was found only in Atlantic Forest environments. The author assigns that restriction to the characteristics demanded by the wasp regarding the nesting substrate. MELLO (2004), doing an ecological survey of social wasps in different aspects in Chapada Diamantina, BA, observed the presence of that species only in rainforest areas, showing its straight dependence on this type of environment.

Several studies that aimed at characterizing communities of social wasps in rainforest areas found *A. pallens* as the most abundant species, or among the most abundant ones (SANTOS 2000; SILVEIRA 2002; MELLO 2004; SILVEIRA *et al.* 2005), evidencing the importance of this species for the environment, as well as the conservation of this environment for the maintenance of such a species.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors thank the biologist Agda Alves da Rocha, the trainees Eduardo Santos Santana and Emerson Mota da Silva. We thank the biologist Ricardo Vilas Boas for helping make the graphics, and also Mr. Antonio Gigliotti (owner of Hotel Pousada Porto Calado - Vera Cruz, BA) for the friendship and cooperation in localizing the colonies.

REFERENCES

- ANDRADE, F.R. & F. PREZOTO. Horários de atividade forrageadora e material coletado por *Polistes ferrerii* Saussure, 1853 (Hymenoptera, Vespidae), nas diferentes fases de seu ciclo biológico. **Rev. Bras. Zoociências**, 3(1): 117-128, 2001.
- BECK, S.D. **Insect photoperiodism**, 2ª ed., New York, Academic Press. 371p, 1980.
- BICHARA FILHO, C.C. **Aspectos da biologia e ecologia de *Polybia (Trichothorax) sericea* (Oliver 1791) (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae) no semi-árido baiano**. Ribeirão Preto: FFCLRP-USP, 120p, 2003. Tese (Dout.).
- BUNNING, E. **The physiological clock**, 2ª ed. New York, Springer- Verlag, 167p, 1967.
- CANE, J.H. & M.M. MIYAMOTO. Nest defense and foraging ethology of a Neotropical sand wasp, *Bembix multipicta* (Hymenoptera: Sphecidae). **J. Kans. Entomol. Soc.** 52: 667-672, 1979.
- CEI- **Centro de estatística e informações básicas dos municípios baianos**: Região metropolitana de Salvador, Salvador , 7: 247-267, 1994.
- CRUZ, J. D. da; GIANNOTTI, E.; SANTOS, G. M. de M.; BICHARA FILHO, C.C. & ROCHA, A. A. Nest Site Selection and Flying Capacity of Neotropical Wasp

- Angiopolybia pallens* (Hymenoptera: Vespidae) in the Atlantic Rain Forest, Bahia State, Brazil. **Sociobiology**, 47 (3): 739-749, 2006.
- GAUL, A.T. Additions to vespine biology X foraging and chemotaxis. **Bull Brooklyn Ent Soc.**, 47: 138-140, 1952.
- GIANNOTTI, E., F. PREZOTO, & V.L.L. MACHADO. Foraging activity of *Polistes lanio lanio* (Fabr.) (Hymenoptera, Vespidae). **An. Soc. Entomol. Brasil**, 24(3): 455-463, 1995.
- GOBBI, N., V.L.L. MACHADO, & J.A. TAVARES FILHO. Sazonalidade das presas utilizadas na alimentação de *Polybia occidentalis occidentalis* (Olivier, 1791) (Hymenoptera, Vespidae). **An. Soc. Entomol. Brasil**, 13(1): 65-69, 1984.
- LARSSON, F.K. & K. LARSSON. Body size and nesting behaviour of the sand wasp *Sticia beros* (Hymenoptera: Sphecidae) in Costa Rica. **J. Trop. Ecol.**, 5: 117-120, 1989.
- LARSSON, F.K. Thermoregulation and activity patterns of the sand wasp *Steniolia longirostra* (Say) (Hymenoptera: Sphecidae) in Costa Rica. **Biotropica**, 22(1): 65-68, 1990.
- LIMA, M.A.P & F. PREZOTO. Foraging activity rhythm in the neotropical swarm-founding wasp *Polybia platycephala sylvestris* (Hymenoptera: Vespidae) in different seasons of the years. **Sociobiology**, 42(3): 745-752, 2003.
- MELLO, A.C. **Levantamento rápido de vespas sociais (Hymenoptera-Vespidae) associada à diferentes fisionomias da Chapada Diamantina-Bahia-Brasil**. Feira de Santana: DCBio-UEFS. 20p. Monografia, 2004. (Conc. Curso de Biologia).
- O'ROUKE, F.J. Method used by wasps of the genus *Vespa* in killing prey. **Irish Nat.**, 8: 238-241, 1945.
- POST, D.C. Observations on female nesting and male behavior of *Sticia signata* (Hymenoptera: Sphecidae) in Brasil. **Rev. Biol. Trop.**, 29: 105-113, 1981.
- PREZOTO, F., E. GIANNOTTI, & V.L.L. MACHADO. Atividade forrageadora e material coletado pela vespa social *Polistes simillimus* Zikán, 1951 (Hymenoptera, Vespidae). **Insecta**, 3(1): 11-19, 1994.
- RABB, R.L. Biological Studies of *Polistes* in North Carolina (Hymenoptera: Vespidae). **Ann. Entomol. Soc. Am.**, 53: 111-121, 1960.

- RAU, P. The wasp, *Vespa maculata*, stalking prey. **Bull. Brooklyn Ent. Soc.**, 29: 171, 1934.
- RESENDE, J.J., G.M.M. SANTOS, C.C. BICHARA FILHO, & M. GIMENES. Atividade diária de busca de recursos pela vespa social *Polybia occidentalis* (Olivier, 1791) (Hymenoptera, Vespidae). **Rev. Bras. Zoociências**, 3(1): 105-115, 2001.
- SANTOS, G.M. DE M. **Comunidades de vespas sociais (Hymenoptera – Polistinae) em três ecossistemas do Estado da Bahia, com ênfase na estrutura da guilda de vespas visitantes de flores de Caatinga**. Ribeirão Preto: FFCLRP-USP. 129p, 2000. Tese (Dout.).
- SAUNDERS, D.S. **Insect clocks**, 2ª ed. Oxford, Pergamon Press., 409p, 1982.
- SILVA, E.R. **Atividade forrageadora de *Mischocyttarus drewseni* De Saaure, 1857 (Hymenoptera: Vespidae)**. Rio Claro: IB-UNESP. 166p, 2002..Tese (Dout.).
- SILVA, E.R. & S.C.M. NODA. Aspectos da atividade forrageadora de *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae): duração das viagens, especialização individual e ritmos diário e sazonal. **Rev. Bras. Zoociências**, 2(1): 7-20, 2000.
- SILVA, R., D.M. SOUZA, F.R. ANDRADE, & F. PREZOTO. Atividade forrageadora de colônias da vespa *Polistes versicolor* (Oliver, 1971) (Hymenoptera: Vespidae), em diferentes fases do ciclo biológico. **Anais de Etologia** 18: 76, 2000.
- SILVEIRA, O.T., M.C. ESPOSITO, J.N. DOS SANTOS JR., F.E.GEMAQUE Jr. Social wasps and bees captured in carrion traps in a rainforest in Brazil. **Entomological Science**, 8: 33-39, 2005.
- SILVEIRA, O.T. Surveying neotropical social wasps. An evaluation of methods in the “Ferreira Penna” research station (ECFPn), in Caxiuanã, PA, Brazil (Hym., Vespidae, Polistinae). **Pap. Avulsos Zool.** (São Paulo), 42(12), 2002.
- SPRADBERY, J.P. Wasps. **An account of the biology and natural history of social and solitary wasps**. Seattle, Washington Academy Press, 408p, 1973.
- TOFT, C.A. Activity budgets, habitat use and body size in two coexisting species of sand wasps (*Microbembex*: Sphecidae, Hymenoptera). **Ecol. Entomol.**, 12: 427-438, 1987.
- WOLDA, H. Insect seasonality: Why? **Ann. Rev. Ecol.Syst.**, 19: 1-18, 1988.

WOLDA, H. & D.W. ROUBIK. Nocturnal bee abundance and diurnal bee diversity in a Panamanian forest. **Ecology**, 67: 426-433, 1986.

CAPITULO II

**NEST SITE SELECTION AND FLYING CAPACITY OF NEOTROPICAL
WASP *ANGIOPOLYBIA PALLENS* (HYMENOPTERA: VESPIDAE) IN THE
ATLANTIC RAIN FOREST, BAHIA STATE, BRAZIL**

Sociobiology Vol. 47, No. 3, 2006.

**NEST SITE SELECTION AND FLYING CAPACITY OF NEOTROPICAL
WASP *ANGIOPOLYBIA PALLENS* (HYMENOPTERA: VESPIDAE) IN THE
ATLANTIC RAIN FOREST, BAHIA STATE, BRAZIL**

ABSTRACT

In order to evaluate the flying capacity and nest site selection of *Angiopolybia pallens* (Lepeletier, 1836), we made 17 incursions (136 hours of sample efforts) in Atlantic Rain Forest environments in Bahia state. Our data show this wasp prefers to nest on wide leaves of bushes and short trees (nests between 0.30 and 3m from the ground) placed in half-shady environments (clearings and shadowed cultivations). The logistic regression model using Quasi-Newton method provided a good description of the flying capacity observed in *A. pallens* ($\chi^2 = 91.52$; $p < 0.001$). According to the logistic regression model, the *A. pallens* flight autonomy is low, flying for short distances and with an effective radius of action of about 24m measured from their nests, which means a foraging area of nearly 1.800m².

Keywords: social wasp, nest returning, nesting habits.

INTRODUCTION

The importance of social wasps is directly related to the trophic behavior of these organisms, which are part of the food web acting both as herbivores (collectors of nectar and sugary exudates) and predators (RAPOSO FILHO & RODRIGUES 1983 a, b). The resource competition capacity is a determinative factor in any guild structure. Aspects such as the colony size, food stocking capacity, body size and flying capacity are evidently fundamental for the success of a wasp population.

The central place foraging strategy exhibited by the social wasps plays an important role in the social organization and evolutionary success of such insects. The selection of the resources to be foraged is strongly influenced by the relationship between the young and adult individuals of the colony. SPRADBERRY (1973) suggests that the factors which determine food gathering are social, even though they are conditioned by the environment.

The first studies aiming at understanding the flying capacity of social wasps were carried out with *Vespula pensylvanica* (AKRE *et al.* 1975) and *Paravespula germanica* (PERROT 1975). Ever since some important works on this aspect have been developed with neotropical social wasps, such as *Polistes versicolor* (GOBBI 1978), *Polistes canadensis* (SANTOS *et al.* 1994), *Polistes lanio lanio* (GIANNOTTI 1992), *Polybia occidentalis* (SANTOS *et al.* 2000) and *Polybia sericea* (BICHARA FILHO 2003), among others.

Although appearances of *A. pallens* have been registered in Ecuador, Colombia, Panama, Venezuela, Guyana, Trinidad, Surinam, French Guiana, Peru, Bolivia and Brazil (RICHARDS & RICHARDS 1951; RICHARDS 1978) and it has been recurrently quoted as one of the most abundant species in the rain forests of Bahia (SANTOS 2000) and Pará (SILVEIRA 2002 and SILVEIRA *et al.* 2005) states, there is little specialized literature on the biological, ecological and bionomical aspects of this species.

The present work aims at analyzing the nesting habits of *A. pallens* and generating a logistic model that is able to explain the flying capacity of this species, in a way to widen the current knowledge on its biology and allow interferences in the effective radius of action of its colonies.

MATERIAL AND METHODS

The analyses of the nesting place choice and flying capacity were carried out in two towns of Bahia: Ilhéus (14° 47' S and 39° 03' W Gr) and Vera Cruz (12° 58' S; 38° 36' W Gr). Both of which lie in a Tropical Rain Forest area and present humid climates (CEI 1993 and 1994) (Figure 1).

We made 17 incursions to the areas studied, totaling 136 hours of sample efforts. During the incursions every nest of *A. pallens* found was marked, and data referring to the nest (dimensions) and the nesting substrate (height from the ground, type of substrate and characteristics of the area) were registered.

In order to verify the radius of action of *A. pallens*, we began using 140 individuals that came from six colonies in post-emergence stage (JEANNE 1972). The wasps were directly captured from their nests, anesthetized, marked and released at previously set distances (50, 100, 150, 200, 250 and 300m). However, the low flying capacity of the species led us to try shorter distances (10, 20, 30, 40, 50, 60 and 70m), releasing groups of 20 wasps at each distance.

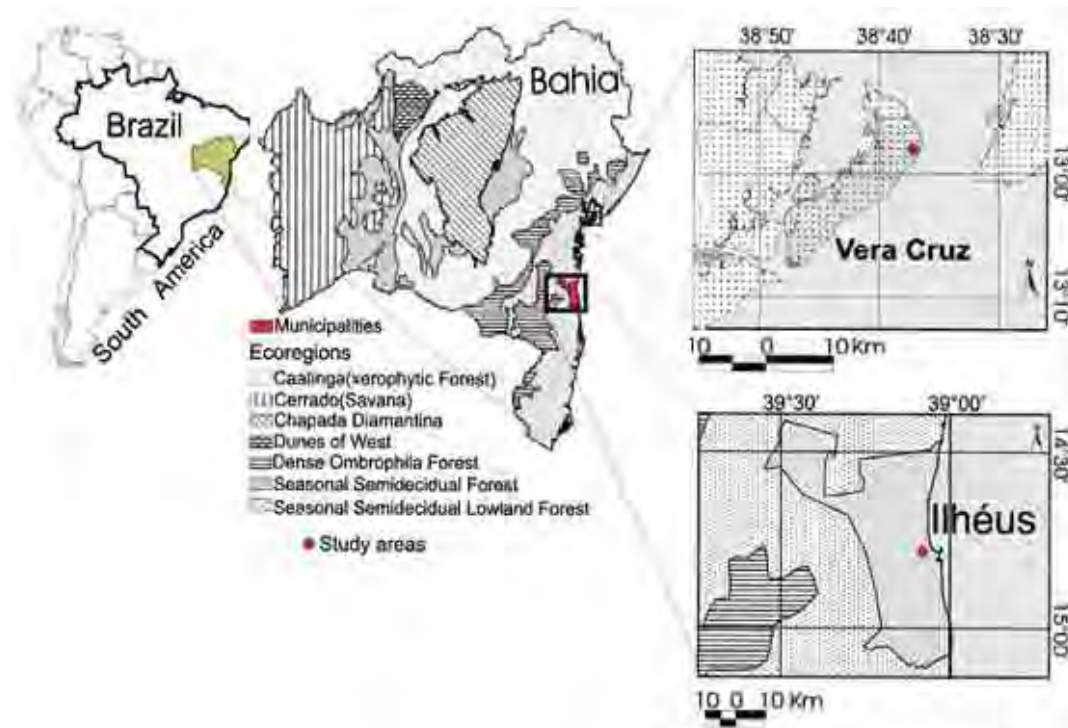


Figure 1. *Angiopolybia pallens* geographical study areas.

The individuals captured were anesthetized at a temperature of -10°C during 3 to 4 minutes. Once anesthetized, the wasps were marked with nitrocellulose lacquer-based paint (SOUTHWOOD 1987), using distinct colors for each distance. After the flying condition had been recovered, which could be observed by their moves, the wasps were released at the preset distances, measured straight from their original nests.

The capture, anesthesia, marking and recapture of the wasps used in this study was done according to the methodology employed by GOBBI (1977 and 1978) and GIANNOTTI (1992), with some modifications suggested by SANTOS *et al.* (1994 and 2000). In order to verify the return rate of *A. pallens* at each distance, we collected the nests and all individuals present in the colony 24 hours after releasing the wasps.

Aiming at developing a model that describes the relation between the proportion of wasps that return to the nests and the distances, Quasi-Newton logistic regression method (HOSMER & LEMESSHOW 1989) was employed. This model tests the dependence of binary variables (in this case, the return of each wasp) on a quantitative variable (distance). The statistic significance of the parameters was tested using chi-square test. The logistic model can be described by the equation:

$$P(y = 1) = \frac{e^{a+bx}}{1 + e^{a+bx}}$$

where:

P = Probability that the wasp returns

e = Napierian logarithms

a, b = parameters of the equation; b corresponds to the intensity of the effect of the distance on the probability of returning

x = distance from the nest

RESULTS AND DISCUSSION

We found 72 colonies of *A. pallens*, and only five of them (7%) were in dense woods. All other colonies (93%) were found in wood environments, however in natural clearings or in cocoa (*Theobroma cacao* L.) and/or banana (*Musa* sp.) farming areas, in which natural woods became rare. This is an evidence that, despite it occurs strictly in

rain forest environments (RICHARDS 1958; SANTOS 2000; SILVEIRA 2002 and SILVEIRA *et al.* 2005), *A. pallens* shows preference for nesting in bushes and short trees in half-shady environments, i.e. clearings and shadowed cultivations (Tukey test $p < 0.05$) (Figures 2 and 3).

DEJEAN *et al.* (1998), analyzing the choice of the nest sites of social wasps in tropical rain forest environments, found that *A. pallens* nests preferentially in open environments, in that case the edges of the forest. However, when choice substrate is concerned, our data are divergent. DEJEAN and his coworkers showed that *A. pallens* nests preferentially on myrmecophile plants, using arboreal ants found on them as a protection against other ants. Even though there were no myrmecophile plants in the area studied, we did not found this association with *A. pallens*.

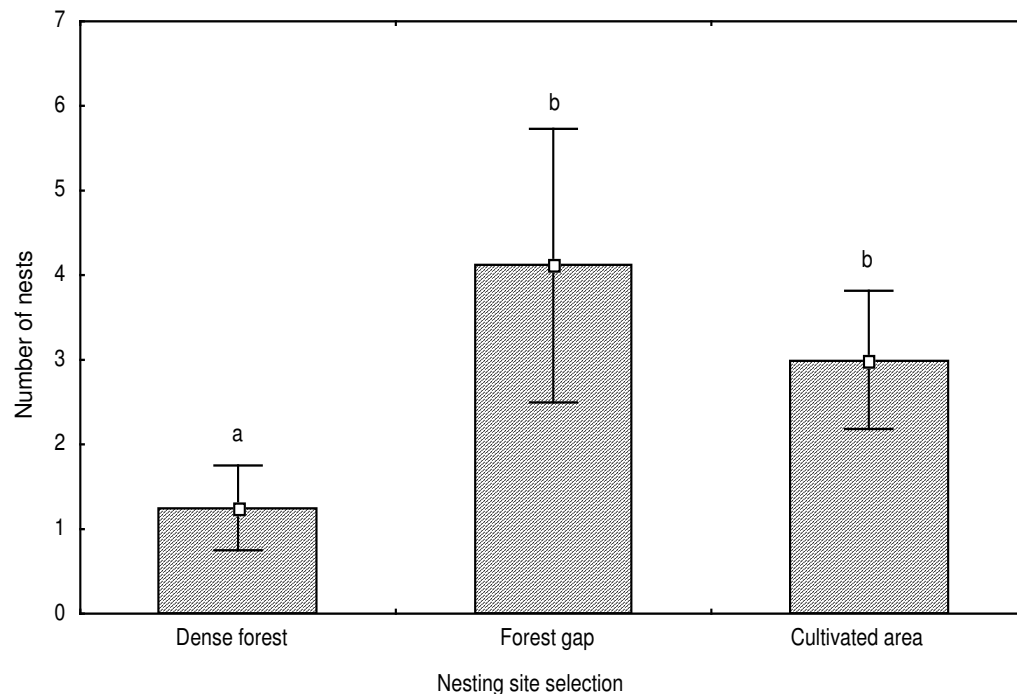


Figure 2. Nest site selection by Neotropical wasp *Angiopolybia pallens* in Atlantic rain forest (number of nests visited), Bahia State, Brazil (Tukey test $p < 0.05$).



Figure 3. Nesting site selection by swarm founding wasp *Angiopolybia pallens* in the Atlantic rain forest, Bahia State, Brazil: shade cocoa (*Theobroma cacao*) plantation (a). cocoa-banana (*Musa* sp.) intercropping (b) and forest clearings (c, d).

All colonies found used wide-leaf plants as the nesting substrate (Figure 4). The very most of the nests were placed in heights varying between 0.30 and 3m from the ground and measured from 6 to 23 cm in their largest extension. The great concentration of nests of *A. pallens* in rain forest areas, as well as its nesting habits, corroborates the observations reported by SANTOS (2000).

The verification that the activity time of *A. pallens* is mainly during twilight (CRUZ *et al.* 2006) led us to test some changes in the methodology usually employed to analyze the flying capacity of wasps, modifying the capture and recapture times. Our hypothesis was: if the diurnal wasps, after marked, were recaptured at night, when most part of the population is in the nest, then *A. pallens* should be captured during the day, when most part of the population would also be in the nest.

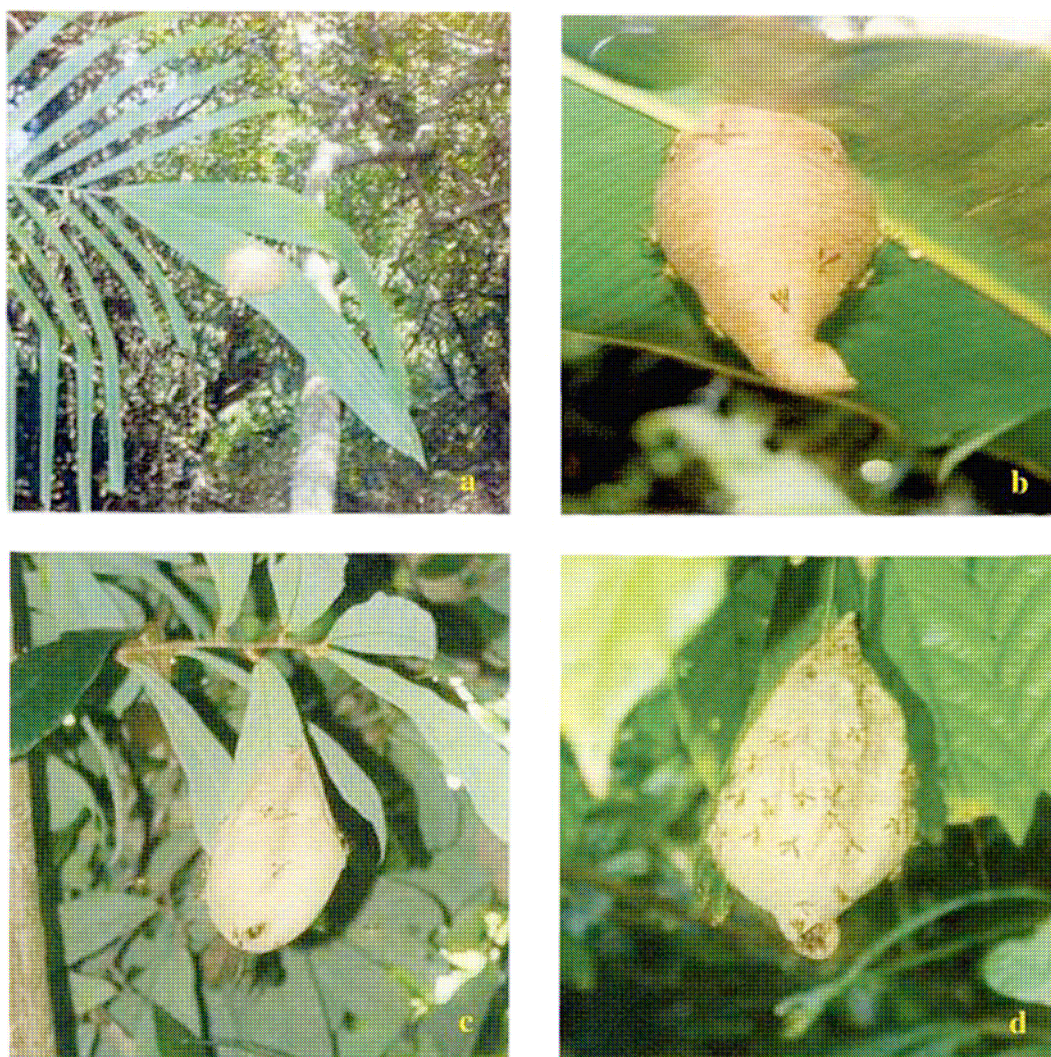


Figure 4. Nesting by *Angiopolybia pallens* on leaves (underside) of *Elaeis guineensis* (a), *Heliconia* sp (b), *Theobroma grandiflorum* (c) and *Theobroma cacao* (d).

In order to test that hypothesis, we released groups of wasps at distances up to 50m away from the nests. The processes of capture and recapture of the wasps were performed in two distinct times of the day - at 7 p.m. (already at night) and at 12 a.m. (in the midday sun). We observed that the effectiveness in returning was significantly greater when the wasps were captured during the day period ($\chi^2 = 12.58$; $p < 0.01$).

The logistic regression model using Quasi-Newton method provided a good description of the flying capacity observed in *A. pallens* ($\chi^2 = 91.52$; $p < 0.001$).

SANTOS *et al.* (2000) discussed the difficulties in, once the flying capacity of a wasp was determined, inferring about the effective flight distance. These authors

consider the effective radius of action as the distance at which 70% of the wasps are able to return to their nests. According to the logistic regression model, the distance at which 70% of the workers of *A. pallens* can fly back to their nests is 48m (Figure 5). Thus, the effective radius of action would be nearly 24m measured from their nests, which corresponds to a foraging area of about 1,800m².

$$P(y = 1) = \frac{e^{(5,95903-0,129161).distance}}{1 + e^{(5,95903-0,129161).distance}}$$

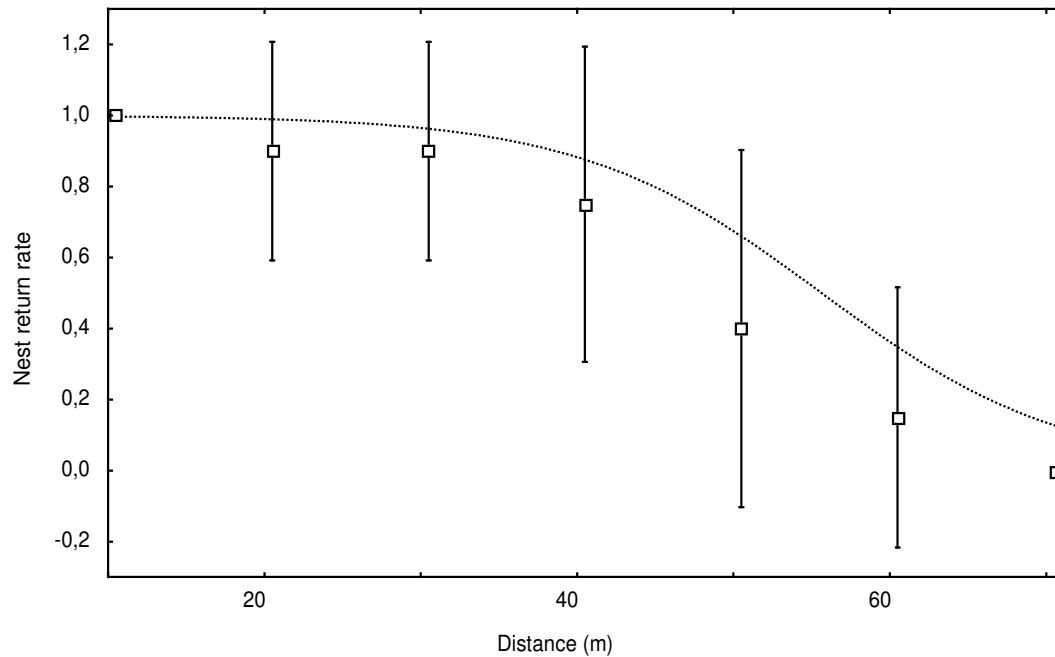


Figure 5. Return of *Angiopolybia pallens* workers in the municipality of Vera Cruz, State of Bahia, Brazil (Quase-Newton, $\chi^2 = 91.52$; $p < 0.001$). Bars represent standard deviation.

The most important works regarding the flying capacity of social wasps presented a wider radius of action and the exploration of a larger effective area around their nests than what was observed in *A. pallens* (Table 1).

NAUMANN (1975), studying aspects of swarming of tropical social wasps, concluded that *A. pallens* tends to settle new colonies at distances shorter than 10m away from their original nests; CRUZ *et al.* (2006) showed that the foraging activity of *A. pallens* preferentially occurs at twilight times (in the morning and evening). This

information, matched to the low flying capacity of this species, points out that *A. pallens* is fit to live in half-shady environments and provides strong evidences that several aspects of the life of this wasp (nesting habits, times of activity, swarming behavior and flying capacity) result from the selection for life in clearings of tropical rain forests.

The data showing a low flying capacity of *A. pallens* strengthens the thesis that the body size has an influence on the flight autonomy of the wasps (DINIZ & KITAYAMA 1998; SANTOS *et al.* 2000). It also corroborates the work done by NAUMANN (1975), that showed these wasps swarm in near spots, and supports the observations which indicate these wasps were selected to survive in clearing environments, usually small open spots in closed environments.

Table 1 – Radius of action of some species of wasps studied.

Species	Radius of action (m)	Effective radius of action (m)	Source
<i>Dolichovespula sylvestris</i>	300	-	Arnold, 1966
<i>Vespula rufa</i>	300	-	Arnold, 1966
<i>Vespa m. mandarina</i>	4000	-	Matsuura & Sakagami, 1973
<i>Vespula pensylvanica</i>	-	300	Akre <i>et al.</i> , 1975
	1200	-	Timms, 1976
<i>Vespula germanica</i>	250	-	Perrot, 1975
	1200	-	Timms, 1976
<i>Polistes versicolor</i>	850	200	Gobbi, 1978
<i>Polistes chinensis antenalis</i>	72	40	Suzuki, 1978
<i>Polistes jadwigae</i>	-	48,2	Hibino, 1981
<i>Polybia scutellaris</i>	260	150	Machado & Parra, 1984
<i>Polistes gallicus</i>	2000	350	Ugolini, 1986
<i>Polistes lanio lanio</i>	250	200	Giannotti, 1992
<i>Polistes c. canadensis</i>	650	300	Santos <i>et al.</i> , 1994
<i>Polybia o. occidentalis</i>	300	126	Santos <i>et al.</i> , 2000
<i>Mischocyttarus drewseni</i>	550	350	Silva, 2002
<i>Polybia sericea</i>	300	75	Bichara Filho, 2003

The few colonies found inside the woods, in closed environments, were isolated, unlike the colonies in the clearings, which were found mostly in small groups of 3 up to 8 colonies. The presence of isolated colonies in the middle of the vegetation indicates that, concerning the low flying capacity and the habit of settling new colonies next to the original one, *A. pallens* can swarm at distances greater than what is usually observed.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank the biologists Agda Alves da Rocha and Janete Jane Resende, and the trainees Eduardo Santos Santana and Emerson Mota da Silva, for the aid in collecting the data. We thank Mr. Antonio Gigliotti (owner of Hotel Pousada Porto Calado, Vera Cruz, BA) for the cooperation in localizing the colonies.

REFERENCES

- AKRE, R. D.; HILL, W. B.; Mac DONALD, J. F. e GARNETT, W. B. Foraging distances of *Vespula pensylvanica* workers. **Journal of the Kansas Entomological Society**, 48 (1): 12-16, 1975.
- ARNOLD, T. S. **Biology of social wasps. Comparative ecology of the British species of social wasps belonging to the family Vespidae**. London, Univ. London, 1966. (Dissertação de Mestrado)
- BICHARA FILHO, C, C. **Aspectos da biologia e ecologia de *Polybia (Trichothorax) sericea* (Oliver 1791) (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae) no semi-árido baiano**. Ribeirão Preto: FFCLRP-USP, 2003. 120p. Tese (Dout.).
- CEI- **Centro de estatística e informações básicas dos municípios baianos: Região litoral Sul**, I (5): 459-478, 1993.
- CEI- **Centro de estatística e informações básicas dos municípios baianos: Região metropolitana de Salvador**, Salvador , 7: 247-267, 1994.
- CRUZ, J. D. da; GIANNOTTI, E.; SANTOS, G. M. de M.; BICHARA FILHO, C.C. & RESENDE, J. J. Daily activity resources collection by the swarm-founding wasp *Angiopolybia pallens* (Lepeletier, 1836) (Hymenoptera: Vespidae). **Sociobiology**, 47 (3): 829-842, 2006.

- DEJEAN, A.; CORBARA, B. & CARPENTER, J. M. Nesting site selection by wasps in the Guianese rain forest. **Insectes Soc.** 45: 33-41, 1998.
- DINIZ, I. R. & KITAYAMA, K. Seasonality of vespidae species (Hymenoptera, Vespidae) in a central Brazilian cerrado. **Rev. Biol. Trop.**, 46(1): 109-114, 1998.
- GIANNOTTI, E. **Estudos biológicos e etológicos da vespa social neotropical *Polistes (Aphanilopterus) lanio lanio* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera, Vespidae)**. Rio Claro: IB-UNESP, 1992. 212p. Tese (Dout.).
- GOBBI, N. **Ecologia de *Polistes versicolor* (Hymenoptera, Vespidae)**. Ribeirão Preto: FFCLRP-USP, 1977. 229p. Tese (Dout.).
- GOBBI, N. Determinação do raio de vôo de operárias de *Polistes versicolor* (Hymenoptera: Vespidae). **Ciência e Cultura**, 30 (7): 364-365, 1978.
- HIBINO, Y. Foraging behavior of the Japanese paper wasp *Polistes jadvigae* Dalla Torre (Hymenoptera, Vespidae). **Jap. J. Appl. Ent. Zool.**, 25: 89-93, 1981.
- HOSMER, D. W. & LEMESSHOW, S. **Applied logistic regression**, New York, JOHN WILEY & SONS, 307p, 1989.
- JEANNE, R. L. Social biology of the neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. **Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.**, 144(3): 63-150, 1972.
- MACHADO, V. L. L. & PARRA, J. R. P., Capacidade de retorno ao ninho de operárias de *Polybia (Myraptera) stecularis* (White, 1841) (Hymenoptera, Vespidae). **An. Soc. Ent. Brasil** 13(1): 13-18, 1984.
- MATSUURA, M. & SAKAGAMI, S. F. A bionomic of the giant hornet, *Vespa mandarina* a serious pest of Japanese apiculture. **Journal of the Faculty of Science Hokkaido University**, 19: 125-162, 1973.
- NAUMANN, M. G. Swarming behavior: evidence for communication in social wasps. **Science**, 189: 642-644, 1975.
- PERROT, D. C. F. Factors affecting use of Mirex poisoned proteins baits for control of European wasps (*Paravespula germanica*) in New Zealand. **N. Z. Jl. Zool.**, 2: 491-508, 1975.
- RAPOSO FILHO, J. R. & RODRIGUES, V. M., Comportamentos tróficos de *Mischocyttarus (Monocyttarus) extinctus* Zikán, 1935 (Polisitnae, Vespidae). I. Alimentação proteica. **Naturalia**, 8:101-104, 1983a.

- RAPOSO FILHO, J. R. & RODRIGUES, V. M., Comportamentos tróficos de *Mischocyttarus (Monocyttarus) extinctus* Zikán, 1935 (Polistinae, Vespidae). II. Alimentação glucídica. **Naturalia**, 8:105-107, 1983b.
- RICHARDS, O. W. & RICHARDS, M. J. Observations on the social wasps of South America (Hymenoptera, Vespidae). **Transactions of the Entomological Society of London**, 102: 1-170, 1951.
- RICHARDS, O. W. **The social wasps of Americas excluding the Vespinae**. London, British Museum (Natural History). 580p, 1978.
- SANTOS, G. M. de M., MARQUES, O. M. & CARVALHO, C. A. L. de. Raio de ação de *Polistes canadensis canadensis* (L., 1758) (Hymenoptera: Vespidae). **Insecta**, 3 (2): 20-24, 1994.
- SANTOS, G. M. de M. **Comunidades de vespas sociais (Hymenoptera – Polistinae) em três ecossistemas do Estado da Bahia, com ênfase na estrutura da guilda de vespas visitantes de flores de Caatinga**. Ribeirão Preto: FFCLRP-USP, 2000. 129p. Tese (Dout.)
- SANTOS, G. M. de M.; SANTANA-REIS, V. P. G.; RESENDE, J. J.; De MARCO, P. e BICHARA FILHO, C.C. Flying capacity of swarm-founding wasp *Polybia occidentalis occidentalis* Oliver, 1791 (Hymenoptera, Vespidae). **Rev. Bras. de Zoociências**, 2 (2): 33-39, 2000.
- SILVA, E. R. **Atividade forrageadora de *Mischocyttarus drewseni* De Saaure, 1857 (Hymenoptera: Vespidae)**. Rio Claro: IB-UNESP, 2002. 166p. Tese (Dout.).
- SILVEIRA, O. T.; ESPOSITO, M. C.; SANTOS Jr., J. N. dos; GEMAQUE Jr., F. E. Social wasps and bees captured in carrion traps in a rainforest in Brazil. **Entomological Science**, 8: 33-39, 2005.
- SILVEIRA, O. T. Surveying neotropical social wasps. An evaluation of methods in the "Ferreira Penna" research station (ECFPn), in Caxiuanã, PA, Brazil (Hym., Vespidae, Polistinae). **Pap. Avulsos Zool.**, 42(12), 2002.
- SOUTHWOOD, T. R. E. **Ecological methods (with particular reference to the study of insect populations)**. London: Chapman and Hall, 524p, 1987.
- SPRADBERY, J. P. **Wasps: an account of the biology and natural history of social and solitary wasps**. Seattle, Washington Academy Press, 408p, 1973.

- SUZUKI, T. Area, efficiency and time of foraging in *Polistes chinensis antennalis* Pérez (Hymenoptera: Vespidae). **Journal of the Kansas Entomological Society**. 28: 179-189, 1978.
- TIMMS, S. A. Medically important insects. **In**: Ferro, D. N. (Ed). **New Zealand insects pests**. Lincoln Univ. Coll. Agri., Canterbury, N. Z., 13: 202-204, 1976.
- UGOLINI, A. Homing ability in *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera, Vespidae). **Monitore Zoologico Italiano** (N. S.), 20: 1-15, 1986.

CAPITULO III

ASPECTOS DO DESENVOLVIMENTO LARVAL DE *ANGIOPOLYBIA* *PALLENS* LEPELETIER (1836) (HYMENOPTERA - VESPIDAE)

**ASPECTOS DO DESENVOLVIMENTO LARVAL DE *Angiopolybia pallens*
LEPELETIER (1836) (HYMENOPTERA - VESPIDAE)**

RESUMO

O objetivo deste trabalho foi descrever os estágios imaturos e determinar o número de ínstaes larvais de *A. pallens* durante seu desenvolvimento pós-embrionário. A espécie apresentou 3 ínstaes larvais com taxa de crescimento médio de 1,64, sendo a largura média da cápsula cefálica da larva I de 0,58mm, da larva II, 1,01mm e da larva III, 1,55mm. A largura média da cápsula cefálica da pré-pupa foi 1,74mm e a largura da cabeça da pupa 2,42mm. Este é o primeiro registro de três ínstaes larvais para uma espécie de vespa social.

INTRODUÇÃO

As vespas são insetos holometábolos que possuem três estágios básicos: ovo, larva e pupa, os quais se desenvolvem dentro das células, nos ninhos. Os ovos são postos pelas fêmeas poedeiras ou rainhas nas paredes laterais das células vazias. Raramente são vistos mais de um ovo por célula ou fixados na sua base. Cada ovo aparece como um saco ovóide fixado na parede da célula por um pedúnculo muito pequeno. Do ovo emerge a larva que cresce através do processo de ecdise, passando por vários estádios ou ínstaes. O número de ínstaes larvais antes da ecdise final para pupa foi uma incógnita por muitos anos em vista da dificuldade de obtenção das exúvias, mas em 1964, Potter (*apud* EDWARDS, 1980) estabeleceu que havia 5 ínstaes larvais, caracterizados pela forma da mandíbula em *Vespula germanica*, que apresenta um dente no primeiro ínstar, um vestígio do segundo dente no segundo ínstar e três dentes nos demais ínstaes, sendo que, o tamanho e a forma destes dentes é que determinam as diferenças entre os ínstaes larvais (EDWARDS, 1980, fig. 29, pág 65).

Em vespídeos neotropicais tem-se aplicado e comprovado a "regra de Dyar" que é uma lei empírica (WIGGLESWORTH, 1965) segundo a qual a cápsula cefálica de larvas ou lagartas cresce numa progressão geométrica, aumentando em largura a cada ecdise, numa razão que é constante para uma determinada espécie, cujo valor médio é 1,4 (PARRA & HADDAD, 1989). Além da mensuração das cápsulas cefálicas das larvas, CARVALHO & SILVA (1975) mediram também o diâmetro dos discos imaginais das pernas de *Polybia paulista* e encontraram 5 ínstaes larvais. Desta forma, a medição de qualquer estrutura esclerotizada ou de tamanho definido do corpo das larvas pode ser utilizada para determinação do número de ínstaes larvais em vespas.

Dentro dos favos, as larvas ficam de cabeça para baixo e, inicialmente, não caem porque são fixadas à parede da célula por meio de uma secreção adesiva, produzida pelo segmento anal. No primeiro ínstar, a larva tem aspecto branco translúcido com uma cabeça praticamente da largura do ovo, a segmentação do corpo já é distinta e os espiráculos visíveis. No segundo ínstar, a larva já é de coloração branca opaca e possui pequenas expansões laterais (lobos pleurais) ao longo do abdome. No terceiro ínstar, os lobos pleurais tornam-se muito maiores formando uma faixa lateral distinta e a superfície ventral dilatada (EDWARDS, 1980), mas somente no quarto e quinto ínstaes é que as larvas ficam totalmente livres e móveis dentro da célula, prendendo-se

lateralmente pelos lobos pleurais. No gênero *Mischocyttarus* ocorre também um par de lobos ventrais no primeiro segmento abdominal. Estes lobos pleurais e ventrais são responsáveis pela sustentação da larva dentro das células (GIANNOTTI & SILVA, 1993).

Quando a alimentação se completa, a larva do último ínstar tece um casulo de seda, secretado pelas glândulas salivares, das laterais para o centro, fechando a célula. Uma vez completado o casulo, a larva elimina a massa fecal que ficou retida no final do intestino médio durante toda a vida larval. Esta massa, que constitui o chamado mecônio fica depositada no fundo da célula (CHAO & HERMANN, 1983). A seguir, a larva dentro do casulo, se torna paralisada e de coloração clara e é chamada de pré-pupa ou pupa farada, que apresenta já uma diferenciação do tórax visível através da cutícula larval. Após, segue-se a última ecdise larval (descartada junto ao mecônio) e a transformação em pupa (CHAO & HERMANN, 1983; GIANNOTTI, 1995).

A pupa é do tipo exarada (com antenas, pernas e asas livres), tem também coloração clara no início e já apresenta o aspecto da vespa adulta. A pigmentação ocorre gradualmente, começando pelos olhos, seguindo o escurecimento do tórax, cabeça e pernas até se completar com as antenas e gáster. Quando a pupa está completada a cutícula pupal também é descartada e emerge o adulto através de uma abertura circular no topo do casulo, podendo sair sozinho ou ser ajudado pelas companheiras do ninho (GIANNOTTI, 1995).

O objetivo deste trabalho foi descrever os estágios imaturos e determinar o número de ínstaes larvais de *A. pallens* durante seu desenvolvimento pós-embrionário.

MATERIAL E MÉTODOS

Quatro colônias de *Angiopolybia pallens*, em estágio de pós-emergência (JEANNE, 1972) ou colônia madura, provenientes de uma área de Mata Tropical Úmida do município de Ilhéus-BA (14° 47' S e 39° 03' W Gr) (CEI, 1993), foram coletadas e transportadas sob baixa temperatura (10°C) até o Laboratório de Entomologia da Universidade Estadual de Feira de Santana (UEFS).

No laboratório, com auxílio de pincéis, estiletes e pinças, sob lupa manual articulada, ovos, larvas, pré-pupas e pupas foram retiradas das células e fixadas em

solução Dietrich. Após 24 horas, todas as formas jovens foram lavadas em álcool 50% por 24 horas e depois conservado em álcool 70%. Para cada colônia coletada foram mensuradas, sob microscópio estereoscópio, a largura de 40 ovos, e a largura máxima da cápsula cefálica de 120 larvas, 50 pré-pupas e 50 pupas.

Para obtenção dos ínstaes larvais, os dados biométricos obtidos e transformados em milímetros foram lançados no programa estatístico Statistic 5. Para cada ínstar larval caracterizado no gráfico, foram selecionados os dados listados entre a menor e a maior medidas para determinar a média e o desvio padrão para cada ínstar larval buscando a aplicação da regra de Dyar.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os ovos de *A. pallens* medem 0,52mm de largura (Tabela 1) e são semelhantes aos de *Mischocyttarus cassununga*, que medem 0,48mm (GIANNOTTI & FIERI, 1991; GIANNOTTI & SILVA, 1993), aos de *M. latior* (0,55mm) (CECÍLIO, 1999) e *Polistes simillimus* (0,52mm) (PREZOTO & GOBBI, 2005); são maiores que os de *M. cerberus styx*, que medem 0,43mm (GIANNOTTI, informação pessoal); mas são menores que os de *M. drewseni*, que medem 0,62mm (GIANNOTTI & TREVISOLI, 1993) e *Polistes lanio* (0,91mm) (GIANNOTTI, 1995).

A morfologia das larvas de *A. pallens* nunca foi descrita por REID (1942), WHEELER (1979a; 1979b) ou DIAS-FILHO (1975), daí a importância de se fotografar/desenhar/descrever estes imaturos. As larvas de *A. pallens* apresentaram 3 ínstaes larvais, sendo que, a largura média da cápsula cefálica da larva I foi de $0,58 \pm 0,18$ mm, da larva II, $1,01 \pm 0,25$ mm e da larva III, $1,55 \pm 0,09$ mm (Tabela 1 e Figura 1). A taxa de crescimento médio foi de 1,64, um pouco acima da média considerada pela regra de Dyar, que é 1,4; no entanto, segundo PARRA & HADDAD (1989), estes valores podem variar de 1,1 a 1,9. Sendo assim, pode-se concluir que a média de crescimento das larvas de *A. pallens*, de 1,64, está dentro do previsto pela referida regra. Esta taxa significa que, de um ínstar para outro, o crescimento da larva é de 1,64 vezes o seu tamanho anterior. Deve-se salientar que este é o primeiro registro da ocorrência de 3 ínstaes larvais para vespas sociais. De acordo com os dados da Tabela 2, pode-se

verificar que, até o momento, em 23 espécies diferentes, haviam sido encontrados 4 ou 5 ínstaes para este grupo de Vespidae. Os autores que registraram quatro ínstaes

Tabela 1. Largura média (mm) de ovos, cápsulas cefálicas de larvas, pré-pupas e pupas de *Angiopolybia pallens*.

Estádio de Desenvolvimento	Largura (mm) $X \pm$ Desvio padrão	Taxa de crescimento das Larvas	Taxa de crescimento médio das Larvas
Ovo	$0,52 \pm 0,09$		
Larva I	$0,58 \pm 0,18$		
Larva II	$1,01 \pm 0,25$	1,74	1,64
Larva III	$1,55 \pm 0,09$	1,53	
Pré-Pupa	$1,74 \pm 0,27$		
Pupa	$2,42 \pm 0,23$		

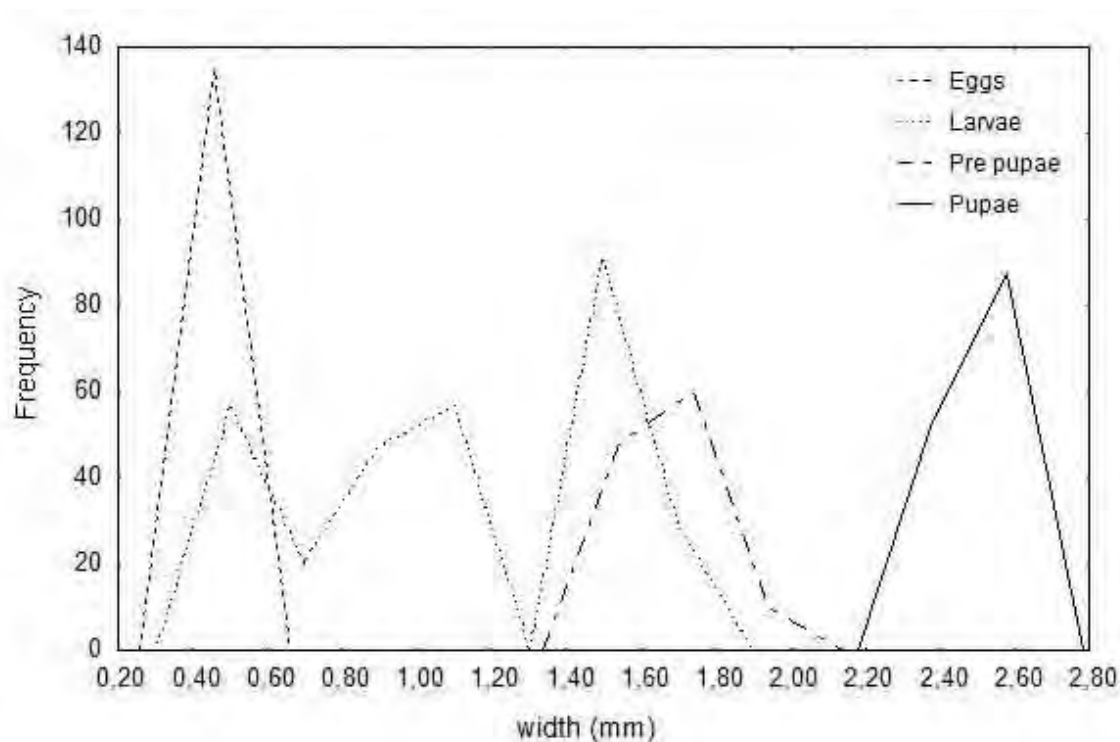


Figura 1. Distribuição de frequência da largura de ovos, larvas, pré-pupas e pupas de *Angiopolybia pallens*.

larvais, como MACHADO (1974, 1977b), para *Protopolybia exígua* e *P. sedula*, HEBLING & MACHADO (1974) para *Polybia occidentalis cincta*, RAPOSO-FILHO (1981) para *Mischocyttarus extinctus* e SILVA (1984) para *M. atramentarius*, discutiram que a ocorrência de apenas quatro ínstares larvais, ao invés dos cinco, da maioria das espécies, seria em decorrência de um menor tempo médio de duração do estágio larval e do próprio ciclo colonial destas espécies (Tabela 2).

Em *A. pallens* não foi possível a determinação do tempo médio de duração dos estágios imaturos nem do tempo total de duração do ciclo colonial, devido às suas

Tabela 2. Dados comparativos do número de ínstares larvais de 23 espécies de Vespídeos sociais.

Espécies	Número de ínstares larvais	Taxa de crescimento médio	Referências
<i>Vespula germanica</i>	5	-	Potter, 1964 apud EDWARDS (1980)
<i>Brachygastra lecheguana</i>	5	1,38	MACHADO et al. (1988)
<i>Polybia fastidiosuscula</i>	5	1,40	TECH & MACHADO (1989)
<i>P. occidentalis occidentalis</i>	5	1,30	MACHADO (1977a)
<i>Polybia occidentalis cincta</i>	4	-	HEBLING & MACHADO (1974)
<i>Polybia paulista</i>	5	-	CARVALHO & SILVA (1975)
<i>Polybia paulista</i>	5	1,41	MACHADO (1983)
<i>Polybia chrysothorax</i>	5	1,46	MELLO & GIANNOTTI (1994)
<i>Protopolybia sedula</i> (= <i>pumila</i>)	4	1,35	MACHADO (1977b)
<i>Protopolybia exigua</i>	4	1,35	MACHADO (1974)
<i>Pseudochartergus</i> <i>chartergoides</i>	4	-	SILVEIRA (1994)
<i>Polistes humilis</i>	4	-	CUMBER (1951)
<i>Polistes versicolor</i>	5	-	RODRIGUES (1968)
<i>Polistes canadensis</i>	5	-	RODRIGUES (1968)
<i>Polistes lanio lanio</i> (= <i>carnifex</i>)	5	-	RODRIGUES (1968)
<i>Polistes lanio lanio</i>	5	1,41	GIANNOTTI (1995)
<i>Polistes cinerascens</i>	5	1,30	GIANNOTTI (1997)
<i>Polistes simillimus</i>	5	1,44	PREZOTO & GOBBI (2005)
<i>Myschocyttarus cassununga</i>	5	1,42	GIANNOTTI & FIERI (1991)
<i>Myschocyttarus drewseni</i>	5	1,38	GIANNOTTI & TREVISOLI (1993)
<i>Myschocyttarus latior</i>	5	1,37	CECÍLIO (1999)
<i>Myschocyttarus extinctus</i>	4	1,46	RAPOSO FILHO (1981)
<i>Myschocyttarus atramentarius</i>	4	1,42	SILVA (1984)

características de ninho fechado e do fato de não terem sido possíveis o acompanhamento do desenvolvimento dos ninhos, desde sua fundação até o seu abandono, no local de estudos. No entanto, a ocorrência de vários ninhos próximos uns dos outros (conforme descrito no capítulo II da tese), indicam que o ciclo biológico de cada colônia deve ser de curta duração e que os enxames se estabeleceriam próximos aos ninhos maternos. Em todo caso, *A. pallens* apresenta uma derivação ao padrão normal dos vespídeos sociais, tendo 3 ínstaras larvais ao invés dos 4-5 ínstaras mais constantemente observados. Tal derivação pode ser decorrente de aspectos ecológicos, como a adaptações ao hábitat em que se encontram, pressão de predadores ou outros fatores não identificados; podendo ser também uma característica genética, sendo três o número fixo de ínstaras para esta espécie. Uma vez que esta espécie apresenta ampla distribuição geográfica (desde o Panamá até o Estado de Santa Catarina, no Sul do Brasil, RICHARDS, 1978), estudos futuros poderão esclarecer esta dúvida.

A largura média da cápsula cefálica da pré-pupa foi de $1,74 \pm 0,27\text{mm}$ (Tabela 1), semelhante à da larva de 5º instar, uma vez que ainda não ocorreu a muda para formação da pupa. A largura da cabeça da pupa de *A. pallens* foi de $2,42 \pm 0,23\text{mm}$ (Tabela 1). Na Figura 2, pode-se observar a diferença de tamanho do ovo, dos três ínstaras larvais e da pré-pupa e, na Figura 3, o desenvolvimento da pupa, com especial atenção à esclerotização da cutícula e o desenvolvimento das asas (curta e dobrada na fase inicial, esticada porém não dobrada longitudinalmente e totalmente e, finalmente, dobrada longitudinalmente na pupa totalmente formada).



Figura 2. Vista lateral do ovo, dos três ínstaes larvais e da pré-pupa de *Angiopolybia pallens*.



Figura 3. Vistas lateral e dorsal de diferentes estágios de desenvolvimento das pupas de *Angiopolybia pallens*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- CARVALHO, G.G., SILVA, M. T. Alguns aspectos do desenvolvimento larval de *Polybia paulista* Richards (Hymenoptera: Vespidae). **Studia Ent.**, 8 (fasc. 1-4): 555-568, 1975.
- CECÍLIO, D. S. S. **Bionomia e organização social de *Mischocyttarus (Kappa) latior* (Fox, 1898) (Hymenoptera: Vespidae)**. Rio Claro: IB-UNESP, 1999. 73p. (Dissertação de Mestrado).
- CEI- **Centro de estatística e informações básicas dos municípios baianos: Região litoral Sul**, I (5): 459-478, 1993.
- CHAO, J.T., HERMANN, H.R. Spinning and external ontogenetic changes in the pupae of *Polistes annularis* (Hymenoptera: Vespidae: Polistini). **Insectes Sociaux**, 30(4): 496-507, 1983.
- CUMBER, R.A. Some observations on the biology of the Australian wasp *Polistes humilis* Fabr. (Hymenoptera, Vespidae) in North Auckland (New Zealand) with special reference to the nature of worker caste. **Proc. R. Ent. Soc. Lond. (A)**, 26: 11-16, 1951.
- DIAS FILHO, M. M. Contribuição à morfologia de larvas de vespídeos sociais do Brasil (Hymenoptera: Vespidae). **Rev. bras. Ent.** 19 (1): 1-36, 1975.
- EDWARDS, R. **Social wasps, their biology and control**. Rentokil, Felcourt, 398p., 1980.
- GIANNOTTI, E. Immature stages of *Polistes lanio lanio* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera, Vespidae). **Rev. Brasil. Biol.**, 55(4): 527-531, 1995.
- GIANNOTTI, E. & FIERI, S. R. On the brood of *Mischocyttarus (Monocyttarus) cassununga* (Ihering, 1903) (Hymenoptera, Vespidae). **Revta bras. Ent.** 35(2): 263-267, 1991.
- GIANNOTTI, E. & SILVA, C. V. *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae): external morphology of the brood during the post-embryonic development. **Revta bras. Ent.** 37(2): 309-312, 1993.
- GIANNOTTI, E. & TREVISOLLI, C. Desenvolvimento pós-embrionário de *Mischocyttarus drewseni* Saussure, 1857 (Hymenoptera, Vespidae). **Insecta**, 2(2): 41-52, 1993.

- HEBLING, N.J. & MACHADO, V.L.L. Análise populacional e biométrica em *Polybia occidentalis* var. *cincta*. **Ciênc. Cultura**, 16-H5: 340-341, 1974.
- JEANNE, R. L. Social biology of the neotropical wasp *Mischocittarus drewseni*. **Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.**, 144(3): 63-150, 1972.
- MACHADO, V.L.L. Análises morfométricas em colônias de *Polybia (Myrapetra) paulista* (Ihering, 1896) (Hymenoptera, Vespidae). **Naturalia**, 8: 219-226, 1983.
- MACHADO, V.L.L. **Aspectos biológicos de *Protopolybia exigua exigua* (Saussure, 1854) (Hym., Vespidae)**. Piracicaba: ESALQ-USP, 1974. 105p. (Tese Dout.)
- MACHADO, V.L.L. Aspectos da biologia de *Protopolybia pumila* (Saussure, 1863) (Hym., Vespidae). **Revta. bras. Biol.**, 37(4): 771-784, 1977b.
- MACHADO, V.L.L. Estudos biológicos de *Polybia occidentalis occidentalis* (Olivier, 1791) (Hym. – Vespidae). **An. Soc. Entomol. Brasil**, 6(1): 7-24, 1977a.
- MACHADO, V.L.L.; GRAVENA, S. & GIANNOTTI, E. Análise populacional e morfométrica em uma colônia de *Brachygastra lecheguana* (Latreille, 1824) na fase reprodutiva. **An. Soc. Entomol. Brasil**, 17(2): 491-506, 1988.
- MELLO, A.L.R. & GIANNOTTI, E. Determinação do número de instares larvais da vespa social *Polybia chrysothorax*. **Anais do VI Congresso de Iniciação científica da UNESP**, Guaratinguetá, SP. p. 106, 1994.
- PARRA, J.R.P. & HADDAD, M.L. **Determinação do número de instares larvais de insetos**. FEALQ, Piracicaba, SP. 49p.
- PREZOTO, F. & GOBBI, N. Morfometria dos estágios imaturos de *Polistes simillimus* Zikán, 1951 (Hymenoptera, Vespidae). **Rev. bras. Zoociências**, 7(1): 47-54, 2005.
- RAPOSO-FILHO, J.R. **Biologia de *Mischocyttarus (Monocyttarus) extinctus* Zikán, 1935 (Polistinae – Vespidae)**. Rio Claro: IB-UNESP, 1981. 163p. (Dissertação de Mestrado).
- REID, J. A. On the classification of the larvae of the Vespidae (Hymenoptera). **Trans. R. ent. Soc. Lond.**, 92: 285-331, 1942.
- RICHARDS, O. W. **The social wasps of the Americas excluding the Vespinae**. London: British Museum (Natural History), 1978. 580p.

- SILVA, M. N. **Aspectos do desenvolvimento e do comportamento de *Mischocyttarus (Kappa) atramentarius* Zikan, 1949 (Hymenoptera - Vespidae)**. Rio Claro: IB-UNESP, 151p. 1984. (Tese Dout).
- SILVEIRA, O.T. External morphology of the larva of *Pseudochartergus chartergoides* (Gribodo) (Hym., Vespidae, Polistinae). **Entomologist's Monthly Magazine**, 130: 71-76. 1994.
- TECH, G.M. & MACHADO, V.L.L. Análises morfométricas em colônias de *Polybia (Myrapetra) fastidiosuscula* Saussure, 1854 (Hymenoptera, Vespidae). **Revta. bras. Ent.**, 33(3-4): 447-454, 1989.
- WHEELER, G.C. & WHEELER, J. Larvae of social Hymenoptera, pp. 287-338. In: H.R. Hermann (ed.), **Social Insects**, vol. 1, 437p. Academic Press, New York, 1979a.
- WHEELER, G.C. & WHEELER, J. Larvae of some bees and wasps. **Contrib. Sci. Natur. Hist. Mus. Los Angeles Country**, 321: 1-19, 1979b.
- WIGGLESWORTH, V. B. **The principles of insect physiology**. London, Methuen, p. 41-94, 1965.

CAPÍTULO IV

**ASPECTOS DA DIFERENCIAÇÃO DE CASTAS DE *Angiopolybia pallens*
(LEPELETIER, 1836) (HYMENOPTERA–VESPIDAE) RELACIONADOS AO
CICLO DE DESENVOLVIMENTO DA COLÔNIA.**

**ASPECTOS DA DIFERENCIAÇÃO DE CASTAS DE *Angiopolybia pallens*
(LEPELETIER, 1836) (HYMENOPTERA–VESPIDAE) RELACIONADOS AO
CICLO DE DESENVOLVIMENTO DA COLÔNIA.**

RESUMO

Este trabalho teve como objetivo a abordagem de aspectos da diferenciação de castas de *Angiopolybia pallens* relacionando-os com as fases do seu ciclo de desenvolvimento. Os resultados mostraram que as colônias desta espécie são poligínicas e as vespas apresentam padrões de desenvolvimento ovariano variando de filamentosos a muito desenvolvido com a casta das rainhas se diferenciando significativamente da casta das operárias. As rainhas mostraram certa constância percentual durante as fases de desenvolvimento das colônias e apresentaram um grau maior de diferenciação morfométrica quando na fase de estabelecimento. As castas das colônias em fase de estabelecimento são morfometricamente menores, quando comparadas com as de outras colônias com idade mais avançada.

1. INTRODUÇÃO

Os insetos formam o mais numeroso de todos os grupos animais e são os principais contribuintes do processo evolutivo, onde tudo se transforma e é transformado. As vespas, a despeito de ser o menor grupo, em termos de número de espécie, de todos os insetos sociais (formigas, abelhas, vespas e cupins), constituem um importante objeto de estudo para o entendimento da evolução da socialidade, pois possuem estágios de desenvolvimento social que variam de solitário a eussocial (CARPENTER, 1989; SPRADBERRY, 1991).

A presença notável de vespas nos mais variados ecossistemas do globo terrestre nos impele a avançar nossos conhecimentos sobre esses fascinantes organismos que, apesar de sua destacada importância para o homem (GOBBI & MACHADO, 1986; MACHADO *et al.*, 1987; MARQUES, 1989; SANTOS *et al.*, 1994; PREZOTO & MACHADO, 1999), até o início da década de 70 possuía, no máximo, 1/4 do número de publicações científicas do grupo de insetos sociais menos estudados (SPRADBERRY, 1973).

Polistinae e Vespinae incluem algumas das vespas mais abundantes do mundo. Estas duas subfamílias são as mais estudadas, sendo a primeira de ocorrência generalizada e a segunda encontrada principalmente na região holártica e nos trópicos orientais (CARPENTER E MARQUES, 2001). Nos Polistinae, a tribo Epiponini se destaca por apresentar 20 dos 26 gêneros quase essencialmente sul-americanos que fundam ninhos por enxameamento (RICHARDS & RICHARDS 1951; CARPENTER, 1989; CARPENTER E MARQUES, 2001).

Angiopolybia pallens tem presença registrada em florestas tropicais de vários países da América (RICHARDS & RICHARDS, 1951; RICHARDS, 1978) e é considerada como uma espécie comum na Mata Atlântica do Sul da Bahia (SANTOS, 2000) e no Pará (SILVEIRA, 2002; SILVEIRA *et al.*, 2005) porém, muito pouco se sabe sobre a sua biologia e ecologia além do trabalho publicado por RICHARDS & RICHARDS (1951) com 3 ninhos observados em 1929 e outros 5 em 1937. Outras publicações descrevem aspectos do comportamento de enxameamento de *A. pallens* quando atacadas por duas espécies de formigas (NAUMAN, 1975) e taxonomia (DUCKE, 1910; ARAUJO, 1946 e RICHARDS, 1978). Nos mais recentes trabalhos SANTOS (2000), descreve aspectos relacionados ao ninho como a sua localização, tamanho,

coloração e aspectos internos da distribuição dos favos; SILVEIRA (2002), SILVEIRA *et al.* (2005) relatam a abundância da espécie em matas úmidas do Pará e NOLL *et al.* (2004) analisa filogeneticamente as diferenças morfológicas entre as castas de várias espécies dos epiponini, entre elas, *Angiopolybia pallens*.

Os insetos sociais apresentam variações intra-específicas em toda sua organização. É comum, por exemplo, a observação de diferenças no tamanho da população das colônias, no número de fêmeas reprodutoras, no padrão de diferenciação morfológica e comportamental entre as castas reprodutoras e não reprodutoras. Assim, a divisão de colônias em castas, compostas de indivíduos que realizam o mesmo conjunto de tarefas especializadas, parece representar o âmago da organização social dos insetos. Enquanto em alguns insetos eussociais, rainhas e operárias diferem apenas em padrões de comportamento, em outros, as diferenças comportamentais estão acompanhadas por especializações morfológicas e de tamanho corporal (OSTER & WILSON, 1978).

A análise morfométrica na diferenciação de castas de vespas sociais vem ganhando destaque desde o final da década de 70 na região Sudeste do Brasil através dos trabalhos de MACHADO (1977a), MACHADO (1977b), MACHADO (1984), MACHADO *et al.* (1988), HOFLING & MACHADO (1985), SHIMA *et al.*, (1994), SHIMA *et al.* (1996a), SHIMA *et al.* (1996b), SHIMA *et al.* (1998), SHIMA *et al.* (2000), SHIMA *et al.* (2003), NOLL *et al.* (1996), NOLL *et al.* (1997a), NOLL *et al.* (1997b), NOLL *et al.* (2004), SAKAGAMI *et al.* (1996), MATEUS *et al.* (1997), MATEUS *et al.* (1999), MATEUS *et al.* (2004), BAIO *et al.* (1998), NASCIMENTO *et al.* (2003), NODA *et al.* (2003) onde os autores vêm observando aspectos da morfometria relacionados à sua fisiologia, ciclos coloniais, comportamento reprodutivo, coloração do corpo e evolução.

O objetivo deste estudo é aumentar o conhecimento sobre a biologia de *Angiopolybia pallens* através da verificação da existência de polimorfismo entre as castas, quantificar o grau de diferenciação e determinar quais os caracteres responsáveis pela discriminação das castas em diferentes fases do ciclo de desenvolvimento.

MATERIAL E MÉTODOS

Para a análise morfológica de castas de *Angiopolybia pallens*, foram utilizadas 4 colônias coletadas em 16/03/2003 e 27/06/2003 em dois municípios baianos, Ilhéus (14°

47° S e 39° 03' W Gr) e Vera Cruz (12° 58' S; 38° 36' W Gr); ambos localizados em áreas de Mata Tropical Úmida, apresentando clima úmido (CEI, 1993 e 1994). No total, foram utilizadas 587 fêmeas sendo todos os 255 espécimes de uma colônia em estabelecimento com 0,4 períodos (padrão RICHARDS & RICHARDS, 1951); 147 (24% da população) de uma colônia no fim da fase madura e início da pré-enxameagem (devido à presença de apenas dois machos), com 1,6 períodos; 86 (15% da população) de uma colônia em pré-enxameagem com 4,3 períodos e 99 indivíduos (10% da população) de uma colônia em fase final de pré-enxameagem (devido a presença de outros insetos no interior das células, algumas pupas mumificadas, muitas células vazias e muitas rainhas) com 5,3 períodos.

A coleta das colônias foi feita com auxílio de sacos plásticos e todas as vespas capturadas foram fixadas em solução de Dietrich. Para analisar a diferenciação das castas, foram usados 22 caracteres mensuráveis mais a contagem do número de hâmulos nas fêmeas escolhidas ao acaso. Esses caracteres utilizados foram propostos e testados por SAKAGAMI *et al.* (1996) e amplamente utilizados pela comunidade científica, representando de forma satisfatória as características ligadas às castas. Os caracteres mensurados foram medidos em lupa binocular conforme ilustração de SHIMA *et al.*, (1994).

Foram medidos a Largura da cabeça (LC), Comprimento da cabeça (CC), Distância máxima interorbital (DMI), Distância mínima interorbital (DmI), Largura da gena (LG), Largura do olho (LO), Largura do pronoto (LP), Largura do mesoscuto (LM), Comprimento do mesoscuto (CM), Comprimento do mesoscutelo (CMe), Comprimento do metanoto (CMt), Altura do mesosoma (AME), Comprimento do mesosoma (CME), Comprimento do propódeo (CP), Altura do gáster (AG), Comprimento do 1º tergito gastral (CT₁), Altura apical do 1º tergito (AAT₁), Altura basal do 1º tergito (ABT₁), Comprimento do 2º tergito gastral (CT₂), Largura apical do 2º tergito (LAT₂), Largura basal do 2º tergito (LBT₂), Comprimento da asa (CA) e Número de hâmulos (NH).

Os dados morfométricos obtidos em unidades oculares foram convertidos em milímetros para realização da análise estatística. Os dados da contagem do número de hâmulos, por não se tratar de caráter mensurável, foram multiplicados pelo fator de correção 0,04.

Para analisar as diferenças dos vários caracteres mensurados os dados foram submetidos à análise multivariada pela técnica de análise discriminante canônica (RAO, 1973) e distância generalizada de Mahalanobis (ANDERSON, 1958) através do programa STATISTICA 2002, versão 6.0. Para a análise de variância entre as médias dos caracteres das castas, utilizamos o programa estatístico SAS - Statistical Analysis System - (Sas Institute Inc., 2000) com aplicação do teste de Tukey com 5% de probabilidade.

Foram examinados também alguns caracteres anatômicos como: desenvolvimento do ovário e conteúdo da espermateca (para diferenciação das castas) e, para o estabelecimento do padrão progressivo de desenvolvimento ovariano, após dissecação sob lupa binocular com câmera clara, foram desenhados os tipos de ovários que caracterizam cada classe de fêmeas, de acordo com o método classificatório de RICHARDS (1971), no qual as fêmeas podem ser rainhas, intermediárias e operárias, e identificamos com as letras A, B, C e D.

A presença de espermatozóides na espermateca foi evidenciada pela coloração amarelada da estrutura e pela sua opacidade, enquanto que a sua ausência foi identificada pela total transparência da espermateca. Em caso de dúvida, a espermateca era colocada entre lâminas contendo álcool 70% + glicerina, numa proporção 1:1 e esmagada. A estrutura era observada no microscópio e a presença de espermatozóides identificada pela presença de um emaranhado de fios.

Para determinar a idade relativa das colônias de *A. pallens* foram estabelecidos padrões de acordo com a presença de imaturos (ovos, larvas e pupas), adultos (machos e fêmeas) e contagem do número de mecônios (restos fecais deixados pelas pré-pupas) nas células para determinar o número de gerações já produzidas.

Com os dados gerados pela análise estatística para cada colônia, foi possível a montagem de tabelas com: **Operárias** (apenas os indivíduos com padrão de desenvolvimento ovariano A), **Intermediárias** (espécimes com padrões B e C não inseminadas) e **Rainhas** (padrões C e D inseminadas). Da mesma forma, montamos uma tabela com os cálculos das Distâncias Generalizadas de Mahalanobis e as equações das variáveis canônicas (CAN_1 e CAN_2).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Em todas as quatro colônias examinadas, o padrão de desenvolvimento ovariano apresentou 4 classes bem definidas, A, B, C e D. Na Figura 1 podemos observar que os ovários com padrão A, apresentaram os ovariolos de forma filamentosos; os ovários B, ovariolos com oocitos em início de desenvolvimento; o padrão C, ovariolos ligeiramente alargados e oocitos em fase final de vitelogênese e nos ovários D, ovariolos bem desenvolvidos com oocitos maduros semelhante aos ovos. As fêmeas com padrão de desenvolvimento ovariano A foram classificadas como operárias; todas as fêmeas com padrão de desenvolvimento B e as C não fecundadas, como intermediárias e, as C fertilizadas e D como rainhas. Vale salientar que todas as fêmeas D estavam fecundadas.

Esse desenvolvimento ovariano, desde filamentosos a muito desenvolvido, foi observado em *Charterginus fulvus*, *Leipomeles dorsata*, *Nectarinella championi* e *Angiopolybia pallens* (NOOL *et al.*, 2004); *Brachygastra lecheguana*, *Polybia (Trichothorax) ignobilis* e *Polybia (Trichothorax) sericea* (SHIMA, 1991), *Polybia vespiceps* (SHIMA-MACHADO, 1983), *Polybia exigua* (SIMÕES, 1977) e *Brachygastra augusti* (BAIO, 2002), entre outras espécies.

A frequência de fêmeas inseminadas e não inseminadas das colônias de *A. pallens* de acordo com o desenvolvimento ovariano (A, B, C e D) pode ser observada na Tabela 1. Através desta tabela podemos notar certa equivalência no percentual de rainhas com ovários tipo D mesmo as colônias estando em fases reprodutivas diferentes (Tabela 2). Da mesma forma, podemos observar que as rainhas das colônias 1, 2 e 3, com padrão ovariano C, também apresentaram uma equivalência percentual. Para a colônia 4, que apresentou um percentual elevado de rainhas C em relação às demais, observamos que talvez pelo fato da colônia se encontrar em um estado adiantado de pré-enxameagem (devido a grande quantidade de machos, presença de outros insetos no interior das células, algumas pupas mumificadas e muitas células vazias), a produção de rainhas tenha se intensificado pelo fato das fêmeas da classe C apresentarem-se fisiologicamente receptivas à copulação. Os resultados encontrados contrariam a sugestão de STRASSMANN *et al.* (1998), segundo a qual há uma redução do número de rainhas quando a produção de sexuais se aproxima.

NOLL *et al.* (2004), observou um percentual um pouco maior de fêmeas inseminadas de *A. pallens* (18%) em uma colônia na fase madura quando comparado com os nossos resultados: 13,73% (colônia 1), 12,92% (colônia 2), 11,63% (colônia 3) e um pouco inferior quando comparado com a colônia 4 (22,22%).

SHIMA (1991) observou frequências de fêmeas inseminadas inferiores às exibidas por *A. pallens* em amostras de *Brachygastra lecheguana* (0,7%), *Polybia* (*Trichothorax*) *ignobilis* (7,7%) e *Polybia* (*Trichothorax*) *sericea* (7,7%). Da mesma forma, MACHADO (1977) observou frequências inferiores em 6 colônias de *Protopolybia pumila* em diferentes fases de desenvolvimento (0,6%, 7,4%, 2,6%, 1,2%, 1,9% e 0,7%), MACHADO (1984) em 6 das 9 colônias em diferentes fases de desenvolvimento de *Polybia* (*Myrapetra*) *paulista* (6,1%, 3,2%, 6,9%, 1%, 0,9% e 1,2%), HOFLING & MACHADO (1985) em 7 colônias de *Polybia ignobilis*, também em diferentes fases de desenvolvimento (6%, 3%, 2,5%, 1,6%, 0,9%, 0,4% e 0,3%).

NODA *et al.* (2003) sugere que o desenvolvimento ovariano em operárias pode ser mais flexível em algumas fases do ciclo colonial de *Synoecca cyanea* como em outras espécies. De fato, podemos observar que há uma variação na percentagem das fêmeas não inseminadas de *A. pallens* enquanto que certo equilíbrio é mantido nas classes C inseminada e D (Tabelas 1 e 2). Ao contrário do verificado em algumas *Polybia* (NOLL & ZUCCHI, 2000) e *Chartergus globiventris* e *Protopolybia exigua* (NOLL & ZUCCHI, 2002), não observamos em *A. pallens* uma diminuição do número de rainhas de acordo com as fases do desenvolvimento colonial, pelo menos em termos percentuais.

Tabela 1. Frequência de fêmeas não inseminadas e inseminadas de acordo com os padrões ovarianos de 4 colônias de *A. pallens*.

Colônias	Fêmeas não inseminadas				Fêmeas inseminadas			
	Padrões ovarianos				Padrões ovarianos			
	A	B	C	D	A	B	C	D
01	75 29,41%	24 9,41%	121 47,45%	00 00,00%	00 00,00%	00 00,00%	27 10,59%	8 3,14%
02	62 42,18%	31 21,09%	35 23,81%	00 00,00%	00 00,00%	00 00,00%	13 8,84%	6 4,08%
03	16 18,60%	17 19,77%	43 50,00%	00 00,00%	00 00,00%	00 00,00%	8 9,30%	2 2,33%
04	30 30,30%	32 32,32%	15 15,15%	00 00,00%	00 00,00%	00 00,00%	18 18,18%	4 4,04%

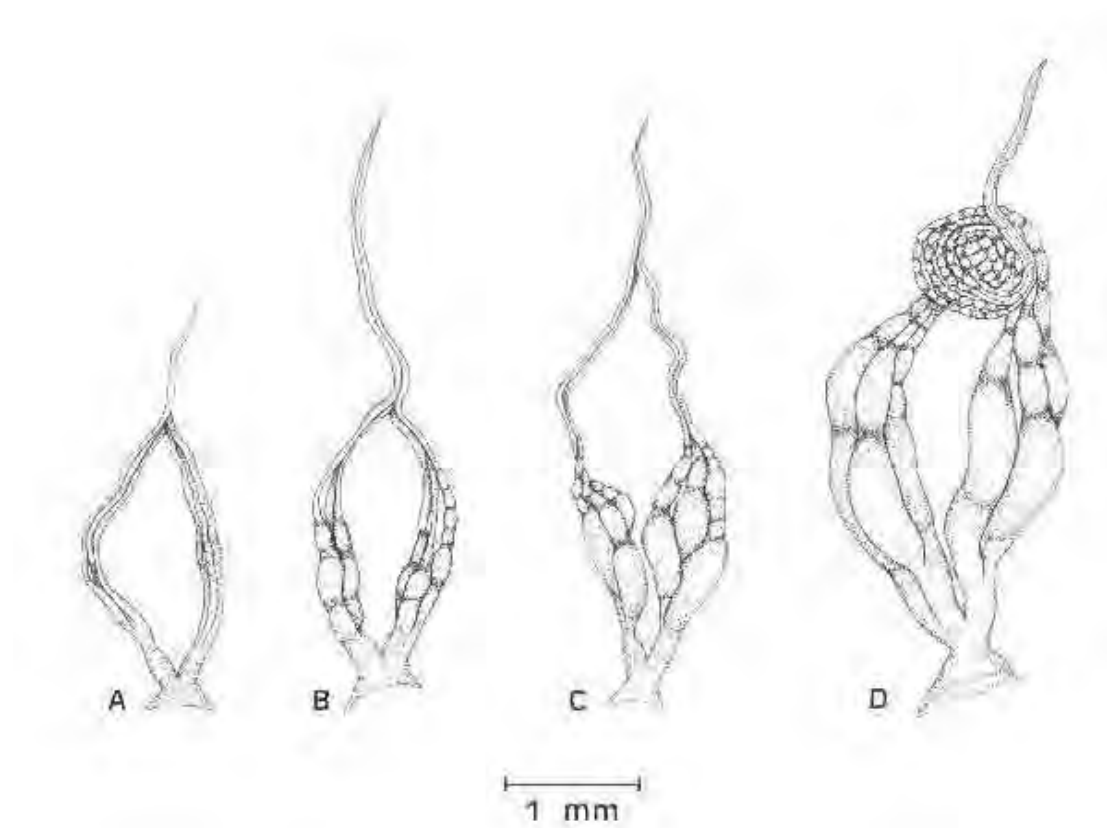


Figura 1. Padrões de desenvolvimento ovariano encontrados nas fêmeas de *Angiopolybia pallens* analisadas. A – não desenvolvido (operárias), B – em início de desenvolvimento (intermediárias), C – moderadamente desenvolvido (intermediárias e rainhas) e D – muito desenvolvido (rainhas).

Tabela 2. Características gerais dos ninhos de 4 colônias de *A. pallens*.

Colônias	Idade relativa	n°. Favos	Ovos	Larvas	Pré-pupas	Pupas	Machos	Total fêmeas
01	0,4	1	23	20	00	00	00 0,00%	255
02	1,6	5	652	950	164	493	02 0,33%	611
03	4,3	5	428	635	124	371	44 6,62%	621
04	5,3	8	418	524	25	417	60 6,26%	959

A grande variação na frequência das castas de vespas divulgadas na literatura é interpretada por alguns autores, baseados em SIMÕES (1977), como sendo biologicamente explicado pelo papel que cada classe desempenha na colônia e que, à medida que suas funções de trabalho são alteradas, o exemplar muda de casta. Para

outros, isso é um processo transitório próprio do ciclo biológico de cada espécie onde o número de rainhas é alterado conforme o desenvolvimento do ciclo colonial, o que é convencionalmente chamado de oligoginia cíclica, ou seja, alternância entre alto e baixo número de rainhas (WEST-EBERHARD, 1978; QUELLER *et al.*, 1993).

As figuras 2 e 3 foram construídas a partir das equações abaixo que foram assim formadas: valor do coeficiente bruto do caráter 1 (caráter 1 – média total do caráter 1) + valor do coeficiente bruto do caráter 2 (caráter 2 – média total do caráter 2) e assim sucessivamente até o 23º caráter.

Colônia 1

$$\begin{aligned} \text{CAN}_1 = & 3,49 (\text{LC} - 2,26) - 1,87 (\text{CC} - 2,04) - 4,66 (\text{DMI} - 1,91) + 8,24 (\text{DmI} - 0,95) - \\ & 5,87 (\text{LG} - 0,35) - 9,49 (\text{LO} - 0,63) - 5,01 (\text{LP} - 1,68) - 3,19 (\text{LM} - 1,46) + 8,11 \\ & (\text{CM} - 1,50) - 14,35 (\text{CMe} - 0,51) - 14,28 (\text{CMt} - 0,32) - 1,17 (\text{AME} - 2,14) + \\ & 4,44 (\text{CME} - 3,19) + 9,79 (\text{CP} - 1,10) - 6,74 (\text{MAS} - 2,01) + 2,93 (\text{CT1} - 1,95) + \\ & 3,88 (\text{AAT1} - 0,62) - 7,83 (\text{ABT1} - 0,38) - 0,29 (\text{CT2} - 1,56) - 6,12 (\text{LAT2} - \\ & 1,99) + 20,17 (\text{LBT2} - 0,85) + 2,92 (\text{NH} - 7,41) - 3,28 (\text{CA} - 3,52) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{CAN}_2 = & 2,05 (\text{LC} - 2,26) + 2,31 (\text{CC} - 2,04) + 10,15 (\text{DMI} - 1,91) - 8,41 (\text{DmI} - 0,95) \\ & - 2,58 (\text{LG} - 0,35) - 4,42 (\text{LO} - 0,63) - 3,20 (\text{LP} - 1,68) - 2,67 (\text{LM} - 1,46) - \\ & 2,58 (\text{CM} - 1,50) - 23,73 (\text{CMe} - 0,51) - 1,39 (\text{CMt} - 0,32) - 0,76 (\text{AME} - 2,14) \\ & - 1,56 (\text{CME} - 3,19) - 6,09 (\text{CP} - 1,10) + 1,52 (\text{MAS} - 2,01) + 0,33 (\text{CT1} - 1,95) \\ & - 1,76 (\text{AAT1} - 0,62) - 6,50 (\text{ABT1} - 0,38) - 4,65 (\text{CT2} - 1,56) + 8,84 (\text{LAT2} - \\ & 1,99) - 16,06 (\text{LBT2} - 0,85) - 1,88 (\text{NH} - 7,41) + 1,58 (\text{CA} - 3,52) \end{aligned}$$

Colônia 2

$$\begin{aligned} \text{CAN}_1 = & 7,05 (\text{LC} - 2,27) + 10,12 (\text{CC} - 2,10) - 5,49 (\text{DMI} - 1,91) - 5,26 (\text{DmI} - 0,96) \\ & - 7,52 (\text{LG} - 0,35) - 10,73 (\text{LO} - 0,62) + 7,94 (\text{LP} - 1,77) + 8,65 (\text{LM} - 1,47) + \\ & 5,39 (\text{CM} - 1,49) - 14,59 (\text{CMe} - 0,52) + 8,72 (\text{CMt} - 0,31) - 21,29 (\text{AME} - 2,26) \\ & + 0,74 (\text{CME} - 3,23) - 0,12 (\text{CP} - 1,14) + 3,28 (\text{MAS} - 2,01) + 5,14 (\text{CT1} - 2,04) \\ & + 2,75 (\text{AAT1} - 0,63) + 3,70 (\text{ABT1} - 0,40) - 3,93 (\text{CT2} - 1,64) + 4,96 (\text{LAT2} - \\ & 2,00) - 14,42 (\text{LBT2} - 0,89) - 15,57 (\text{NH} - 7,56) - 1,94 (\text{CA} - 3,47) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{CAN}_2 = & - 0,11 (\text{LC} - 2,27) - 0,22 (\text{CC} - 2,10) + 0,24 (\text{DMI} - 1,91) + 0,33 (\text{DmI} - 0,96) \\ & - 0,22 (\text{LG} - 0,35) + 0,21 (\text{LO} - 0,62) + 0,33 (\text{LP} - 1,77) - 0,18 (\text{LM} - 1,47) - \\ & 0,27 (\text{CM} - 1,49) + 0,05 (\text{CMe} - 0,52) - 0,25 (\text{CMt} - 0,31) + 0,19 (\text{AME} - 2,26) + \\ & 0,16 (\text{CME} - 3,23) - 0,43 (\text{CP} - 1,14) + 0,40 (\text{MAS} - 2,01) - 0,35 (\text{CT1} - 2,04) - \\ & 0,30 (\text{AAT1} - 0,63) + 0,06 (\text{ABT1} - 0,40) - 0,49 (\text{CT2} - 1,64) - 0,09 (\text{LAT2} - \\ & 2,00) + 0,09 (\text{LBT2} - 0,89) + 0,19 (\text{NH} - 7,56) + 0,58 (\text{CA} - 3,47) \end{aligned}$$

Colônia 3

$$\begin{aligned} \text{CAN}_1 = & -4,64 (\text{LC} - 2,32) - 3,34 (\text{CC} - 2,10) + 9,99 (\text{DMI} - 1,93) - 5,99 (\text{DmI} - 0,97) \\ & - 15,45 (\text{LG} - 0,36) - 22,98 (\text{LO} - 0,63) - 1,68 (\text{LP} - 1,75) - 1,01 (\text{LM} - 1,54) + \\ & 0,86 (\text{CM} - 1,54) + 5,49 (\text{CMe} - 0,53) + 4,80 (\text{CMt} - 0,33) - 2,68 (\text{AME} - 2,30) + \\ & 0,01 (\text{CME} - 3,31) + 12,11 (\text{CP} - 1,15) - 3,36 (\text{MAS} - 2,07) - 1,02 (\text{CT1} - 2,00) \\ & - 8,32 (\text{AAT1} - 0,64) + 18,34 (\text{ABT1} - 0,38) - 1,20 (\text{CT2} - 1,62) - 2,05 (\text{LAT2} - \\ & 2,09) - 5,21 (\text{LBT2} - 0,88) + 11,57 (\text{NH} - 7,66) - 1,64 (\text{CA} - 3,70) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{CAN}_2 = & -4,13 (\text{LC} - 2,32) + 2,09 (\text{CC} - 2,10) - 5,47 (\text{DMI} - 1,93) + 11,20 (\text{DmI} - \\ & 0,97) + 8,31 (\text{LG} - 0,36) + 2,16 (\text{LO} - 0,63) - 1,62 (\text{LP} - 1,75) - 26,23 (\text{LM} - \\ & 1,54) + 13,65 (\text{CM} - 1,54) - 6,72 (\text{CMe} - 0,53) + 17,62 (\text{CMt} - 0,33) + 16,44 \\ & (\text{AME} - 2,30) - 1,56 (\text{CME} - 3,31) + 13,26 (\text{CP} - 1,15) + 0,02 (\text{MAS} - 2,07) + \\ & 5,76 (\text{CT1} - 2,00) - 15,56 (\text{AAT1} - 0,64) - 17,66 (\text{ABT1} - 0,38) - 2,52 (\text{CT2} - \\ & 1,62) - 1,01 (\text{LAT2} - 2,09) + 7,74 (\text{LBT2} - 0,88) - 2,50 (\text{NH} - 7,66) - 3,18 (\text{CA} - \\ & 3,70) \end{aligned}$$

Colônia 4

$$\begin{aligned} \text{CAN}_1 \text{ N}_5 = & -3,65 (\text{LC} - 2,35) - 4,21 (\text{CC} - 2,15) - 16,48 (\text{DMI} - 1,96) + 20,87 (\text{DmI} - \\ & 0,98) - 5,70 (\text{LG} - 0,36) + 10,90 (\text{LO} - 0,64) + 2,83 (\text{LP} - 1,79) + 17,68 (\text{LM} - \\ & 1,56) - 1,78 (\text{CM} - 1,56) - 13,54 (\text{CMe} - 0,55) + 12,78 (\text{CMt} - 0,33) + 9,90 (\text{AME} \\ & - 2,33) + 1,13 (\text{CME} - 3,34) - 11,46 (\text{CP} - 1,16) + 0,97 (\text{MAS} - 2,07) - 4,21 \\ & (\text{CT1} - 2,05) + 12,13 (\text{AAT1} - 0,65) + 20,95 (\text{ABT1} - 0,38) - 1,90 (\text{CT2} - 1,71) \\ & + 4,40 (\text{LAT2} - 2,12) - 16,10 (\text{LBT2} - 0,91) - 2,80 (\text{NH} - 7,85) - 1,02 (\text{CA} - \\ & 3,72) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{CAN}_2 \text{ N}_5 = & -1,74 (\text{LC} - 2,35) - 7,92 (\text{CC} - 2,15) - 11,03 (\text{DMI} - 1,96) + 11,32 (\text{DmI} - \\ & 0,98) + 21,19 (\text{LG} - 0,36) - 22,60 (\text{LO} - 0,64) + 2,02 (\text{LP} - 1,79) - 9,56 (\text{LM} - \\ & 1,56) - 8,89 (\text{CM} - 1,56) + 6,49 (\text{CMe} - 0,55) + 18,30 (\text{CMt} - 0,33) + 0,18 (\text{AME} \\ & - 2,33) + 2,94 (\text{CME} - 3,34) + 3,77 (\text{CP} - 1,16) - 0,44 (\text{MAS} - 2,07) - 2,89 (\text{CT1} \\ & - 2,05) + 4,64 (\text{AAT1} - 0,65) + 19,42 (\text{ABT1} - 0,38) + 3,05 (\text{CT2} - 1,71) - 4,76 \\ & (\text{LAT2} - 2,12) + 3,20 (\text{LBT2} - 0,91) - 3,44 (\text{NH} - 7,85) + 5,94 (\text{CA} - 3,72) \end{aligned}$$

As Figuras 2 e 3 mostram que não houve uma perfeita separação das castas de *A. pallens*, principalmente nas colônias 1 e 2. Na colônia 1 as intermediárias e operárias apresentaram uma distribuição mais centralizada tanto nos valores de CAN_1 como nos valores de CAN_2 , semelhante ao encontrado na colônia 2, enquanto que as rainhas se posicionaram mais próximo dos menores valores de CAN_1 e CAN_2 na colônia 1 e dos maiores valores de CAN_1 e próximo a região central na colônia 2. As colônias 3 e 4 apresentaram uma distribuição menos confusa das castas nos eixos X e Y dos gráficos. Na colônia 3 observamos uma maior concentração das rainhas no primeiro quadrante, ou seja, nos valores mais altos de CAN_2 , mesma região ocupada por um grande grupo

de intermediárias, enquanto que na colônia 4 as rainhas se aproximaram dos valores mais elevados de CAN_1 , as operárias nos maiores valores de CAN_2 e as intermediárias na região central de CAN_1 e inferior de CAN_2 .

Os resultados indicam que, com exceção de alguns grupos que se diferenciaram destacando-se do resto do grupo, o restante das castas não apresentaram uma perfeita diferenciação uma vez que, houve a formação de um grupo relativamente homogêneo em cada colônia, independentemente da fase de seu ciclo de desenvolvimento. Dessa forma, *A. pallens* pode ser classificada como tendo um baixo grau de diferenciação entre as castas, assemelhando-se com *Polybia sericea* (SHIMA, 1991), *Polybia occidentalis*, *Polybia paulista*, *Polybia scutellaris* (NOLL, 1996), *Parachartergus smithii* (MATHEUS *et al.*, 1997), *Brachygastra bilineolata*, *Pseudopolybia compressa* morph *laticincta* (RICHARDS, 1978) e *Brachygastra lecheguana* (BAIO, 2002) porém, estudos preliminares indicam que quando separamos a casta das rainhas em 2 grupos diferentes, rainhas com padrão ovariano C e rainhas com padrão ovariano D, esse último grupo apresenta-se destacado dos demais mostrando que essas rainhas são morfologicamente maiores.

Na Tabela 3 listamos os caracteres que mais contribuíram para a determinação da primeira e segunda variável canônica (CAN_1 e CAN_2). Os resultados evidenciam que para a colônia 1 (em estabelecimento), os caracteres mais importantes para a determinação de CAN_1 e CAN_2 foram sobretudo a altura do gaster (AG), a largura basal, apical e o comprimento do segundo tergito gastral (LBT II, LAT II, CT₂ respectivamente). Nas colônias 2 e 4 houve uma destacada colaboração da altura do mesosoma (AME) e comprimento da asa (CA) para formação de CAN_1 e CAN_2 respectivamente. Para a colônia 3, o comprimento do propódeo (CP) foi o mais importante para a determinação de CAN_1 enquanto que a largura do mesoscuto (LM) e altura do mesosoma (AME), foram as que mais contribuíram para a determinação de CAN_2 . Uma análise mais apurada da tabela nos permite concluir que os caracteres ligados ao gáster, influenciam de forma decisiva para diferenciação entre as castas de *A. pallens* quando a colônia encontra-se na fase inicial do ciclo de desenvolvimento enquanto que para as demais fases do ciclo são os caracteres ligados à cabeça e mesosoma.

O conjunto dos caracteres que mais contribuem para a determinação da primeira e segunda variáveis canônicas das vespas sociais nem sempre são iguais nas diferentes espécies e mesmo entre colônias de uma mesma espécie em fases diferentes de desenvolvimento. Tal fato é observado em colônias de *Brachygastra augusti* (BAIO, 2002), *Brachygastra lecheguana*, *Polybia (Trichothorax) ignobilis* e *Polybia (Trichothorax) sericea* (SHIMA, 1991). Esse fato nos faz crer que inferências feitas sobre apenas uma colônia não podem ser generalizadas para a espécie como um todo e sim para a fase de desenvolvimento na qual a espécie analisada se encontra. No caso de *A. pallens*, observamos que dos 8 caracteres morfométricos tomados por NOLL *et al.* (2004), largura da cabeça (LC); distância mínima interorbital (DMI); comprimento do primeiro tergito gastral (CT₁); altura basal do primeiro tergito gastral (ABT₁); largura

Tabela 3. Caracteres morfométricos mais importantes para determinar a primeira (CAN₁) e a segunda (CAN₂) variáveis canônicas de 4 colônias de *A. pallens*.

Colônias / Idade relativa	Variáveis canônicas	Caracteres
01 (0,4 períodos)	CAN ₁	AG (-0,75), LBT₂ (0,67), LAT₂ (-0,56), CME (0,56)
	CAN ₂	LAT₂ (0,81), LBT₂ (-0,53), DMI (0,52), CT₂ (-0,50)
02 (1,6 períodos)	CAN ₁	AME (-1,25), LP (0,51), CC (0,49), NH (-0,43)
	CAN ₂	CA (0,58), CT₂ (-0,49), CP (-0,43), AG (0,40)
03 (4,3 períodos)	CAN ₁	CP (0,50), DMI (0,45), LO (-0,43), AG (-0,43)
	CAN ₂	LM (-1,20), AME (1,12), CM (0,65), CP (0,54)
04 (5,3 períodos)	CAN ₁	AME (0,99), DMI (-0,92), LM (0,85), CP (-0,79)
	CAN ₂	CA (0,76), DMI (-0,62), LG (0,51), CM (-0,48)

Os caracteres considerados mais discriminantes são aqueles cujos valores dos coeficientes padronizados são os mais altos, independentemente do sinal.

do mesoscuto (LM); comprimento do mesoscuto (CM); largura basal do segundo tergito gastral (LBT₂) e comprimento da asa (CA), os 4 primeiros não apresentaram importância para a determinação de CAN₁ e CAN₂ em nosso estudo, em contra partida caracteres como altura do gaster (AG), largura basal do segundo tergito gastral (LBT₂), altura do mesosoma (AME), distância máxima interorbital (DMI), entre outras, que

foram importantes para determinação das variáveis canônicas neste estudo, não foram utilizadas por NOLL *et al.* (2004). Isso sugere que uma melhor avaliação quanto aos caracteres mensurados deve ser feita quando não se tem certeza de sua importância para a diferenciação das castas. Na dúvida, o ideal é a tomada das 23 medidas ou do maior número delas.

Uma análise das Tabelas 4 a 7 e das Figuras 4 a 7 mostra que a razão das médias entre as castas da maioria dos caracteres mensurados é superior ou igual a 1 em todas as fases de desenvolvimento das colônias. Esses resultados evidenciam um gradativo acréscimo de tamanho a medida que se processa o desenvolvimento ovariano de *A. pallens*, marcadamente superior na colônia 1 (em estabelecimento) que apresentou os maiores quocientes, indicando ser essa fase caracterizada pela maior diferenciação entre as castas.

Todas as razões das médias dos 23 caracteres mensurados da colônia 1, entre rainhas e intermediárias (R/I) e rainhas e operárias (R/O), apresentaram valores superior a 1, enquanto que nas demais colônias identificamos 12 e 12 para a colônia 2, 18 e 21 para a colônia 3 e 18 e 13 para a colônia 4, com médias superior a 1. Para as razões entre intermediárias e operárias (I/O), observamos também uma maior quantidade de valores superiores a 1 (15, 5, 19, e 13, respectivamente para as colônias de 1 a 4) em relação aos valores inferiores a 1 (2, 5, 2 e 3, respectivamente para as colônias de 1 a 4) porém, uma maior aproximação entre essas duas castas do que as verificadas em relação às rainhas em relação a essas. Vale salientar que apesar das diferenças numéricas verificadas, entre as razões das médias dos caracteres das castas de *A. pallens*, esses valores não foram superiores a 1,06 ou inferiores a 0,97 (menos de 10% de diferença entre as castas); na sua absoluta maioria estão entre 0,99 a 1,01. Estes resultados se assemelham aos encontrados em *Brachygastra lecheguana* (SHIMA *et al.*, 2000), *Pseudopolybia vespiceps* (SHIMA *et al.*, 1998), *Agelaia vicina* (SAKAGAMI *et al.*, 1996), *Parachartergus smithii* (MATEUS *et al.* 1997), *Parachartergus fraternus* (MATEUS *et al.* 2004).

O teste de Mahalanobis que mede a distância generalizada entre dois grupos ou classes e possibilita o conhecimento, em termos numéricos, do quanto as classes se distanciam ou se aproximam umas das outras, nos revela através da Tabela 8 que operárias e intermediárias e intermediárias e operárias da colônia 1 diferiram entre si

significativamente ao nível de 1% de probabilidade, rainhas e operárias das colônias 2 e 4 apresentaram 5% de probabilidade de diferenciação e a colônia 3 não apresentou resultados estatisticamente diferentes. A colônia 1, em fase de estabelecimento, confirma que os maiores quocientes encontrados nas razões das médias dos caracteres mensurados foram importantes para o alto grau de significância entre suas castas ao passo que as demais colônias, em fase de pré-enxameagem, apresentaram uma leve (Colônias 2 e 4) ou nula (colônia 3) diferenciação entre as castas.

As comparações estatísticas pelo teste de Tukey (Tabela 9) entre as castas de *A. pallens* revelou que a média dos caracteres mensurados se diferenciam em nível de 5% de probabilidade, principalmente nas colônias 1 e 3. Conforme tendência já observada para as razões das médias e distância generalizada de Mahalanobis, notamos que a grande maioria das significâncias estatísticas ocorreram entre rainhas e operárias. Para a colônia 1, apenas quatro caracteres não se diferenciaram entre rainhas e operárias (LG, AAT1, ABT1 e NH), nove caracteres foram considerados estatisticamente diferentes entre rainhas e intermediárias e apenas um (AG) entre intermediárias e operárias; na colônia 2, apenas a altura do gaster apresentou diferença entre rainhas e operárias; na colônia 3 encontramos onze caracteres com diferenças significativas entre rainhas e operárias, dois entre intermediárias e operárias e dez não se diferenciaram; e finalmente, na colônia 4, seis caracteres se diferenciaram estatisticamente sendo entre rainhas e operárias e um entre rainhas e intermediárias. Assim, apesar de morfologicamente iguais a olho nu, *A. pallens* apresenta diferenças morfométricas significativas entre suas castas, principalmente na fase de estabelecimento da colônia.

Os resultados encontrados em três das quatro colônias (1, 3 e 4) diferem dos verificados por NOLL *et al.* (2004), cujos autores não verificaram diferenças estatísticas entre as castas de *A. pallens*. Levando-se em consideração que as colônias apresentaram variações de significância entre as castas em função do seu ciclo de desenvolvimento, acreditamos que as diferenças entre os resultados daqueles autores e os nossos possam estar relacionados a este fato, mesmo porque a colônia dois do nosso estudo apresentou suas castas morfometricamente semelhantes em 22 dos 23 caracteres mensurados.

Buscando explicações para a diferenciação mais acentuada das castas na colônia 1, montamos a Tabela 9 com as razões das médias das castas entre a colônia 1 e as demais. A tabela nos mostra que a colônia 1 apresenta-se morfometricamente menor

que as demais pois, na maioria absoluta das vezes, apresentou caracteres anatômicos menores. Observamos também que as diferenças tornaram-se mais acentuadas à medida que a idade relativa das demais colônias aumentava, destacando-se como mais relevantes a altura do mesosoma (AME) e o comprimento do segundo tergito gastral (CT₂) principalmente quando relacionados às colônias 3 e 4.

Acreditamos que essas diferenças morfométricas estejam ligadas à fase de desenvolvimento das colônias, pois, na fase de estabelecimento, a colônia está submetida a certas instabilidades por estar desprotegida e ao mesmo tempo submetida a uma alta carga de trabalho para construção do invólucro do ninho e dos favos, portanto sujeitas a um maior grau de “stress”. Em contrapartida, as colônias que estão em pré-enxameagem, estão relativamente sem trabalho, pois o ninho e os favos estão totalmente construídos e a prole com tendência a diminuição.

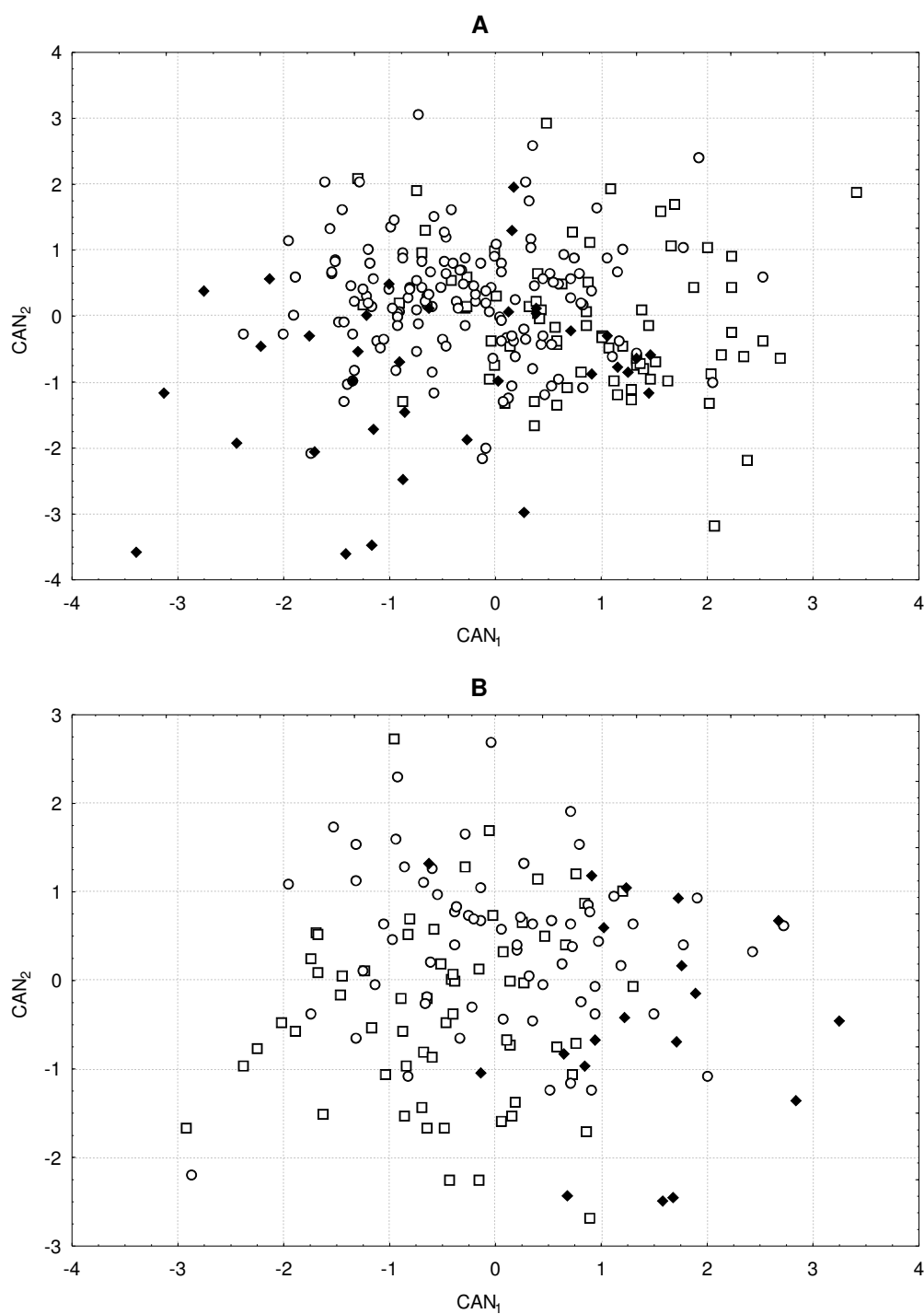


Figura 2. Discriminação de rainhas ($\blacklozenge$), intermediárias ($\circ$) e operárias ($\square$) através da análise discriminante canônica, aplicada em 23 caracteres morfológicos das colônias 1 (A) e 2 (B) de *A. pallens*. As equações para se calcular CAN_1 e CAN_2 são mostradas no texto.

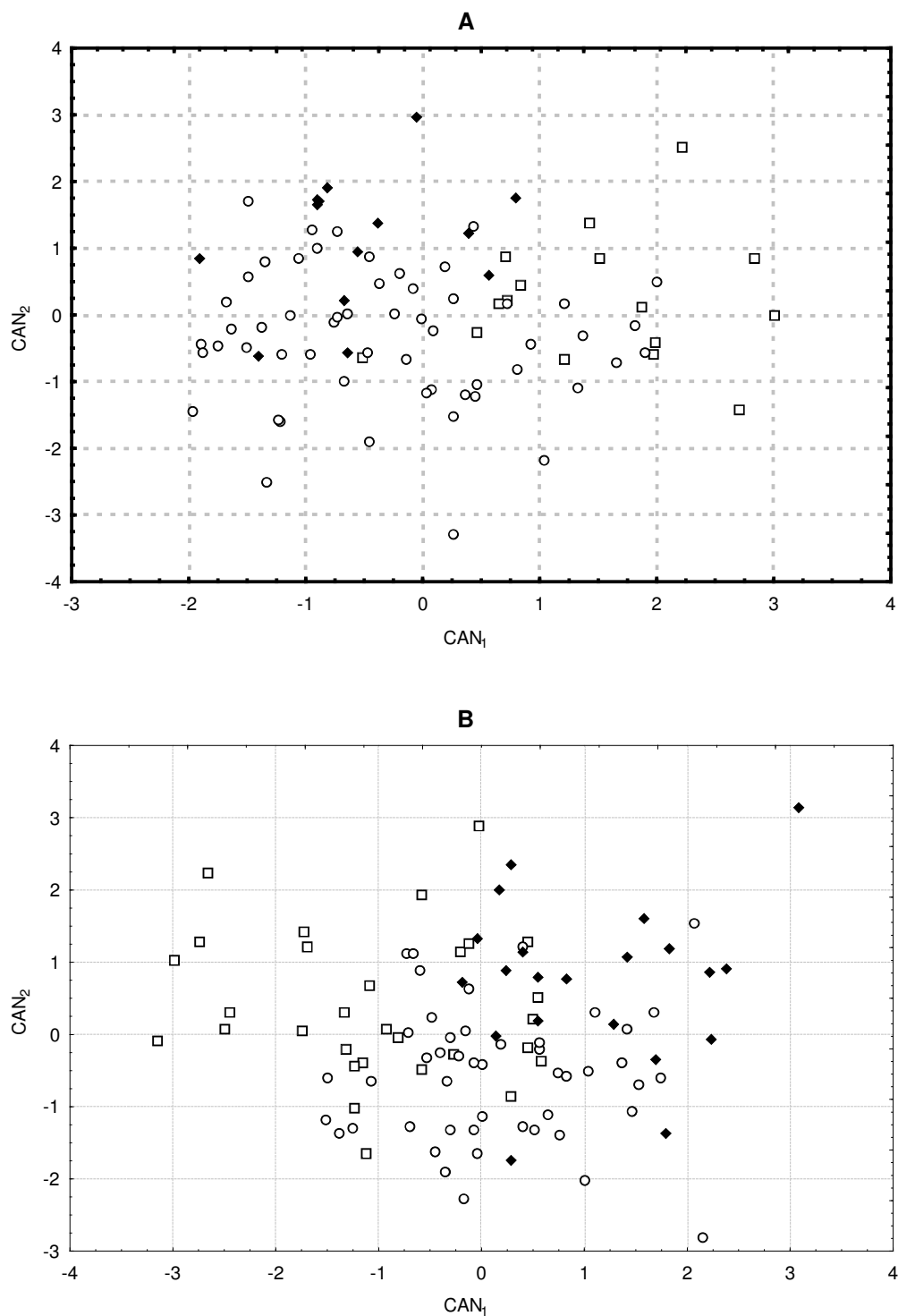


Figura 3. Discriminação de rainhas (◆), intermediárias (O) e operárias (□) através da análise discriminante canônica, aplicada em 23 caracteres morfológicos das colônias 3 (A) e 4 (B) de *A. pallens*. As equações para se calcular CAN₁ e CAN₂ são mostradas no texto.

Tabela 4. Médias, desvios padrões, razões das médias entre ranhas (R), operárias (O) e intermediárias (I) e valores de CAN_1 e CAN_2 dos caracteres mensurados para a discriminação das castas de *Angioptomyza pallens* (colônia I). O significado dos caracteres encontra-se no texto.

Caracteres	Médias e desvios padrões			Razão			CAN_1		CAN_2		
	Ranhas (n = 35)	Intermediárias (n = 145)	Operárias (n = 75)	Total (n = 255)	R/T	R/O	I/O	Padronizado	Bruto	Padronizado	Bruto
Cabeça											
LC	2,29 ± 0,07	2,26 ± 0,06	2,25 ± 0,06	2,26 ± 0,06	1,01	1,02	1,00	0,21	3,49	0,13	2,05
CC	2,06 ± 0,09	2,04 ± 0,07	2,02 ± 0,10	2,04 ± 0,08	1,01	1,02	1,01	-0,16	-1,87	0,19	2,31
DMI	1,92 ± 0,06	1,91 ± 0,05	1,90 ± 0,04	1,91 ± 0,05	1,01	1,01	1,01	-0,24	-4,66	0,52	10,15
Dml	0,96 ± 0,03	0,95 ± 0,03	0,95 ± 0,03	0,95 ± 0,03	1,01	1,01	1,00	0,24	8,24	-0,25	-8,41
LG	0,35 ± 0,03	0,35 ± 0,02	0,34 ± 0,03	0,35 ± 0,03	1,00	1,03	1,03	-0,16	-5,87	-0,07	-2,58
LO	0,64 ± 0,01	0,63 ± 0,03	0,63 ± 0,02	0,63 ± 0,02	1,02	1,02	1,00	-0,22	-9,49	-0,10	-4,42
Mesosoma											
LP	1,73 ± 0,10	1,68 ± 0,07	1,66 ± 0,08	1,68 ± 0,08	1,03	1,04	1,01	-0,40	-5,01	-0,25	-3,20
LM	1,50 ± 0,13	1,46 ± 0,09	1,44 ± 0,05	1,46 ± 0,09	1,03	1,04	1,01	-0,27	-3,19	-0,23	-2,67
CM	1,53 ± 0,07	1,50 ± 0,07	1,49 ± 0,06	1,50 ± 0,07	1,02	1,03	1,01	0,53	8,11	-0,17	-2,58
CMfe	0,53 ± 0,02	0,51 ± 0,01	0,51 ± 0,02	0,51 ± 0,02	1,04	1,04	1,00	-0,23	-14,35	-0,38	-23,73
CMft	0,33 ± 0,02	0,32 ± 0,02	0,32 ± 0,02	0,32 ± 0,02	1,03	1,03	1,00	-0,27	-14,28	-0,03	-1,39
AME	2,19 ± 0,14	2,15 ± 0,11	2,12 ± 0,11	2,14 ± 0,12	1,02	1,03	1,01	-0,14	-1,17	-0,09	-0,76
CME	3,26 ± 0,16	3,18 ± 0,13	3,16 ± 0,11	3,19 ± 0,13	1,03	1,03	1,01	0,56	4,44	-0,20	-1,56
CP	1,11 ± 0,05	1,09 ± 0,04	1,10 ± 0,04	1,10 ± 0,04	1,02	1,01	0,99	0,41	9,79	-0,26	-6,09
Metasoma											
AG	2,06 ± 0,13	2,02 ± 0,10	1,95 ± 0,12	2,01 ± 0,12	1,02	1,06	1,03	-0,75	-6,74	0,17	1,52
CT ₁	1,99 ± 0,09	1,95 ± 0,11	1,94 ± 0,10	1,95 ± 0,10	1,02	1,03	1,01	0,30	2,93	0,03	0,33
AAT ₁	0,63 ± 0,04	0,62 ± 0,03	0,62 ± 0,03	0,62 ± 0,03	1,02	1,02	1,00	0,13	3,88	-0,06	-1,76
ABT ₁	0,38 ± 0,03	0,38 ± 0,03	0,37 ± 0,03	0,38 ± 0,03	1,00	1,03	1,03	-0,22	-7,83	-0,18	-6,50
CT ₂	1,64 ± 0,11	1,56 ± 0,09	1,54 ± 0,13	1,56 ± 0,11	1,05	1,06	1,01	-0,03	-0,29	-0,50	-4,65
LAT ₂	2,03 ± 0,09	2,00 ± 0,09	1,97 ± 0,10	1,99 ± 0,09	1,02	1,03	1,01	-0,56	-6,12	0,81	8,84
LBT ₂	0,86 ± 0,03	0,84 ± 0,03	0,85 ± 0,03	0,85 ± 0,03	1,02	1,01	0,99	0,67	20,17	-0,53	-16,06
Asa											
NH	7,60 ± 0,77	7,41 ± 0,78	7,33 ± 0,64	7,41 ± 0,74	1,03	1,04	1,01	0,09	2,92	-0,06	-1,88
CA	3,61 ± 0,18	3,52 ± 0,14	3,47 ± 0,14	3,52 ± 0,15	1,03	1,04	1,01	-0,47	-3,28	0,22	1,58

Tabela 5. Médias, desvios padrões, razões das médias entre rainhas (R), operárias (O) e intermediárias (I) e valores de CAN_1 e CAN_2 dos caracteres mensurados para a discriminação das castas de *Angioptomyia pallens* (colônia 2). O significado dos caracteres encontra-se no texto.

Caracteres	Médias e desvios padrões			Razão			CAN_1		CAN_2		
	Rainhas (n = 19)	Intermediárias (n = 66)	Operárias (n = 62)	Total (n = 147)	R/I	R/O	I/O	Padronizado	Bruto	Padronizado	Bruto
Cabeça											
LC	2,27 ± 0,04	2,27 ± 0,04	2,26 ± 0,04	2,27 ± 0,04	1,00	1,00	1,00	0,30	7,05	-0,11	-2,69
CC	2,12 ± 0,03	2,10 ± 0,05	2,09 ± 0,05	2,10 ± 0,05	1,01	1,01	1,00	0,49	10,12	-0,22	-4,50
DMI	1,91 ± 0,04	1,91 ± 0,04	1,91 ± 0,04	1,91 ± 0,04	1,00	1,00	1,00	-0,22	-5,49	0,24	5,81
DmI	0,97 ± 0,01	0,96 ± 0,02	0,96 ± 0,02	0,96 ± 0,02	1,01	1,01	1,00	-0,10	-5,26	0,33	17,35
LG	0,36 ± 0,03	0,35 ± 0,03	0,36 ± 0,03	0,35 ± 0,03	1,03	1,00	0,97	-0,22	-7,52	-0,22	-7,50
LO	0,62 ± 0,03	0,62 ± 0,03	0,62 ± 0,03	0,62 ± 0,03	1,00	1,00	1,00	-0,32	-10,73	0,21	7,16
Mesosoma											
LP	1,79 ± 0,06	1,78 ± 0,06	1,76 ± 0,07	1,77 ± 0,07	1,01	1,02	1,01	0,51	7,94	0,33	5,06
LM	1,49 ± 0,05	1,47 ± 0,05	1,47 ± 0,05	1,47 ± 0,05	1,01	1,01	1,00	0,42	8,65	-0,18	-3,81
CM	1,50 ± 0,04	1,49 ± 0,09	1,48 ± 0,04	1,49 ± 0,07	1,01	1,01	1,01	0,36	5,39	-0,27	-3,99
GMe	0,52 ± 0,02	0,52 ± 0,02	0,53 ± 0,02	0,52 ± 0,02	1,00	0,98	0,98	-0,35	-14,39	0,05	2,04
CMr	0,32 ± 0,04	0,31 ± 0,04	0,32 ± 0,04	0,31 ± 0,04	1,03	1,00	0,97	0,33	8,72	-0,25	-6,46
AME	2,26 ± 0,06	2,27 ± 0,06	2,26 ± 0,05	2,26 ± 0,06	1,00	1,00	1,00	-1,25	-21,29	0,19	3,30
CME	3,25 ± 0,09	3,24 ± 0,11	3,22 ± 0,14	3,23 ± 0,12	1,00	1,01	1,01	0,09	0,74	0,16	1,36
CP	1,15 ± 0,03	1,14 ± 0,04	1,14 ± 0,05	1,14 ± 0,04	1,01	1,01	1,00	0,00	-0,12	-0,43	-10,39
Metasoma											
AG	2,05 ± 0,13	2,03 ± 0,11	1,97 ± 0,10	2,01 ± 0,11	1,01	1,04	1,03	0,36	3,28	0,40	3,65
CT ₁	2,06 ± 0,06	2,04 ± 0,08	2,04 ± 0,07	2,04 ± 0,07	1,01	1,01	1,00	0,38	5,14	-0,35	-4,80
AAT ₁	0,64 ± 0,02	0,62 ± 0,03	0,63 ± 0,04	0,63 ± 0,04	1,03	1,02	0,98	0,10	2,75	-0,30	-8,33
ABT ₁	0,40 ± 0,04	0,40 ± 0,04	0,39 ± 0,04	0,40 ± 0,04	1,00	1,03	1,03	0,15	3,70	0,06	1,48
CT ₂	1,63 ± 0,07	1,63 ± 0,10	1,65 ± 0,09	1,64 ± 0,09	1,00	0,99	0,99	-0,36	-3,93	-0,49	-5,30
LAT ₂	2,02 ± 0,07	2,00 ± 0,09	1,99 ± 0,06	2,00 ± 0,08	1,01	1,02	1,00	0,37	4,96	-0,09	-1,25
LBT ₂	0,89 ± 0,03	0,89 ± 0,03	0,89 ± 0,02	0,89 ± 0,03	1,00	1,00	1,00	-0,41	-14,42	0,09	3,17
Asa											
NH	7,37 ± 0,60	7,56 ± 0,68	7,61 ± 0,71	7,56 ± 0,68	0,97	0,97	0,99	-0,43	-15,57	0,19	6,85
CA	3,46 ± 0,11	3,48 ± 0,10	3,46 ± 0,09	3,47 ± 0,09	0,99	1,00	1,01	-0,18	-1,94	0,58	6,17

Tabela 6. Médias, desvios padrões, razões das médias entre ramhas (R), operárias (O) e intermediárias (I) e valores de CAN_1 e CAN_2 dos caracteres mensurados para a discriminação das castas de *Angiopolybia pallens* (colônia 3). O significado dos caracteres encontra-se no texto

Caracteres	Médias e desvios padrões				Razão			CAN ₁		CAN ₂	
	Rainhas (n = 11)	Intermediárias (n = 59)	Operárias (n = 16)	Total (n = 86)	R/I	R/O	O/I	Padronizado	Bruto	Padronizado	Bruto
Cabeça											
LC	2,35 ± 0,04	2,33 ± 0,05	2,30 ± 0,04	2,32 ± 0,05	1,01	1,02	1,01	-0,21	-1,64	-0,19	-4,13
CC	2,12 ± 0,05	2,10 ± 0,06	2,07 ± 0,04	2,10 ± 0,05	1,01	1,02	1,01	-0,18	-3,34	0,11	2,09
DMI	1,95 ± 0,04	1,93 ± 0,05	1,93 ± 0,03	1,93 ± 0,04	1,01	1,01	1,00	0,45	9,99	-0,25	-5,47
DmI	0,98 ± 0,02	0,97 ± 0,03	0,95 ± 0,02	0,97 ± 0,02	1,01	1,03	1,02	-0,14	-5,99	0,26	11,20
LG	0,36 ± 0,02	0,36 ± 0,02	0,35 ± 0,03	0,36 ± 0,02	1,00	1,03	1,03	-0,36	-15,45	0,19	8,31
LO	0,64 ± 0,02	0,64 ± 0,02	0,62 ± 0,03	0,63 ± 0,02	1,00	1,03	1,03	-0,43	-22,98	0,04	2,16
Mesosoma											
LP	1,78 ± 0,06	1,76 ± 0,07	1,72 ± 0,07	1,75 ± 0,07	1,01	1,03	1,02	-0,12	-1,68	-0,11	-1,62
LM	1,55 ± 0,04	1,54 ± 0,05	1,50 ± 0,05	1,54 ± 0,05	1,01	1,03	1,03	-0,05	-1,01	-1,20	-26,23
CM	1,57 ± 0,04	1,55 ± 0,05	1,51 ± 0,04	1,54 ± 0,05	1,01	1,04	1,03	0,04	0,86	0,65	13,65
CMe	0,54 ± 0,03	0,53 ± 0,02	0,52 ± 0,02	0,53 ± 0,02	1,02	1,04	1,02	0,12	5,49	-0,14	-6,72
CMi	0,33 ± 0,02	0,33 ± 0,02	0,32 ± 0,02	0,33 ± 0,02	1,00	1,03	1,02	0,10	4,80	0,36	17,62
AME	2,35 ± 0,05	2,30 ± 0,07	2,27 ± 0,05	2,30 ± 0,07	1,02	1,04	1,01	-0,18	-2,68	1,12	16,44
CNE	3,37 ± 0,08	3,31 ± 0,11	3,26 ± 0,07	3,31 ± 0,11	1,02	1,03	1,02	0,00	0,01	-0,16	-1,56
CP	1,17 ± 0,05	1,14 ± 0,04	1,15 ± 0,04	1,15 ± 0,04	1,03	1,02	0,99	0,50	12,11	0,54	13,26
Metasoma											
AG	2,15 ± 0,14	2,08 ± 0,13	2,01 ± 0,13	2,07 ± 0,13	1,03	1,07	1,03	-0,43	-3,36	0,00	0,02
CT ₁	2,03 ± 0,08	2,01 ± 0,09	1,97 ± 0,07	2,00 ± 0,08	1,01	1,03	1,02	-0,09	-1,02	0,48	5,76
AAT ₁	0,64 ± 0,02	0,64 ± 0,03	0,62 ± 0,03	0,64 ± 0,03	1,00	1,03	1,03	-0,26	-8,32	-0,49	-15,56
ABT ₁	0,38 ± 0,02	0,38 ± 0,02	0,38 ± 0,02	0,38 ± 0,02	1,00	1,00	1,00	0,43	18,34	-0,42	-17,66
CT ₂	1,64 ± 0,11	1,62 ± 0,10	1,58 ± 0,08	1,62 ± 0,10	1,01	1,04	1,02	-0,12	-1,20	-0,25	-2,52
LAT ₂	2,13 ± 0,05	2,10 ± 0,08	2,05 ± 0,05	2,09 ± 0,07	1,01	1,04	1,02	-0,14	-2,05	-0,07	-1,01
LBT ₂	0,90 ± 0,02	0,89 ± 0,04	0,86 ± 0,04	0,88 ± 0,04	1,01	1,05	1,03	-0,20	-5,21	0,29	7,74
Asa											
NH	7,73 ± 0,79	7,63 ± 0,69	7,75 ± 0,68	7,66 ± 0,70	1,01	1,00	0,98	0,33	11,37	-0,07	-2,50
CA	3,74 ± 0,11	3,71 ± 0,09	3,64 ± 0,11	3,70 ± 0,10	1,01	1,03	1,02	-0,16	-1,64	-0,31	-3,18

Tabela 7. Médias, desvios padrões, razões das médias entre rainhas (R), operárias (O) e intermédias (I) e valores de CAN_1 e CAN_2 dos caracteres mensurados para a discriminação das castas de *Angiopocheilus pallens* (colônia 4). O significado dos caracteres encontra-se no texto.

Caracteres	Médias e desvios padrões			Razão			CAN_1		CAN_2		
	Rainhas (n = 21)	Intermédias (n = 48)	Operárias (n = 30)	Total (n = 99)	R/I	R/O	O/I	Padronizado	Bruto	Padronizado	Bruto
Cabeça											
LC	2,36 ± 0,05	2,35 ± 0,05	2,32 ± 0,14	2,35 ± 0,09	1,00	1,02	1,01	-0,32	-3,65	-0,15	-1,74
CC	2,16 ± 0,05	2,15 ± 0,04	2,13 ± 0,07	2,15 ± 0,06	1,00	1,01	1,01	-0,23	-4,21	-0,44	-7,92
DMI	1,97 ± 0,04	1,96 ± 0,05	1,96 ± 0,07	1,96 ± 0,06	1,01	1,01	1,00	-0,92	-16,48	-0,62	-11,03
Dml	1,00 ± 0,03	0,98 ± 0,03	0,97 ± 0,04	0,98 ± 0,03	1,02	1,03	1,01	0,65	20,87	0,35	11,32
LG	0,37 ± 0,02	0,36 ± 0,02	0,36 ± 0,03	0,36 ± 0,02	1,03	1,03	1,00	-0,14	-5,70	0,51	21,19
LO	0,65 ± 0,02	0,65 ± 0,02	0,64 ± 0,02	0,64 ± 0,02	1,00	1,02	1,02	0,20	10,90	-0,41	-22,60
Mesosoma											
LP	1,83 ± 0,07	1,79 ± 0,07	1,78 ± 0,10	1,79 ± 0,08	1,02	1,03	1,01	0,23	2,83	0,17	2,02
LM	1,58 ± 0,03	1,56 ± 0,04	1,54 ± 0,07	1,56 ± 0,05	1,01	1,03	1,01	0,85	17,68	-0,46	-9,56
CM	1,58 ± 0,04	1,57 ± 0,05	1,55 ± 0,07	1,56 ± 0,05	1,01	1,02	1,01	-0,10	-1,78	-0,48	-8,89
CMe	0,55 ± 0,03	0,54 ± 0,02	0,55 ± 0,03	0,55 ± 0,03	1,02	1,00	0,98	-0,36	-13,54	0,17	6,49
CMt	0,33 ± 0,02	0,33 ± 0,01	0,33 ± 0,02	0,33 ± 0,02	1,00	1,00	1,00	0,24	12,78	0,34	18,30
AME	2,37 ± 0,09	2,32 ± 0,09	2,31 ± 0,12	2,33 ± 0,10	1,02	1,03	1,00	0,99	9,90	0,02	0,18
CME	3,40 ± 0,12	3,32 ± 0,18	3,33 ± 0,16	3,34 ± 0,16	1,02	1,02	1,00	0,18	1,13	0,48	2,94
CP	1,17 ± 0,07	1,15 ± 0,06	1,16 ± 0,08	1,16 ± 0,07	1,02	1,01	0,99	-0,79	-11,46	0,26	3,77
Metasoma											
AG	2,14 ± 0,11	2,07 ± 0,13	2,02 ± 0,19	2,07 ± 0,15	1,03	1,06	1,02	0,14	0,97	-0,06	-0,44
CT ₁	2,08 ± 0,08	2,06 ± 0,08	2,03 ± 0,11	2,05 ± 0,09	1,01	1,02	1,01	-0,38	-4,21	-0,26	-2,89
AAT ₁	0,68 ± 0,07	0,65 ± 0,03	0,64 ± 0,03	0,65 ± 0,05	1,05	1,06	1,02	0,53	12,13	0,20	4,64
ABT ₁	0,39 ± 0,02	0,38 ± 0,02	0,37 ± 0,02	0,38 ± 0,02	1,03	1,05	1,03	0,39	20,95	0,36	19,42
CT ₂	1,73 ± 0,09	1,68 ± 0,09	1,73 ± 0,20	1,71 ± 0,13	1,03	1,00	0,97	-0,25	-1,90	0,40	3,05
LAT ₂	2,15 ± 0,05	2,13 ± 0,07	2,10 ± 0,12	2,12 ± 0,09	1,01	1,02	1,01	0,39	4,40	-0,42	-4,76
LBT ₂	0,92 ± 0,03	0,91 ± 0,03	0,91 ± 0,04	0,91 ± 0,03	1,01	1,01	1,00	-0,55	-16,10	0,11	3,20
Asa											
NH	7,81 ± 0,60	7,90 ± 0,78	7,80 ± 0,81	7,85 ± 0,75	0,99	1,00	1,01	-0,08	-2,80	-0,10	-3,44
CA	3,78 ± 0,09	3,71 ± 0,10	3,70 ± 0,18	3,72 ± 0,13	1,02	1,02	1,00	-0,13	-1,02	0,76	5,94

Tabela 8. Distâncias generalizadas de Mahalanobis entre rainhas (R), operárias (O) e intermediárias (I) de *Angiopolybia pallens*.

	Intermediária (I)	Rainha (R)
Colônia 1		
Operária (O)	1,5771**	2,8228**
Intermediária (I)		1,3808
Colônia 2		
Operária (O)	0,8480	3,4471*
Intermediária (I)		2,4643
Colônia 3		
Operária (O)	3,4143	5,9992
Intermediária (I)		2,6190
Colônia 4		
Operária (O)	2,4372	4,7073*
Intermediária (I)		2,6316

** e * significativo a 1 e 5% de probabilidade pelo teste de F, respectivamente.

Tabela 9. Comparações das médias dos caracteres mensurados entre rainhas (R), Intermediárias (I) e operárias (O) de *A. pallens*. Para letras diferentes (a, b) as castas são estatisticamente diferentes ao nível de 5% de probabilidade (One-Way ANOVA, com teste de Tukey).

Co	C	a	b	e	c	a	M	L	a	M	et	a	s	o	m	a	As	a
Iô	L	C	D	D	L	L	L	L	C	C	C	A	A	C	L	L	N	C
nias	C	C	M	m	G	O	P	M	M	M	T ₁	A	B	T ₂	A	B	H	A
			I	I				E	E	t		T ₁	T ₁		T ₂	T ₂		
01	R ^a	R ^a	R ^a	R ^a	R	R ^a	R ^a	R ^a	R ^a	R ^a	R ^a	R	R	R ^a	R ^a	R ^a	R	R ^a
	I ^{ab}	I ^{ab}	I ^{ab}	I ^b	I	I ^{ab}	I ^b	I ^b	I ^{ab}	I ^b	I ^{ab}	O	I	I ^b	I ^{ab}	O ^{ab}	I	I ^b
	O ^b	O ^b	O ^b	O ^b	O	O ^b	O ^b	O ^b	O ^b	O ^b	O ^b	I	O	O ^b	O ^b	I ^b	O	O ^b
02	R	R	I	R	R	I	R	R	I	R	R	R	R	O	R	I	O	I
	I	I	R	I	O	I	I	I	O	I	I	O	I	R	I	O	I	R
	O	O	O	O	I	R	O	O	I	R	O	I	O	I	O	R	R	O
03	R ^a	R ^a	R	R ^a	R	R ^a	R ^a	R ^a	R ^a	R ^a	R ^a	R	I	R	R ^a	R ^a	O	R ^a
	I ^{ab}	I ^{ab}	I	I ^{ab}	I	I ^{ab}	I ^{ab}	I ^{ab}	I ^{ab}	I ^{ab}	I	R	R	I	I ^{ab}	I ^a	R	I ^{ab}
	O ^b	O ^b	O	O ^b	O	O ^b	O ^b	O ^b	O ^b	O ^b	O	O	O	O	O ^b	O ^b	I	O ^b
04	R	R	R	R ^a	R	I	R	R ^a	R	R	R	R ^a	R ^a	O	R	R	I	R ^a
	I	I	O	I ^{ab}	O	R	I	I ^{ab}	I	I	I	I ^b	I ^{ab}	R	I	I	R	I ^{ab}
	O	O	I	O ^b	I	O	O	O ^b	O	O	O	O ^b	O ^b	I	O	O	O	O ^b

Tabela 10. Razões das médias das castas entre colônias de *A. pallens*.

Caracteres	Col 1 / Col 2			Col 1 / Col 3			Col1 / Col 4		
Cabeça	R/R	I/I	O/O	R/R	I/I	O/O	R/R	I/I	O/O
LC	1,01	1,00	1,00	0,97	0,97	0,98	0,97	0,96	0,97
CC	0,97	0,97	0,97	0,97	0,97	0,98	0,95	0,95	0,95
DMI	1,01	1,00	0,99	0,98	0,99	0,98	0,97	0,97	0,97
DmI	0,99	0,99	0,99	0,98	0,98	1,00	0,96	0,97	0,98
LG	0,97	1,00	0,94	0,97	0,97	0,97	0,95	0,97	0,94
LO	1,03	1,02	1,02	1,00	0,98	1,02	0,98	0,97	0,98
Mesosoma									
LP	0,97	0,94	0,94	0,97	0,95	0,97	0,95	0,94	0,93
LM	1,01	0,99	0,98	0,97	0,95	0,96	0,95	0,94	0,94
CM	1,02	1,01	1,01	0,97	0,97	0,99	0,97	0,96	0,96
CMe	1,02	0,98	0,96	0,98	0,96	0,98	0,96	0,94	0,93
CMt	1,03	1,03	1,00	1,00	0,97	1,00	1,00	0,97	0,97
AME	0,97	0,95	0,94	0,93	0,93	0,93	0,92	0,93	0,92
CME	1,00	0,98	0,98	0,97	0,96	0,97	0,96	0,96	0,95
CP	0,97	0,96	0,96	0,95	0,96	0,96	0,95	0,95	0,95
Metasoma									
AG	1,00	1,00	0,99	0,96	0,97	0,97	0,96	0,98	0,97
CT ₁	0,97	0,96	0,95	0,98	0,97	0,98	0,96	0,95	0,96
AAT ₁	0,98	1,00	0,98	0,98	0,97	1,00	0,93	0,95	0,97
ABT ₁	0,95	0,95	0,95	1,00	1,00	0,97	0,97	1,00	1,00
CT ₂	1,01	0,96	0,93	1,00	0,96	0,97	0,95	0,93	0,89
LAT ₂	1,00	1,00	0,99	0,95	0,95	0,96	0,94	0,94	0,94
LBT ₂	0,97	0,94	0,96	0,96	0,94	0,99	0,93	0,92	0,93
Asa									
NH	1,03	0,98	0,96	0,98	0,97	0,95	0,97	0,94	0,94
CA	1,04	1,01	1,00	0,97	0,95	0,95	0,96	0,95	0,94

O significado dos caracteres encontra-se no texto.

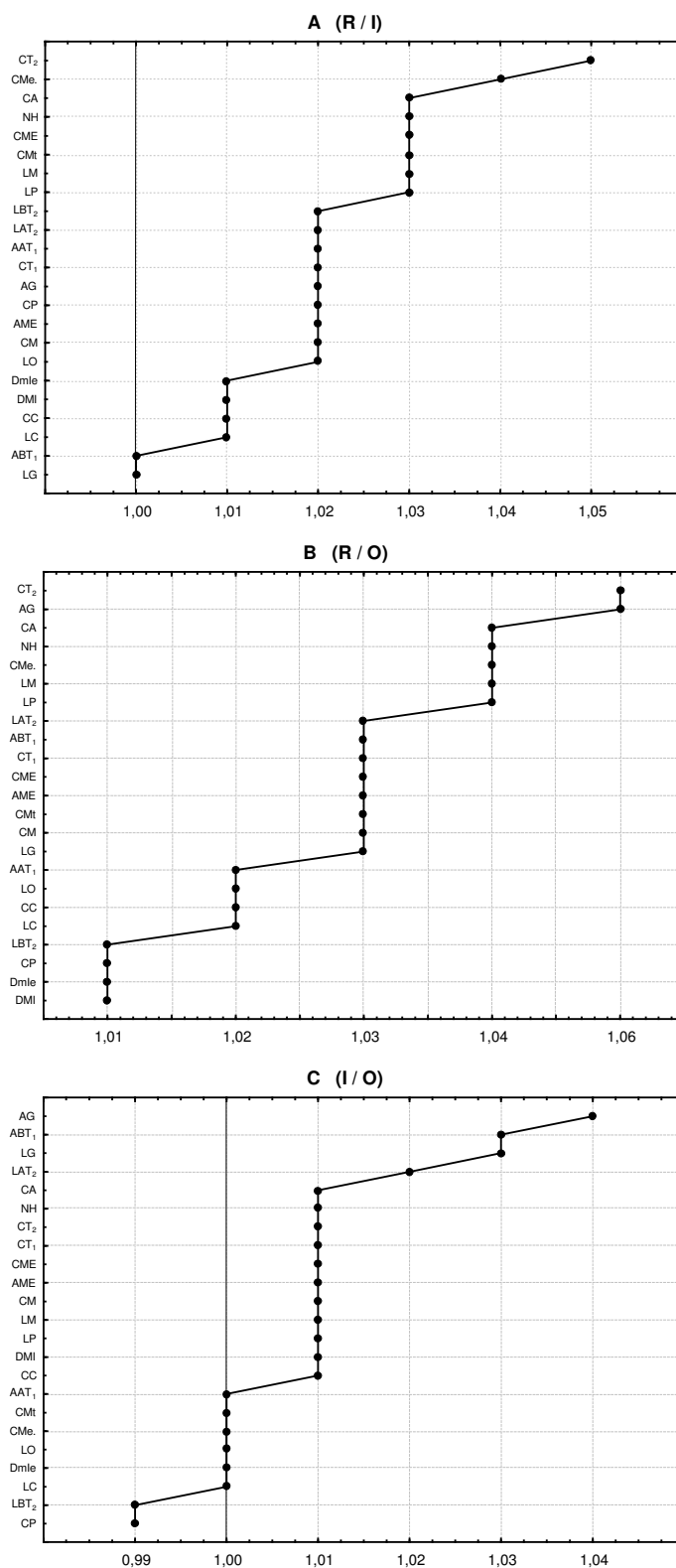


Figura 4. Razões das médias dos 23 caracteres mensurados da colônia 1 entre rainhas e intermediárias (A), rainhas e operárias (B) e intermediárias e operárias (C) de *A. pallens*.

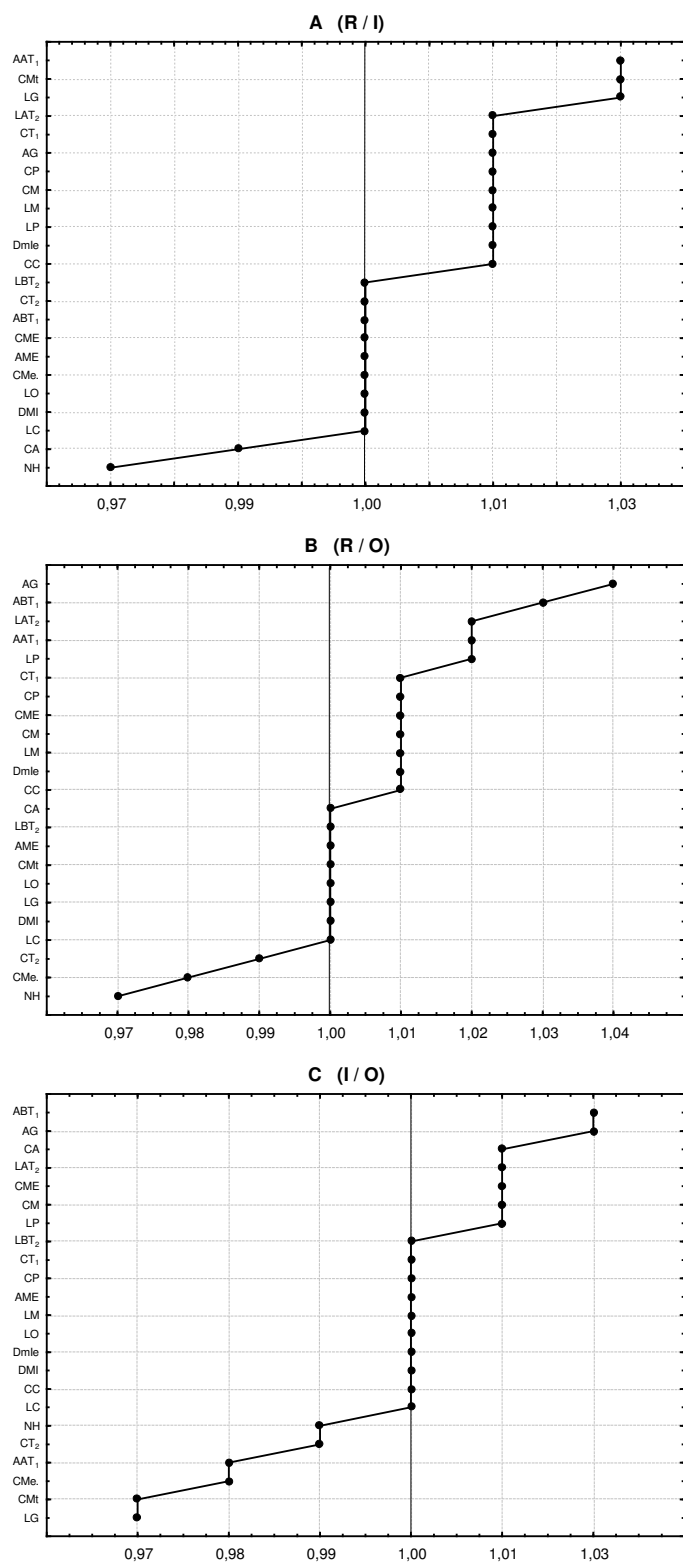


Figura 5. Razões das médias dos 23 caracteres mensurados da colônia 2 entre rainhas e intermediárias (A), rainhas e operárias (B) e intermediárias e operárias (C) de *A. pallens*.

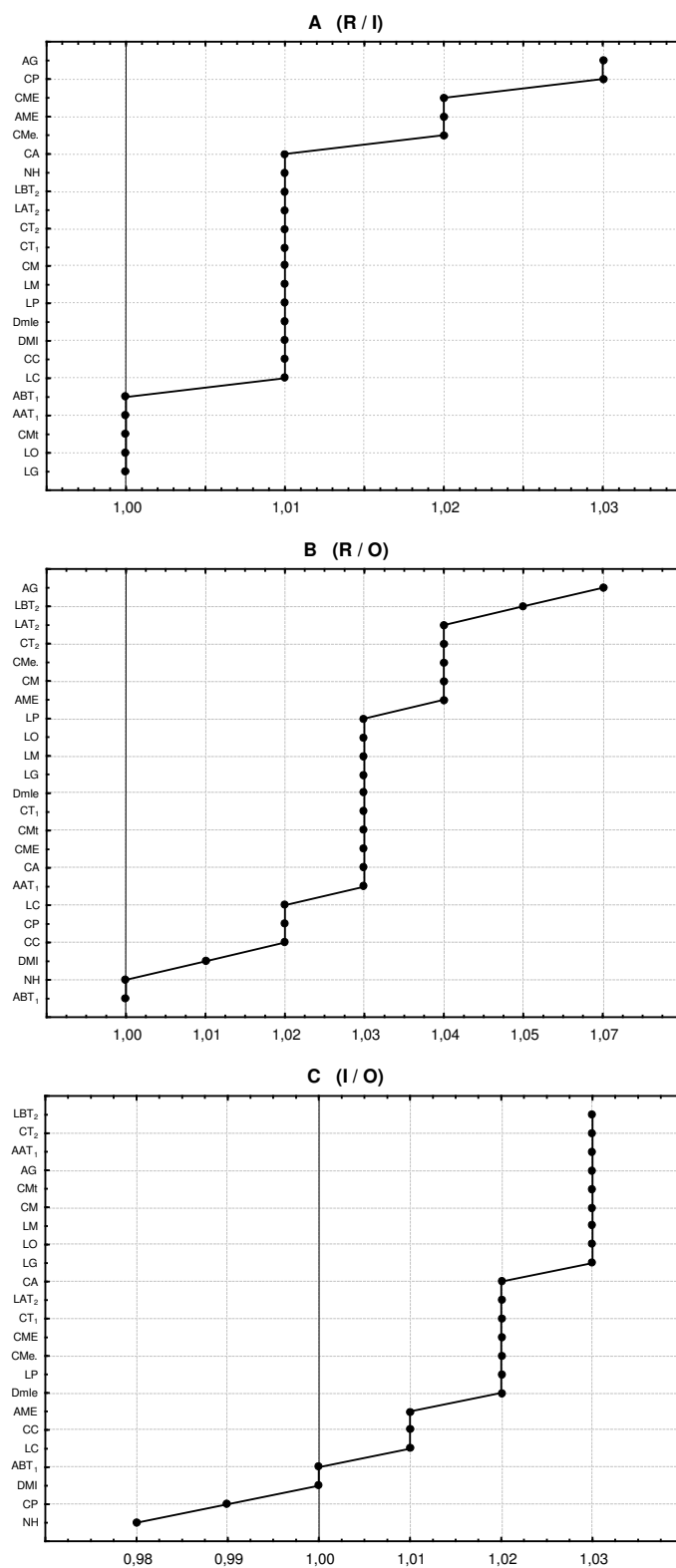


Figura 6. Razões das médias dos 23 caracteres mensurados da colônia 3 entre rainhas e intermediárias (A), rainhas e operárias (B) e intermediárias e operárias (C) de *A. pallens*.

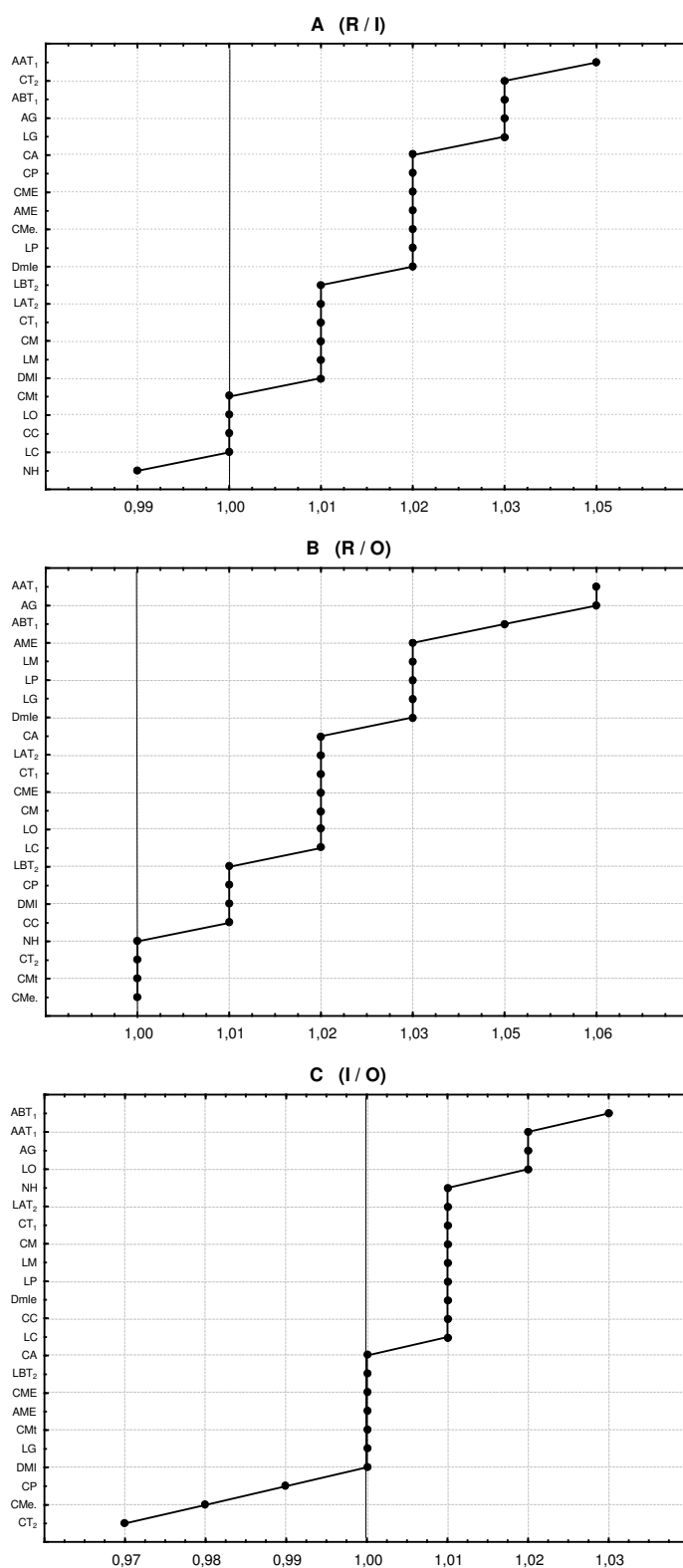


Figura 7. Razões das médias dos 23 caracteres mensurados da colônia 4 entre rainhas e intermediárias (A), rainhas e operárias (B) e intermediárias e operárias (C) de *A. pallens*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDERSON, T. W. **Introduction to multivariate statistical analysis** . New York. John Wiley & Sons Inc. 374p. 1958.
- ARAUJO, R. L. *Angiopolybia* Nom. N. para o conceito revalidado de “*Stelopolybia* Ducke, 1914” (Hymenoptera-Vespidae-Polybiinae). **Papeis avulsos**, 7(12): 165-170, 1946.
- BAIO, M. V. **Diferenciação de castas e aspectos relacionados ao ciclo colonial de algumas vespas do Brasil (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini)**. Ribeirão Preto: FFCLRP-USP, 2002. 125p. Tese (Dout.)
- BAIO, M. V., NOLL, F. B., ZUCCHI, R., SIMÕES, D. Non-allometric caste differences in *Agelaia vicina* (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini). **Sociobiology**, 32(3):465-476, 1998.
- CARPENTER, J. M., MARQUES, O. M. **Contribuição ao estudo dos vespídeos do Brasil (Insecta, Hymenoptera, Vespoidea, Vespidae)**. (CD-ROM). Cruz das Almas-BA, Brasil. Universidade Federal da Bahia, Escola de Agronomia, Departamento de Fitotecnia/Mestrado em Ciências Agrárias, 2001. Série Publicações Digitais, 2.
- CARPENTER, J. M. & WENZEL, J. W., Synonymy of the genera *Protopolybia* and *Pseudochartergus* (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae). **Museum of Comparative Zoology**, Harvard University, 1989.
- CEI- **Centro de estatística e informações básicas dos municípios baianos: Região litoral Sul**, I (5): 459-478, 1993.
- CEI- **Centro de estatística e informações básicas dos municípios baianos: Região metropolitana de Salvador**, 7: 247-267, 1994.
- DUCKE, A. Revision des guespes sociales polygames d’Amerique, **Annis Hist. Nat. Mus. Natn. Hung.** 8: 449- 544, 1910.
- GOBBI, N., MACHADO, V. L. L. Material capturado e utilizado na alimentação de *Polybia (Trichothorax) ignobilis* (Haliday, 1836) (Hymenoptera, Vespidae). **An. Soc. Entomol. Brasil**, 15:117-124, 1986.
- HOFLING, J. C., MACHADO, V. L. L. Análise populacional de colônias de *Polybia ignobilis* (Haliday, 1836) (HYMENOPTERA, VESPIDAE). **Revista Brasileira de Entomologia**, São Paulo, 29(2):271-84, 1985.

- MACHADO, V. L. L., GRAVENA, S., GIANNOTTI, E. Análise populacional e morfométrica em uma colônia de *Brachygastra lecheguana* (Latreille, 1824) na fase reprodutiva. **An. Soc. Ent. Brasil**. 17(2): 491-506, 1988.
- MACHADO, V. L. L., GOBBI, N., SIMÕES, D. Material capturado e utilizado na alimentação de *Stelopolybia pallipes* (Olivier, 1791) (Hymenoptera, Vespidae). **An. Soc. Entomol. Brasil**, 16(1): 73-79, 1987.
- MACHADO, V.L.L., Estudos biológicos de *Polybia occidentalis occidentalis* (Olivier, 1791) (Hym. – Vespidae). **An. Soc. Entomol. Brasil**, 6(1): 7-24, 1977a.
- MACHADO, V.L.L., Aspectos da biologia de *Protopolybia pumila* (Saussure, 1863) (Hym., Vespidae). **Revta. bras. Biol.**, 37(4): 771-784, 1977b.
- MACHADO, V. L. L., PARRA, J. R. P. Capacidade de retorno ao ninho de operárias de *Polybia (Myrapetra) scutellaris* (White, 1841) (Hymenoptera, Vespidae). **An. Soc. Entomol. Brasil**, 13(1):13-18, 1984.
- MARQUES, O. M. **Vespas sociais (Hymenoptera: Vespidae) em Cruz das Almas-Bahia: Levantamento, hábitos de nidificação e alimentares**. Cruz das Almas - BA, EAUFBA, 1989, 67 p. (Dissertação de Mestrado).
- MATEUS, S., NOLL, F. B., ZUCCHI, R. Caste flexibility and variation according to the colony cycle in the swarm-founding wasps, *Parachartergus fraternus* (Gribodo) (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini). **Journal of the Kansas Entomological Society**, 77 (4): 470-483, 2004.
- MATEUS, S., NOLL, F. B., ZUCCHI, R. Morphological caste differences in the Neotropical swarm-founding Polistine wasp: *Parachartergus smithii* (Hymenoptera: Vespidae). **J. New York Entomol. Soc.** 105(¾): 129-139, 1997.
- NASCIMENTO, Fabio S., RAPOSO-FILHO, José R., TANNURE-NASCIMENTO., Population dynamics of the neotropical swarm-founding wasp *Apoica flavissima* (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini), with emphasis on caste dimorphism. **Sociobiology**. 41(3): 689-699, 2003.
- NAUMAN, M. G. Swarming behavior: evidence for communication in social wasps. **Science**, 189: 642-644, 1975.
- NODA, S. C. M.; SHIMA, S. & NOLL, F. B. Morphological and physiological caste differences in *Synoeca cyanea* (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini) according to the ontogenetic development of the colonies. **Sociobiology**, 41 (3): 547-570, 2003.

- NOLL, F. B.; WENZEL, J. W.; ZUCCHI, R. Evolution of caste in neotropical swarm-founding wasps (Hymenoptera: Vespidae; Epiponini). **American Museum Novitates**, 3467: 24p., 2004.
- NOLL, F. B., ZUCCHI, R. Castes and the influence of the colony cycle in swarm-founding polistine wasps (Hymenoptera: Vespidae; Epiponini). **Insects Sociaux**, 49: 62-74, 2002.
- NOLL, F. B., ZUCCHI, R., Caste differences is gradatively stressed according to the colony cycle progression in a neotropical swarm-founding polistine wasps (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini), 2000
- NOLL, F. B. SIMÕES, D. & ZUCCHI, R., Morphological caste differences in the neotropical swarm-founding Polistinae wasps, *Agelaia m. multiplica* and *Agelaia p. pallipes* (Hymenoptera, Vespidae). **Ethology Ecology & Evolution**, 9, 1997a.
- 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.** 31: 1-5, 1997b.
- 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.** V. 31, p. 1-5, 1996.
- OSTER, G. F. & WILSON, E. O. **Cast and ecology in the social insects. Monographs in population biology.** Princeton Univ. Press. 352p. 1978.
- PREZOTO, F. MACHADO, V. L. L., Ação de *Polistes (Aphanilopterus) simillimus* Zikán (Hymenoptera, Vespidae) no controle de *Spodoptera frugiperda* (Smith)(Lepidoptera, Noctuidae). **Revta. Bras. Zool.** 16(3): 841-850, 1999.
- QUELLER, D. C., STRASSMANN, C. R. S., HUGHES, C. R. & DELOACH, D. M., A selfish strategy of social insect workers that promotes social cohesion. **Nature**, Vol. 365, Ocyober, 1993
- RAO, C. R. **Linear statiscal inference.** New York. John Willey and Sons, 1973.
- RICHARDS, O. W. **The social wasps of Americas excluding the Vespinae.** London, British Museum (Natural History). 580p, 1978.
- RICHARDS, O. W. The Biology of the social wasps (Hymenoptera, Vespidae). **Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.**, 46: 483-528, 1971.

- RICHARDS, O. W., RICHARDS, M. J. Observations on the social wasps of South America (Hymenoptera, Vespoidea). **Trans. Entomol. Soc. London**, 102(1): 1-174, 1951.
- SAKAGAMI, S. F., ZUCCHI, R. YAMANE, F. B., CAMARGO, J. M. F. Morphological caste differences in *Agelaia vicina*, the Neotropical swarm-founding Polistine wasp with the largest colony size among social wasps (Hymenoptera: Vespidae). **Sociobiology**, 28(2):1-17, 1996.
- SANTOS, G. M. de M. **Comunidades de vespas sociais (Hymenoptera – Polistinae) em três ecossistemas do Estado da Bahia, com ênfase na estrutura da guilda de vespas visitantes de flores de Caatinga**. Ribeirão Preto: FFCLRP-USP, 2000. 129p. Tese (Dout.)
- SANTOS, G. M. de M., MARQUES, O. M. & CARVALHO, C. A. L. de. Raio de ação de *Polistes canadensis canadensis* (L., 1758) (Hymenoptera: Vespidae), **Insecta**, 3(2): 20-24, 1994.
- 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 silveirae* (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini). **Sociobiology** 42 (2): 449-466, 2003.
- SHIMA, S. N., NOLL, F. B., ZUCCHI, R. Morfological caste differences in the neotropical swarm-founding Polistine wasp, *Brachygastra lecheguana* (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae, Epiponini). **Sociobiology**, 36 (1): 41-52, 2000.
- SHIMA, S. N., NOLL, F. B. ZUCCHI, R. & YAMANE, S., Morphological caste differences in the Neotropical swarm-founding Polistine wasps IV: *Pseudopolybia vespiceps*, with preliminary considerations on the role of intermediate females in the social organization of the Epiponini (Hymenoptera, Vespidae). **J. HYM. RES.** 7(2): 280-295, 1998.
- SHIMA, S. N., YAMANE, S., ZUCCHI, R. Morphological caste differences in some Neotropical swarm-founding Polistine wasps I. *Apoica flavissima* (Hymenoptera, Vespidae). **Jpn. J. Ent.**, 62(4): 811-822, 1994.
- SHIMA, S. N., YAMANE, S., ZUCCHI, R. Morphological caste differences in some Neotropical swarm-founding Polistine wasps II. *Polybia dimidiata* (Hymenoptera, Vespidae). **Jpn. J. Ent.**, 64(1): 131-144, 1996a.

- SHIMA, S. N., YAMANE, S., ZUCCHI, R. Morphological caste differences in some Neotropical swarm-founding Polistine wasps III. *Protonectarina sylveriae* (Hymenoptera, Vespidae). **Bull. Fac. Educ.**, Ibaraki Univ. (Nat. Sci.), 45: 57-67, 1996b.
- SHIMA, S. N. **Variabilidade das castas em algumas espécies de vespas sociais (Hymenoptera, Vespidae, Polybiini)**. Rio Claro: UNESP-IB, 1991. 254p. Tese (Dout.)
- SHIMA-MACHADO, S. N. **Diferenciação de castas em algumas espécies de vespas sociais do Brasil (Hymenoptera; Vespidae, Polybiini)**. Ribeirão Preto: FFCLRP-USP, 1983. 226p. (Dissertação Mestrado)
- SILVEIRA, O. T. Surveying neotropical social wasp's. An evaluation of methods in the "Ferreira Penna" research station (ECFPn), in Caxiuanã, PA, Brazil (Hym., Vespidae, Polistinae). **Pap. Avulsos Zool.**, 42 (12), 2002.
- SILVEIRA, O. T.; ESPOSITO, M. C.; SANTOS Jr., J. N. dos; GEMAUQUE Jr., F. E. Social wasps and bees captured in carrion traps in a rainforest in Brazil. **Entomological Science**, 8: 33-39, 2005.
- SIMÕES, D. **Etologia e diferenciação de castas em algumas vespas sociais (Hymenoptera; Vespidae)**. Ribeirão Preto: FFCLRP-USP, 1977. 182p. Tese (Dout.)
- SPRADBERY, J. P. Evolution of queen number and queen control. **In: The social biology of wasps** (ed. Ross & R. W. Matthews), Cornell University Press, p. 191-231, 1991.
- SPRADBERY, J. P. **An Account of the biology and natural history of solitary and social wasps**. Seattle: University of Washington Press, 1973, 408p.
- STRASSMANN, J. E.; GOODNIGHT K. F.; KIHGER C. J. & QUELLER, D. C. The genetic structure of swarms and the timing of their production in the queen cycle of neotropical wasps. **Molecular Ecology**, 7: 709-718, 1998.
- WEST-EBERHARD, M. J. Temporary queens in *Metapolybia* wasps: non-reproductive helpers without altruism? **Science** 200: 441-443, 1978.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

As análises efetuadas mostraram a baixa capacidade de vôo da espécie e evidenciaram a aptidão de *A. pallens* à vida em ambientes de meia sombra fornecendo fortes evidências de que vários aspectos da vida desta vespa (hábitos de nidificação, horário de atividade, comportamento de enxameação e capacidade de vôo) são produtos de seleção à vida em ambientes de clareiras das matas tropicais úmidas.

A busca de recursos por *A. pallens*, reflete fortemente o seu caráter estenotópico; a espécie apresenta baixa valência ecológica quanto à sua distribuição e escolha de locais de nidificação; isso em grande parte é reflexo de suas exigências quanto à temperatura (estenotérmica), luminosidade (estenofoto) e umidade (estenohigro). No Estado da Bahia, essa espécie só é encontrada em ambientes de mata úmida, preferencialmente em clareiras ou em suas margens, indicando sua preferência quanto aos locais de nidificação.

Apesar da não observação do tempo médio de duração dos estágios imaturos e do tempo total de duração do ciclo colonial, a ocorrência de vários ninhos próximos uns dos outros, indicam que o ciclo biológico de cada colônia deve ser de curta duração e que os enxames se estabeleceriam próximos aos ninhos maternos. *A. pallens* apresenta uma derivação ao padrão normal dos vespídeos sociais, tendo 3 ínstaes larvais ao invés dos 4-5 ínstaes mais constantemente observados. Tal derivação pode ser creditada aspectos ecológicos, como a adaptações ao hábitat em que se encontram, pressão de predadores ou outros fatores não identificados, inclusive genéticos.

A poliginia é constante em *A. pallens* e os percentuais de fêmeas fecundadas semelhantes nas diferentes fases do desenvolvimento do ciclo colonial; seus ovários mostraram um desenvolvimento progressivo, desde os filamentosos até os bem desenvolvidos (A, B, C e D) e suas castas apresentam-se morfometricamente distintas sobretudo durante a fase de estabelecimento da colônia.

LITERATURA CITADA

- AKRE, R. D.; HILL, W. B.; Mac DONALD, J. F. e GARNETT, W. B. Foraging distances of *Vespula pensylvanica* workers. **Journal of the Kansas Entomological Society**, 48 (1): 12-16, 1975.
- ANDRADE, F. R. & PREZOTO, F. Horários de atividade forrageadora e material coletado por *Polistes ferreri* Saussure, 1853 (Hymenoptera, Vespidae), nas diferentes fases de seu ciclo biológico. Rev. Bras. **Zoociências**, 3(1): 117-128, 2001.
- ARAUJO, R. L. *Angiopolybia* Nom. N. para o conceito revalidado de “*Stelopolybia* Ducke, 1914” (Hymenoptera-Vespidae-Polybiinae). **Papeis avulsos**, 7(12): 165-170, 1946.
- BAIO, M. V. **Diferenciação de castas e aspectos relacionados ao ciclo colonial de algumas vespas do Brasil (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini)**. Ribeirão Preto: FFCLRP-USP, 2002. 125p. Tese (Dout.)
- BAIO, M. V., NOLL, F. B., ZUCCHI, R., SIMÕES, D. Non-allometric caste differences in *Agelaiia vicina* (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini). **Sociobiology**, 32(3): 465-476, 1998.
- BAIO, M. V. **Diferenciação de castas e aspectos relacionados ao ciclo colonial de *Protopolybia sedula*, de Saussure (Hymenoptera, Vespidae)**. Ribeirão Preto: FFCLRP-USP, 1997. 100p. Tese (Mest.)
- BICHARA FILHO, C. C. **Aspectos da biologia e ecologia de *Polybia (Trichothorax) sericea* (Oliver 1791) (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae) no semi-árido baiano**. Ribeirão Preto: FFCLRP-USP, 2003. 120p. Tese (Dout.).
- BROTHERS, D. J. Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae. **Univ. Kans. Sci. Bull.**, 50:483-648, 1975.
- CARPENTER, J. M., MARQUES, O. M. **Contribuição ao estudo dos vespídeos do Brasil (Insecta, Hymenoptera, Vespoidea, Vespidae)**. (CD-ROM). Cruz das Almas-BA, Brasil. Universidade Federal da Bahia, Escola de Agronomia, Departamento de Fitotecnia/Mestrado em Ciências Agrárias, 2001. Série Publicações Digitais, 2.

- CARPENTER, J. M., WENZEL, J. W., KOJIMA, J. I. Synonymy of genus *Occipitalia* Richards, 1978, with *Clypearia* Saussure, 1854 (Hymenoptera: Vespidae: Polistini, Epiponini). **Journal of Hymenoptera Research**, 5: 157-165, 1996.
- CARPENTER, J. M. Biogeographic patterns in the Vespidae (Hymenoptera): two views of Africa and South America. In: GOLDBLATT, P. **Biological relationship between Africa and South America**. New Haven and London: Yale University Press, p.139-154, 1993.
- CARPENTER, J. M., RASNITSYN, A. P. Mesozoic Vespidae. **Psyche**, 97(1): 1-20, 1990
- CARPENTER, J. M. The phylogenetic relationships and natural classification of the Vespoidea (Hymenoptera). **Syst. Entomol.** 7: 11-38, 1982.
- DIAS FILHO, M. M. Contribuição à morfologia de larvas de vespídeos sociais do Brasil (Hymenoptera, Vespidae). **Rev. Bras. Ent.**, 19(1): 1-36, 1975.
- DUCKE, A. Revision des guespes sociales polygames d'Amerique, **Annis Hist. Nat. Mus. Natn. Hung.** 8: 449- 544, 1910.
- EVANS, H. E., WEST-EBERHARD, M. J. **The wasps**. Ann Arbor: University of Michigan Press, 265p, 1970.
- EVANS, H. E. The evolution of social life in wasps. **Proc. Tenth Intern. Congr. Entomol.**, 2: 449-457, 1958.
- FORSYTH, A. **Studies on the behavior ecology of polygynous social wasps**. Cambridge: Harvard University, 1978. 226p. Tese (Dout)
- GAUL, A.T. Additinos to vespine biology X foraging and chemotaxis. **Bull Brooklyn Ent Soc.**, 47: 138-140, 1952.
- GIANNOTTI, E. & SILVA, C. V. *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae): external morphology of the brood during the post-embryonic development. **Rev. Bras. Ent.** 37(2): 309-312, 1993.
- GIANNOTTI, E. & TREVISOLI, C. Desenvolvimento pós-embrionário de *Mischocyttarus drewseni* Saussure, 1857 (Hymenoptera, Vespidae). **Insecta**, 2(2): 41-52, 1993.
- GIANNOTTI, E. **Estudos biológicos e etológicos da vespa social neotropical *Polistes (Aphanilopterus) lanio lanio* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera, Vespidae)**. Rio Claro: IB-UNESP, 1992. 212p. Tese (Dout.).

- GIANNOTTI, E. Immature stages of *Polistes lanio lanio* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera, Vespidae). **Rev. Brasil. Biol.**, 55(4): 527-531, 1995.
- GIANNOTTI, E., PREZOTO, F., MACHADO, V. L. L. Foraging activity of *Polistes lanio lanio* (Fabr.) (Hymenoptera, Vespidae). **An. Soc. Entomol. Brasil**, 24(3): 455-463, 1995.
- GIANNOTTI, E. Notes on the biology of *Polistes simillimus* Zikán (Hymenoptera, Vespidae). **Bioikos**, 8: 41-49, 1994.
- GIANNOTTI, E. & FIERI, S. R. On the brood of *Mischocyttarus (Monocyttarus) cassununga* (Ihering, 1903) (Hymenoptera, Vespidae). **Rev. Bras. Ent.** 35(2): 263-267, 1991.
- GOBBI, N., MACHADO, V. L. L. Material capturado e utilizado na alimentação de *Polybia (Trichothorax) ignobilis* (Haliday, 1836) (Hymenoptera, Vespidae). **An. Soc. Entomol. Brasil**, 15: 117-124, 1986.
- GOBBI, N. ZUCCHI, R. On the ecology of *Polistes versicolor* (Olivier): in South Brazil, 2. Colony productivity. **Naturalia**, 10: 21-25, 1985.
- GOBBI, N., MACHADO, V. L. L., TAVARES FILHO, J. A. Sazonalidade das presas utilizadas na alimentação de *Polybia occidentalis occidentalis* (Olivier, 1791) (Hymenoptera, Vespidae). **An. Soc. Entomol. Brasil**, 13(1): 65-69, 1984.
- GOBBI, N. Determinação do raio de vôo de operárias de *Polistes versicolor* (Hymenoptera: Vespidae). **Ciência e Cultura**, 30 (7): 364-365, 1978.
- GOBBI, N. **Ecologia de *Polistes versicolor* (Hymenoptera, Vespidae)**. Ribeirão Preto: FFCLRP-USP, 1977. 229p. Tese (Dout.).
- HERMAN, R. A.; QUELLER, D.C. & STRASSMANN, J. E. The role of queens in colonies of the swarm-founding wasp *Parachartergus colobopterus*. **Anim. Behav.** 59: 841-848, 2000.
- HUNT, J. H.; JEANNE, R. L. & KEEPING, M. G. Observations on *Apoica pallens*, a nocturnal neotropical social wasp (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae, Epiponini) **Insects Sociaux**, 42: 223-236, 1995.
- JEANNE, R. L.; DOWNING, H. A. & POST, D. C. Age Polyethism and Individual Variation in *Polybia occidentalis*, na Advanced Eusocial Wasp. **Boulder Colorado: Westview press**. Chapter 11, p.323-357. 1988.

- JEANNE, R. L. Evolution of social behavior in the Vespidae. **Ann. Rev. of Entomol.**, 25: 371-396, 1980a.
- JEANNE, R. L. Observações sobre limpeza e reutilização de células em ninhos de vespas sociais (Hymenoptera: Vespidae). **Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi**, 101: 1-9, 1980b.
- JEANNE, R. L. & FAGEN, R., Polymorphism in *Stelopolybia areata* (Hymenoptera, Vespidae). **Psyche**, 31(1), March, 1974.
- KROMBEIN, K. V. Superfamily Vespoidea. In: KROMBEIN, K. V., HURD, P. D., SMITH, D. R., BUNKS, B. D. **Catalog of Hymenoptera in America North of Mexico**. Washington, D. C.: Smithsonian Institution Press, p. 1469-1522, 1979.
- KUDÔ, K.; ZUCCHI, R. & TSUCHIDA, K. Initial nest development in the swarm-founding paper wasp, *Polybia paulista* (Hymenoptera: Vespidae, Epiponini): cases of building multiple initial combs. **J. New York Entomol. Soc.** 111(2-3): 151-158, 2003.
- LIMA, M. A. P; PREZOTO, F. Foraging activity rhythm in the neotropical swarm-founding wasp *Polybia platycephala sylvestris* (Hymenoptera: Vespidae) in different seasons of the years. **Sociobiology**, 42(3): 745-752, 2003.
- MACHADO, V. L. L., GRAVENA, S., GIANNOTTI, E. Análise populacional e morfométrica em uma colônia de *Brachygastra lecheguana* (Latreille, 1824) na fase reprodutiva. **An. Soc. Ent. Brasil**. 17(2): 491-506, 1988.
- MACHADO, V. L. L., GOBBI, N., SIMÕES, D. Material capturado e utilizado na alimentação de *Stelopolybia pallipes* (Olivier, 1791) (Hymenoptera, Vespidae). **An. Soc. Entomol. Brasil**, 16(1): 73-79, 1987.
- MACHADO, V. L. L., PARRA, J. R. P. Capacidade de retorno ao ninho de operárias de *Polybia (Myrapetra) scutellaris* (White, 1841) (Hymenoptera, Vespidae). **An. Soc. Entomol. Brasil**, 13(1): 13-18, 1984.
- MALASPINA, O., GOBBI, N. & MACHADO, V. L. L., Capacidade de transporte de alimento em operárias de *Polybia (Myrapetra) paulista* Ihering, 1896 (Hymenoptera – Vespidae). **An. Soc. Ent. Brasil**, 19(2), 1990.
- MALASPINA, O., GOBBI, N., MACHADO, V. L. L. Capacidade de transporte de alimento por *Polybia (Trichothorax) ignobilis* (Haliday, 1936) (Hymenoptera, Vespidae). **An. Soc. Ent. Brasil**. 20(1): 169-173, 1992.

- MALASPINA, O., GOBBI, N., MACHADO, V. L. L. Capacidade de transporte de alimento em operárias de *Stelopolybia pallipes* Olivier, 1791 (Hymenoptera, Vespidae). **An. Soc. Ent. Brasil.** 18(2): 321-328, 1989.
- MATEUS, S. **Análise dos comportamentos envolvidos na organização social e no processo de enxameio de *Parachartergus fraternus* (Hymenoptera, Polistinae, Epiponini).** Ribeirão Preto: FFCLRP-USP, 2005. 143p. Tese (Dout.)
- MATEUS, S., NOLL, F. B., ZUCCHI, R. Caste differences and related bionomic aspects of *Chartergellus communis*, a Neotropical swarm-founding Polistine wasp (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae: Epiponini). **J. New York Entomol. Soc.** 107(4): 390-405, 1999.
- MATEUS, S., NOLL, F. B., ZUCCHI, R. Morphological caste differences in the Neotropical swarm-founding Polistine wasp: *Parachartergus smithii* (Hymenoptera: Vespidae). **J. New York Entomol. Soc.** 105(¾): 129-139, 1997.
- NASCIMENTO, F.S.; TANNURE-NASCIMENTO, I.C. & ZUCCHI, R. Behavioral mediators of cyclical oligogyny in the Amazonian swarm-founding wasp *Asteloeca ujhlyii* (Vespidae, Polistinae, Epiponini). **Insect Scociaux**, 51: 17-23. 2004.
- NAUMAN, M. G. Swarming behavior: evidence for communication in social wasps. **Science**, 189: 642-644, 1975.
- NODA, S. C. M.; SHIMA, S. & NOLL, F. B. Morphological and physiological caste differences in *Synoeca cyanea* (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini) according to the ontogenetic development of the colonies. **Sociobiology**, 41 (3): 547-570, 2003.
- NOLL, F. B.; WENZEL, J. W.; ZUCCHI, R. Evolution of caste in neotropical swarm-founding wasps (Hymenoptera: Vespidae; Epiponini). **American Museum Novitates**, 3467: 24p., 2004.
- 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.** 31: 1-5, 1996.
- O'ROUKE, F. J. Method used by wasps of the genus *Vespa* in killing prey. **Irish Nat.**, 8: 238-241, 1945.
- PERROT, D. C. F. Factors affecting use of Mirex poisoned proteins baits for control of European wasps (*Paravespula germanica*) in New Zealand. **N. Z. Jl. Zool.**, 2: 491-508, 1975.

- PREZOTO, F., GIANNOTTI, E., MACHADO, V. L. L. Atividade forrageadora e material coletado pela vespa social *Polistes simillimus* Zikán, 1951 (Hymenoptera, Vespidae). **Insecta**, 3(1): 11-19, 1994.
- RAPOSO FILHO, J. R. & RODRIGUES, V. M., Comportamentos tróficos de *Mischocyttarus* (*Monocyttarus*) *extinctus* Zikán, 1935 (Polisitnae, Vespidae). I. Alimentação proteica. **Naturalia**, 8: 101-104, 1983a.
- RAPOSO FILHO, J. R. & RODRIGUES, V. M., Comportamentos tróficos de *Mischocyttarus* (*Monocyttarus*) *extinctus* Zikán, 1935 (Polisitnae, Vespidae). II. Alimentação glucídica. **Naturalia**, 8: 105-107, 1983b.
- RAU, P. The wasp, *Vespa maculata*, stalking prey. **Bull. Brooklyn Ent. Soc.**, 29: 171, 1934.
- REID, J. A. On the classification of the larvae of Vespidae (Hymenoptera). **Trans. R. Ent. Soc. Lond.** 92(2): 285-331, 1942.
- RESENDE, J. J., SANTOS, G. M. M., BICHARA FILHO, C. C., GIMENES, M. Atividade diária de busca de recursos pela vespa social *Polybia occidentalis* (Olivier, 1791) (Hymenoptera, Vespidae). **Rev. Bras. Zoociências**, 3(1): 105-115, 2001.
- RICHARDS, O. W. **The social wasps of Americas excluding the Vespinae**. London, British Museum (Natural History). 580p, 1978.
- RICHARDS, O. W. The Biology of the social wasps (Hymenoptera, Vespidae). **Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.**, 46: 483-528, 1971.
- RICHARDS, O. W. **A revisional study of the Masarid wasps**. London, British Museum (Natural History), 1962, 294p.
- RICHARDS, O. W., RICHARDS, M. J. Observations on the social wasps of South America (Hymenoptera, Vespoidea). **Trans. Entomol. Soc. London**, 102(1): 1-174, 1951.
- SAKAGAMI, S. F., ZUCCHI, R. YAMANE, F. B., CAMARGO, J. M. F. Morphological caste differences in *Agelaia vicina*, the Neotropical swarm-founding Polistine wasp with the largest colony size among social wasps (Hymenoptera: Vespidae). **Sociobiology**, 28(2): 1-17, 1996.
- SANTOS, G. M. de M.; SANTANA-REIS, V. P. G.; RESENDE, J. J.; De MARCO, P. e BICHARA FILHO, C.C. Flying capacity of swarm-founding wasp *Polybia*

- occidentalis occidentalis* Oliver, 1791 (Hymenoptera, Vespidae). **Rev. Bras. de Zoociências**, 2 (2): 33-39, 2000.
- SANTOS, G. M. de M. **Comunidades de vespas sociais (Hymenoptera – Polistinae) em três ecossistemas do Estado da Bahia, com ênfase na estrutura da guilda de vespas visitantes de flores de Caatinga**. Ribeirão Preto: FFCLRP-USP, 2000. 129p. Tese (Dout.)
- SANTOS, G. M. de M., MARQUES, O. M. & CARVALHO, C. A. L. de. Raio de ação de *Polistes canadensis canadensis* (L., 1758) (Hymenoptera: Vespidae), **Insecta**, 3(2): 20-24, 1994.
- SHIMA, S. N., YAMANE, S., ZUCCHI, R. Morphological caste differences in some neotropical swarm-founding Polistine wasps I. *Apoica flavissima* (Hymenoptera, Vespidae). **Jpn. J. Ent.**, 62(4): 811-822, 1994.
- SHIMA, S. N., YAMANE, S., ZUCCHI, R. Morphological caste differences in some neotropical swarm-founding Polistine wasps II. *Polybia dimidiata* (Hymenoptera, Vespidae). **Jpn. J. Ent.**, 64(1): 131-144, 1996a.
- SHIMA, S. N., YAMANE, S., ZUCCHI, R. Morphological caste differences in some neotropical swarm-founding Polistine wasps III. *Protonectarina sylveriae* (Hymenoptera, Vespidae). **Bull. Fac. Educ.**, Ibaraki Univ. (Nat. Sci.), 45: 57-67, 1996b.
- SHIMA, S. N. **Variabilidade das castas em algumas espécies de vespas sociais (Hymenoptera, Vespidae, Polybiini)**. Rio Claro: UNESP-IB, 1991. 254p. Tese (Dout.)
- SHIMA-MACHADO, S. N. **Diferenciação de castas em algumas espécies de vespas sociais do Brasil (Hymenoptera; Vespidae, Polybiini)**. Ribeirão Preto: FFCLRP-USP, 1983. 226p. (Dissertação Mestrado)
- SILVA, E. R. Atividade forrageadora de *Mischocyttarus drewseni* De Saaure, 1857 (Hymenoptera: Vespidae). Rio Claro: IB-UNESP, 2002. 166p. Tese (Dout.).
- SILVA, E. R., NODA, S. C. M. Aspectos da atividade forrageadora de *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae): duração das viagens, especialização individual e ritmos diário e sazonal. **Rev. Bras. Zoociências**, 2(1): 7-20, 2000.

- SILVEIRA, O. T. Surveying neotropical social wasp's. An evaluation of methods in the "Ferreira Penna" research station (ECFPn), in Caxiuanã, PA, Brazil (Hym., Vespidae, Polistinae). **Pap. Avulsos Zool**, 42(12), 2002.
- SILVEIRA, O. T.; ESPOSITO, M. C.; SANTOS Jr., J. N. dos; GEMAQUE Jr., F. E. Social wasps and bees captured in carrion traps in a rainforest in Brazil. **Entomological Science**, 8: 33-39, 2005.
- SIMÕES, D. **Etologia e diferenciação de castas em algumas vespas sociais (Hymenoptera; Vespidae)**. Ribeirão Preto: FFCLRP-USP, 1977. 182p. Tese (Dout.)
- SNELLING, R. R., Systematics of social Hymenoptera. In: HERMANN, H. R. **Social insects**. New York: Academic Press, 2: 369-453, 1981.
- SPRADBERRY, J. P. Evolution of queen number and queen control. In: The social biology of wasps (ed. Ross & R. W. Matthews), Cornell University Press, p. 191-231, 1991.
- SPRADBERRY, J. P. **An Account of the biology and natural history of solitary and social wasps**. Seattle: University of Washington Press, 1973, 408p.
- TECH, G. M., MACHADO, V. L. L. Análise morfométrica em colônias de *Polybia (Miraptera) fastidiosuscula* Sarsure, 1854 (Hymenoptera, Vespidae). **Rev. Bras. Ent.**, 33(¾): 447-454, 1989.
- WENZEL, J. W. A generic key to the nest of hornest, yellowjackets, and paper wasps worldwide (Vespidae: Vespinae, Polistinae), **American Museum Novitates**, 3224: 39p, 1998.
- WEST-EBERHARD, M. J. Temporary queens in *Metapolybia* wasps: non-reproductive helpers without altruism? **Science** 200: 441-443, 1978.
- WEST-EBERHARD, M. J. The Social Biology of Polistine Wasps. **Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology** (University of Michigan), Ann Arbor, USA, 140: 1-101, dec., 1969.
- WEST-EBERHARD, M. J. Wasp societies as microcosms for the study of development and evolution. In: **Natural History and evolution of paper-wasps**. (Ed. S. TURILLAZZI & M. J. WEST-EBERHARD). Oxford Univ. Press. p. 290-317, 1996.

- YAMANE, S. KOJIMA, J. J. YAMANE, S.K. Queen/worker size dimorphism in a oriental Polistini wasp, *Rhopalidia Montana* Carl (Hymenoptera;Vespidae). **Ins. Soc.** 30(4): 416-422, 1983.
- WEST-EBERHARD, M.J. Polygyny and the evolution of social behavior in wasps. **Journal of Kansas Entomological Society**, 51(4): 832-856. 1978