

Universidade Federal da Grande Dourados (UFGD)
Programa de Pós-Graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade

**DIVISÃO DE TRABALHO, POLIETISMO TEMPORAL E
ASPECTOS DA ATIVIDADE FORRAGEADORA DE
Mischocyttarus consimilis Zikán, 1949 (HYMENOPTERA:
VESPIDAE)**

Viviana de Oliveira Torres

Dourados/MS

Março/2009

Universidade Federal da Grande Dourados (UFGD)
Programa de Pós-Graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade

**DIVISÃO DE TRABALHO, POLIETISMO TEMPORAL E
ASPECTOS DA ATIVIDADE FORRAGEADORA DE
Mischocyttarus consimilis Zikán, 1949 (HYMENOPTERA:
VESPIDAE)**

Viviana de Oliveira Torres

Orientador: Prof. Dr. William Fernando Antonialli Junior

Co-orientador: Prof. Dr. Valter Vieira Alves Junior

Dourados/MS

Março/2009

Universidade Federal da Grande Dourados (UFGD)
Programa de Pós-Graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade

**DIVISÃO DE TRABALHO, POLIETISMO TEMPORAL E
ASPECTOS DA ATIVIDADE FORRAGEADORA DE
Mischocyttarus consimilis Zikán, 1949 (HYMENOPTERA:
VESPIDAE)**

Viviana de Oliveira Torres

Orientador: Prof. Dr. William Fernando Antonialli Junior

Co-orientador: Prof. Dr. Valter Vieira Alves Junior

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade, Universidade Federal da Grande Dourados (UFGD), como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Entomologia e Conservação da Biodiversidade.

Dourados/MS

Março/2009

Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central - UFGD

595.798 Torres, Viviana de Oliveira
T693d

Divisão de trabalho, polietismo temporal e aspectos da atividade forrageadora de *Mischocyttarus consimilis* Zikán, 1949 (Hymenoptera, Vespidae). / Viviana de Oliveira Torres. – Dourados, MS : UFGD, 2009.

74p.

Orientador: Prof. Dr. William Fernando Antonialli Junior

Dissertação (Mestrado em Entomologia e Conservação da Biodiversidade) – Universidade Federal da Grande Dourados.

1. Vespa – Comportamento. 2. Vespa (Operárias). I. Título.



UFGD

MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO

UNIVERSIDADE FEDERAL DA GRANDE DOURADOS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA E
CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE - MESTRADO

ATA DA DEFESA DE DISSERTAÇÃO DE MESTRADO APRESENTADA PELA CANDIDATA VIVIANA DE OLIVEIRA TORRES, ALUNA DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO *STRICTO SENSU* EM ENTOMOLOGIA E CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE, ÁREA DE CONCENTRAÇÃO "ENTOMOLOGIA", REALIZADA NO DIA 9 DE MARÇO DE 2009.

Aos 9 dias do mês de março de dois mil e nove (09/03/2009), às 8h, em sessão pública, realizou-se na Universidade Federal da Grande Dourados, a Defesa de Dissertação de Mestrado intitulada "Divisão de trabalho, polietismo temporal e aspectos da atividade forrageadora de *Mischocyttarus consimilis* Zikán, 1949 (Hymenoptera: Vespidae)", apresentada pela mestrandia Viviana de Oliveira Torres, do Programa de Pós-Graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade, à Banca Examinadora constituída pelos professores Dr. William Fernando Antonialli Junior/UFGD (presidente/orientador), Dra. Silvia Cristina Mari Noda/UNESP (membro titular) e Dr. José Benedito Perrella Balestieri/UFGD (membro titular). Iniciados os trabalhos, a presidência deu a conhecer à candidata e aos integrantes da Banca as normas a serem observadas na apresentação da Dissertação. Após a candidata ter apresentado a sua Dissertação, os componentes da Banca Examinadora fizeram suas argüições. Terminada a Defesa, a Banca Examinadora, em sessão secreta, passou aos trabalhos de julgamento, tendo sido a candidata considerada APROVADA, fazendo *jus* ao título de MESTRE EM ENTOMOLOGIA E CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE. Nada mais havendo a tratar, lavrou-se a presente ata, que vai assinada pelos membros da Comissão Examinadora.

Dourados, 9 de março de 2009.

Dr. William Fernando Antonialli Junior

Dra. Silvia Cristina Mari Noda

Dr. José Benedito Perrella Balestieri



“O valor das coisas não está no tempo que elas duram, mas na intensidade com que acontecem”

Fernando Pessoa

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente ao meu grande Deus que sempre me deu forças para lutar por meus ideais e que se fez presente em meu coração nos momentos de alegria e tristeza.

Ao meu marido “Célio Luiz da Silva”, um homem maravilhoso que tem me apoiado nos momentos mais difíceis da minha vida. Obrigada por acreditar em mim!

Aos meus pais (Aparecida e Felintro) e meus irmãos (Daiane e Romário) e toda a minha família que sempre acreditaram no meu potencial e me incentivaram a continuar meus estudos.

Ao meu orientador Prof. Dr. William Fernando Antonialli Junior que aceitou me orientar nesta pesquisa, não medindo esforços para sanar as todas minhas dúvidas, além da paciência e compreensão durante toda a coleta, organização e discussão dos dados.

Ainda ao meu co-orientador Prof. Dr. Valter Vieira Alves Junior que auxiliou durante a elaboração e execução dessa dissertação e pelas correções e sugestões durante a discussão dos resultados.

Aos Profs. Drs. Edilberto Giannotti, Fábio Prezoto, Robert L. Jeanne, Raghavendra Gadagkar, Mary Jane West-Eberhard, David C. Queller, Sean O’Donnell, Laurent Keller, Orlando Tobias Silveira, James H. Hunt e James M. Carpenter, que por e-mail ou correio foram muito prestativos enviando manuscritos, que por eles foram publicados, os quais foram de extrema importância na discussão dos resultados encontrados nesta pesquisa.

Ao Prof. Dr. Wedson Desidério Fernandes pelas inúmeras contribuições e sugestões durante a qualificação e pela disponibilidade para dúvidas posteriores.

Ao Prof. Dr. Josué Raizer pelo auxílio nos testes estatísticos que foram utilizados nos capítulos sobre divisão de trabalho e polietismo temporal, além disso, pelas leituras posteriores durante a discussão dos dados.

Ao Prof. Dr. Yzel Rondon Suarez pelo auxílio nos testes estatísticos do capítulo sobre a atividade forrageadora, pelas sugestões e correções que foram de extrema importância para a publicação deste.

Ao meu colega de graduação e atualmente pós-graduação: Thiago dos Santos Montagna que me ajudou desde a coleta de dados até a publicação destes. Além disso, a todos os amigos que indiretamente me ajudaram a superar mais uma grande etapa da minha vida: Marcela Marcelino Duarte, Cássia Lopes, Marina Dalzochio, Marlei Lino, Sandra Chalana, Eveline Guimarães, Stela de Almeida Soares, Alesxandro S. Vieira, Carla Cristina Dutra, Daniele Perassa e Camila Meotti.

A todos que direta ou indiretamente participaram ou me auxiliaram na elaboração desta dissertação. **MUITO OBRIGADA!**

ÍNDICE

	Pág.
Introdução Geral.....	04
Objetivos gerais.....	08
Capítulo I – Divisão de trabalho em colônias da vespa social <i>Mischocyttarus consimilis</i> Zikán, 1949 (Hymenoptera: Vespidae)*	09
Abstract.....	09
Resumo.....	10
Introdução.....	11
Material e Métodos.....	13
Resultados e Discussão.....	14
Agradecimentos.....	27
Referências.....	28
Capítulo II. Polietismo temporal em operárias da vespa eussocial <i>Mischocyttarus consimilis</i> (Hymenoptera: Vespidae)*	35
Abstract.....	35
Resumo.....	36
Introdução.....	37
Material e Métodos.....	39
Resultados e Discussão.....	40
Agradecimentos.....	46
Referências.....	46
Capítulo III. Estudo da atividade forrageadora de <i>Mischocyttarus consimilis</i> (Hymenoptera: Vespidae)**	51
Abstract.....	51
Resumo.....	52
Introdução.....	52
Material e Métodos.....	54
Resultados e Discussão.....	56
Agradecimentos.....	61
Referências.....	63
Conclusão Geral.....	67
Referências.....	69

* Os capítulos serão revisados e futuramente enviados à revista: Journal of Insect Behavior.

**A versão em inglês do manuscrito foi publicada na Revista Sociobiology:

Montagna, T.S.; Torres, V.O.; Dutra, C.C.; Suarez, Y.R.; Antonialli-Junior, W.F.;
Alves Junior, V.V. 2009. Study of the foraging activity of *Mischocyttarus consimilis* (Hymenoptera: Vespidae). **Sociobiology** 53 (1): 131-140.

Introdução geral

A eussocialidade surgiu de maneira independente em vespas, abelhas e formigas, com origens múltiplas em vespas e abelhas (Gullan & Cranston 2007), contudo, existem diferentes hipóteses para explicar essa evolução que ainda hoje gera controvérsias entre os pesquisadores. Hamilton (1964 a, b) elaborou sua hipótese baseado no haplodiploidismo dos Hymenoptera, na qual a rainha transmite apenas 1/2 dos seus genes às suas filhas, enquanto suas irmãs compartilhariam 3/4 dos genes com suas sobrinhas, sendo bastante discutida porque existem grupos sociais como os cupins que são diplóides, e porque a maioria dos Hymenoptera não apresenta eussocialidade. Andersson (1984) defendeu que existe um conjunto de pré-condições e mecanismos que foram cruciais na evolução da eussocialidade: o cuidado parental, a alimentação progressiva e defesa da prole no interior de um ninho ou alguma cavidade, a cooperação entre as fundadoras na defesa do ninho, a manipulação parental e a seleção por parentesco de forma indireta. Além disso, Alexander (1974) defende a hipótese da manipulação parental, na qual a rainha é capaz de inibir a capacidade reprodutiva de outras fêmeas por meio da agressividade, oofagia ou por ação de feromônios e, ainda durante a fase larval a rainha poderia restringir a alimentação das larvas, impedindo o desenvolvimento ovariano de suas filhas. O trabalho de Hunt (2007) trás uma descrição do cenário histórico, da dinâmica individual, colonial e populacional e das hipóteses que levaram à evolução das vespas sociais.

Os vespídeos eussociais estão concentrados na região neotropical, apresentando 26 gêneros, dos quais 22 ocorrem no Brasil (Carpenter & Marques 2001). O gênero *Mischocyttarus* é um dos maiores gêneros de vespídeos sociais, fazendo parte da tribo Mischocyttarini, possuindo mais de 200 espécies (Silveira 2006), essencialmente restrito à América do Sul.

As vespas eussociais (alguns Stenogastrinae e todos os Polistinae e Vespinae) apresentam: divisão reprodutiva de trabalho, cuidados cooperativos com a prole e sobreposição das gerações adultas (Wilson 1971; Michener 1974).

As novas colônias da tribo Mischocyttarini são estabelecidas por meio de fundações independentes, com apenas uma ou mais rainhas (fêmeas reprodutoras) iniciando a construção do ninho (Von Ihering 1896; Jeanne 1980). Numa fundação com duas ou mais fêmeas há uma divisão de trabalho, na qual a rainha além de pôr a maioria dos ovos, domina as demais com de ataques físicos e inicia a maioria ou todas as células (West-Eberhard 1969; Giannotti & Machado 1999; Noda et al. 2001; Prezoto et al. 2004).

A diferenciação de castas (rainha e operária) pode ocorrer de forma pré-imaginal (Hunt 1991; O'Donnell 1998a), atuando na nutrição larval e na taxa de desenvolvimento dos imaturos (West-Eberhard 1969), ou pós-imaginal, como em insetos eussociais menos derivados, na qual a casta é pelo menos em parte determinada quando adulto (Gadagkar 1991). De acordo com Reeve (1991) em colônias de *Polistes* de regiões de clima temperado o tamanho da rainha pode ser um fator positivo na habilidade competitiva durante a fundação da colônia, favorecendo a mesma durante as interações de dominância.

A agressividade é maior antes do estabelecimento da hierarquia de dominância (Noda et al. 2001) e mais freqüente em rainhas (Giannotti 1999; Giannotti & Machado 1999; Zara & Balestieri 2000). As rainhas evitam também realizar atividades de alto custo energético e risco, tais como forrageamento (Strassman et al. 1984; O'Donnell 1998a), sendo já comprovado em *Mischocyttarus mastigophorus* (Markiewicz & O'Donnell 2001). Além disso, a manutenção da colônia e a alimentação de adultos e imaturos são comportamentos mais freqüentes para operárias (Pratte & Jeanne 1984), logo, geralmente o repertório comportamental das operárias é maior (Pardi 1948; Jeanne 1972; Giannotti 1999; Zara & Balestieri 2000). A hierarquia de dominância em espécies eussociais menos

derivadas pode resultar de uma distinta vantagem trófica para a rainha durante as trocas trofaláticas (Jeanne 1972; Röseler 1991; Spradbery 1991), a qual favorece a capacidade reprodutiva, permitindo maior desenvolvimento ovariano (Queller & Strassmann 1989). Por outro lado, estudos recentes têm evidenciado diferenças químicas entre os hidrocarbonos cuticulares de rainhas e operárias (Bonavita-Cougourdan et al. 1991; Sledge et al. 2001; Dapporto et al. 2004), que provavelmente estão ligadas ao status reprodutivo da fêmea.

As operárias de alguns insetos sociais se especializam em realizar determinada tarefa durante parte de suas vidas e quando essa especialização está associada com adaptações morfológicas é denominada de polietismo de casta (Wilson 1971), quando está relacionada à idade do indivíduo é chamada de polietismo etário (West-Eberhard 1996), atualmente denominado polietismo temporal (Franks 1994). O polietismo de casta é comum somente em térmitas (Haverty 1977), raro em formigas (Hölldobler & Wilson 1990) e ausente em vespas e abelhas (Wilson 1971). Já o polietismo temporal é muito comum em espécies eussociais de abelhas (Michener 2007), vespas (Jeanne 1991a) e formigas (Hölldobler & Wilson 1990).

Algumas espécies de vespas de gêneros eussociais como *Polistes* mostram uma correlação fraca ou inexistente entre a idade das operárias e as tarefas por elas desenvolvidas (Cameron 1989; Cameron & Robinson 1990; Jeanne 1991a), além disso, fatores como o tamanho do corpo e a composição da colônia têm melhor correlação com as mudanças comportamentais individuais na transição de execução de tarefas intra-nidais para tarefas extra-nidais, como por exemplo, a atividade forrageadora (Free 1955; Cameron 1989; Röseler & Van Honk 1990). O aumento da especialização comportamental dos indivíduos numa colônia pode estar relacionado ao aumento da colônia e da demanda de atividade (Gautrais et al 2002). Logo, em colônias pequenas encontramos indivíduos não

nitidamente diferenciados, enquanto em grandes colônias há vespas especialistas em realizar determinadas tarefas (Traniello 1978; Jeanne 1991b; Karsai & Wenzel 1998).

A atividade forrageadora é um comportamento fundamental para o crescimento e manutenção de colônias de vespas, e também para a alimentação dos indivíduos adultos e imaturos, pois essa atividade envolve altos gastos energéticos e riscos de mortalidade, expondo a vespa aos predadores, podendo diminuir sua longevidade e levando a um desgaste maior do indivíduo (O'Donnell & Jeanne 1995). Porém, os estudos dessa atividade no gênero *Mischocyttarus* ainda são escassos: *Mischocyttarus drewseni* (Jeanne 1972); *Mischocyttarus flavitarsis* (Cornelius 1993); *Mischocyttarus mastigophorus* (O'Donnell 1998b); *Mischocyttarus cerberus styx* (Silva & Noda 2000).

Entre as forrageadoras existem basicamente dois tipos de comunicação: 1º) o recrutamento das vespas à fonte de alimento, e 2º) a facilitação social, na qual o sucesso de uma forrageadora ao voltar ao ninho com algum tipo de recurso estimula a saída de outras operárias (Kasuya 1984). Contudo, Sugden & Mcallen (1994) observaram que as forrageadoras de *Brachygastra mellifica* retornam várias vezes à mesma fonte de alimento. Além disso, a frequência de interações entre as vespas na colônia podem aumentar se houver acréscimo na necessidade de recursos (Bruyndonckx et al. 2006), ou ainda, em grandes colônias como de *Polybia occidentalis* as forrageadoras podem se especializar em coletar um único material e aumentar seu sucesso nessa atividade de acordo com o avançar da idade (O'Donnell & Jeanne 1990; 1992).

Dentre os principais fatores que influenciam a atividade forrageadora, temos os fatores climáticos como: temperatura, luminosidade e umidade relativa do ar (Prezoto et al. 1994; Giannotti et al. 1995; Andrade & Prezoto 2001). Vários trabalhos vêm estudando a influência desses fatores físicos sobre a atividade forrageadora em vespas sociais (Silva & Noda 2000; Resende et al. 2001; Lima & Prezoto 2003; Paula et al. 2003; Elisei et al. 2008).

Objetivos gerais

- Estudar a divisão de trabalho entre castas, o polietismo temporal e a atividade forrageadora de colônias da espécie *M. consimilis*.

Objetivos específicos

- Elaborar um etograma para as colônias da espécie, descrever os atos comportamentais da espécie e identificar a divisão de castas;

- Avaliar se e como ocorre o polietismo temporal na casta operária;

- Identificar como os fatores climáticos influenciam a atividade forrageadora da espécie, bem como avaliar a frequência e o tempo utilizado nas coletas dos diversos itens coletados.

CAPÍTULO I

Divisão de trabalho em colônias da vespa social *Mischocyttarus consimilis*

Zikán, 1949 (Hymenoptera: Vespidae)

Viviana de Oliveira Torres^{1,3}; Thiago dos Santos Montagna¹; William Fernando Antonialli-Junior^{1,2}; Josué Raizer¹

¹Programa de Pós-graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade, Universidade Federal da Grande Dourados. Rodovia Dourados/Itahum, Km 12, Caixa Postal 241, 79.804-970, Dourados-MS, Brasil.

²Laboratório de Ecologia, Centro Integrado de Análise e Monitoramento Ambiental, Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul. Rodovia Dourados/Itahum, Km 12, Caixa Postal 351, 79.804-970, Dourados-MS, Brasil.

³vivianabio@yahoo.com.br

Abstract: The objective of this work was to study the castes division of labor in *Mischocyttarus consimilis*. For elaboration of the behavioral repertoire the observations were accomplished in 21 colonies in natural conditions with 20 hours of qualitative observations and 80 hours of quantitative observations. Thirty behavior acts were identified,

of which 23 were executed by queens and 29 by workers and 22 in common. Just the act of to initiation new cells was exclusive of the queen, while the workers presented seven exclusive acts. Through the hybrid multidimensional scaling could be verified that the behaviors of to dominate physically and to request food characterized the queen caste; while the behaviors of: trofalaxis adult-adult, to destroy cells, give alarm, forage prey, forage nectar and failure forager characterized the worker caste. The queen spends more time in the nest executing domination activities, while the workers execute of the related tasks to the maintenance of the colonies.

Key words: Behavior, division of castes, ethogram, Polistinae.

Resumo: O objetivo deste trabalho foi estudar a divisão de trabalho entre as castas de *Mischocyttarus consimilis*. Para elaboração do repertório comportamental da espécie as observações foram realizadas em 21 colônias em condições naturais com 20 horas de observações qualitativas e 80 horas de observações quantitativas. Foram identificados 30 atos comportamentais, sendo que 23 foram executados por rainhas e 29 por operárias, ocorrendo 22 em comum. Apenas o ato de iniciar células novas foi exclusivo da rainha, enquanto as operárias apresentaram sete atos exclusivos. Por meio da ordenação por escalonamento multidimensional híbrido pode-se constatar que os comportamentos de dominar fisicamente e solicitar alimento serviram para caracterizar a casta rainha; enquanto os comportamentos de: trofalaxis adulto-adulto, destruir células, dar alarme, forragear presas, forragear néctar e forrageamento mal-sucedido caracterizaram a casta operária. A rainha permaneceu maior tempo no ninho executando com maior frequência atividades de dominância, enquanto as operárias executam tarefas ligadas à manutenção da colônia.

Palavras-chave: Comportamento, divisão de castas, etograma, Polistinae.

Introdução

Os vespídeos eussociais (alguns Stenogastrinae e todos os Polistinae e Vespinae) apresentam: sobreposição das gerações adultas; divisão de trabalho reprodutivo e cuidados cooperativos com a prole (Wilson 1971; Michener 1974). As novas colônias são estabelecidas por meio de fundações independentes, praticadas pelas espécies das tribos Polistini e Mischocyttarini e algumas espécies de Ropalidini, com apenas uma (haplometrose) ou mais (pleometrose) fêmeas iniciando a construção do ninho; ou por enxameamento, praticados por membros de Epiponini (Von Ihering 1896; Jeanne 1980).

Numa colônia fundada por associação de fêmeas existe uma divisão de trabalho, na qual a rainha além de pôr a maioria dos ovos, domina as demais por meio de ataques físicos; ficando um tempo maior no ninho, forrageando material para construção deste e iniciando a maioria ou todas as células (Giannotti & Machado 1999).

A determinação de castas (rainha e operária) pode ocorrer de forma pré-imaginal (Hunt 1991; O'Donnell 1998a), afetando a nutrição larval e a taxa de desenvolvimento dos imaturos e conseqüentemente a divisão de castas (West-Eberhard 1969; Gadagkar et al. 1991; O'Donnell 1998a). Esta determinação pré-imaginal é evidente em espécies que formam enxames, como Epiponini e alguns Ropalidini (Jeanne 1991; Hunt et al. 2001), ou mesmo em espécies com fundação independente (Hunt 1991; Gadagkar et al. 1991; O'Donnell 1998a), já comprovado em *Polistes* (West-Eberhard 1969; Tibbetts 2006) e *Belanogaster petiolata* (Keeping 2002).

Contudo, em insetos eussociais menos derivados, a casta é pelo menos em parte determinada quando adulto, uma vez que as operárias não perdem sua capacidade de reprodução (Gadagkar 1991), podendo resultar numa distinta vantagem trófica para a fêmea

dominante, que sendo a mais agressiva ingere mais alimento durante as trocas trofaláticas com as operárias (Jeanne 1972; Röseler 1991; Spradbery 1991). Esta vantagem trófica favorece uma maior capacidade reprodutiva para rainhas, permitindo o desenvolvimento de seus ovários (Queller & Strassmann 1989) e determinando maior dominância sobre suas companheiras na colônia (Röseler 1991).

Desta forma, rainhas evitam realizar atividades de alto custo energético e risco, tais como forrageamento, as quais são desempenhadas com maior frequência pelas operárias (Strassman et al. 1984; O'Donnell 1998a). Além da atividade forrageadora, a manutenção das colônias e a alimentação de adultos e imaturos são comportamentos mais frequentes para operárias (Pratte & Jeanne 1984). Por conta deste aspecto, em colônias de vespas como *Polistes dominulus* (Pardi 1948), *Mischocyttarus drewseni* (Jeanne 1972), *M. c. styx* (Giannotti 1999) e *P. versicolor* (Zara & Balestieri 2000) o repertório comportamental de operárias geralmente é mais amplo.

Além disso, as interações entre as castas de algumas espécies de Hymenoptera eussociais são intermediadas pelo hormônio juvenil, que pode ter um efeito indireto em adultos, podendo afetar a agressividade da rainha, impedir o desenvolvimento ovariano das operárias e conseqüentemente, a atividade de postura (Robinson & Vargo 1997). Estudos atuais têm ainda comprovado a existência de diferenças químicas entre as castas, dentre elas: secreções feromonais (Keller & Nonacs 1993; Monnin 2006), diferenciação no perfil químico dos hidrocarbonos cuticulares (Bonavita-Cougourdan et al. 1991; Sledge et al. 2001; Dapporto et al. 2004; Dapporto et al. 2007).

O gênero *Mischocyttarus* é um dos maiores gêneros de vespídeos sociais, fazendo parte da tribo Mischocyttarini com 235 espécies nominais agrupadas em 9 subgêneros (Silveira 2006), estando essencialmente restritos à América do Sul, com apenas duas espécies estendendo-se até a América do Norte (Gadagkar 1991).

A partir das considerações anteriores nosso objetivo foi investigar se existe divisão de trabalho entre rainhas e operárias da espécie *M. consimilis*, identificando, quantificando e descrevendo os atos comportamentais de seu repertório. Dessa forma, testou-se a hipótese de existência de diferença entre as castas e quais atos comportamentais as caracterizavam.

Material e métodos

As observações comportamentais foram realizadas entre maio e dezembro de 2007 em 21 colônias de *M. consimilis*, em condições naturais, nidificadas em prédios da Universidade Federal da Grande Dourados, Dourados/MS, região Centro-Oeste do Brasil (Latitude: 22°13'16"S, Longitude: 54°48'20"W). As colônias foram observadas durante todo o seu ciclo colonial: de pré-emergência, pós-emergência e declínio, segundo a classificação proposta por Jeanne (1972), sendo as castas rainhas e operárias diferenciadas de acordo com seus comportamentos no ninho.

Para elaboração do repertório comportamental da espécie, foram realizadas 20 horas de observações qualitativas em sessões de 60 minutos cada, utilizando o método de todas as ocorrências (“*ad libitum*” *sensu* Altmann 1974), para a definição das principais categorias e atos comportamentais de ambas as castas. Em seguida, foram realizadas 80 horas de observações quantitativas, durante sessões de 60 minutos, a cada 5 minutos, com intervalos de 2 minutos, pelo método de varredura (“*scanning sample*” *sensu* Altmann 1974), totalizando 7.500 registros.

Para análise das diferenças comportamentais entre as castas calcularam-se as diferenças da proporção que cada ato comportamental representava para rainhas e operárias nos 21 ninhos de *M. consimilis*, sendo que para isso cada ninho foi considerado uma

amostra, ou seja, um ponto. Neste caso, os valores positivos indicam maior frequência do comportamento para a casta rainha e valores negativos, maior frequência para a casta operária (Fig. 1). Além disso, para se obter um gradiente representativo da variação comportamental entre operárias e rainhas destas colônias foi utilizado um escalonamento multidimensional híbrido (Faith et al. 1987). Para realização dessa ordenação consideramos o índice de associação de Bray-Curtis a partir da matriz de frequências comportamentais por ninhos e por castas, padronizada pela soma das frequências de cada ninho. Para identificar se o padrão comportamental registrado diferiria entre as duas castas utilizou-se um modelo linear em que o gradiente obtido pela ordenação é a variável dependente e o tipo de casta a variável independente (estatística Pillai Trace).

Resultados e Discussão

Foram identificados 30 atos comportamentais nas colônias de *M. consimilis* (Fig. 1), dos quais 23 foram executados por rainhas e 29 por operárias, ocorrendo 22 atos em comum entre as duas castas. Dentre todos os comportamentos, apenas o ato de iniciar células novas foi exclusivo da rainha. Já as operárias apresentaram sete atos exclusivos: destruir células, aplicar polpa sobre as pupas, estocar néctar nas células, efetuar larvifagia, aplicar secreção bucal no pedúnculo, forragear presas e forragear água, todos voltados à manutenção da colônia.

Os comportamentos exibidos por *M. consimilis* estão descritos abaixo:

1. Dominância física: Executado pelas duas castas, no qual uma vespa segura e puxa com as mandíbulas, as pernas, as asas ou as antenas de outra, imobilizando-a. Neste comportamento, duas ou mais vespas podem atacar e agredir uma única vespa. Este ato foi

mais representativo para as rainhas (Fig. 1). O comportamento de dominância também foi mais freqüente em rainhas de *M. c. styx* (Giannotti 1999), de *P. lanio* (Giannotti & Machado 1999) e de *P. versicolor* (Zara & Balestieri 2000). As interações de dominância e subordinação em colônias de *P. versicolor* possuem uma correlação positiva com o tamanho e o estágio da colônia, aumentando em colônias grandes e durante a pós-emergência (Oliveira et al. 2006).

2. Submissão física: Este comportamento foi mais freqüente para operárias (Fig.1) durante o qual a vespa sofria de forma passiva a agressão de uma ou mais vespas ao mesmo tempo, ficando imóvel com o corpo próximo à superfície do ninho, ou muitas vezes se afastando da(s) agressora(s) voando do ninho. Este comportamento similar ao descrito em trabalhos com *M. c. styx*, *P. lanio* e *P. versicolor*, respectivamente por (Giannotti 1999; Giannotti & Machado 1999; Zara & Balestieri 2000).

3. Trofalaxis larva-adulto: A freqüência com que este ato foi executado foi similar para ambas as castas (Fig.1). A vespa inseria a cabeça dentro de células, durante $15.12s \pm 4.69s$ (8s–24s, n= 47), recebendo secreções glandulares das larvas e segundo Ishay & Ikan (1968) esta secreção é rica em carboidrato e aminoácido, o que atrai de forma similar rainhas e operárias. Corroborando este dado, esse ato também é executado com freqüência similar entre rainhas e operárias de *M. c. styx*, *P. lanio* e *P. versicolor* (Giannotti 1999; Giannotti & Machado 1999; Zara & Balestieri 2000).

4. Trofalaxis adulto-adulto: É a transferência de alimento líquido de um indivíduo adulto ao outro, sendo observada após a chegada de uma forrageadora à colônia, o qual era dividido com duas ou três companheiras do ninho, que posteriormente podiam alimentar as larvas. O tempo gasto durante a execução deste ato foi em média $12.94s \pm 4.40s$ (5s–21s, n= 38). Durante esta atividade, em geral, é possível detectar uma diferença entre a postura da doadora e da receptora de alimento nos Polistinae (West-Eberhard 1969), no qual a

receptora abre as mandíbulas e toca com as antenas a cabeça da doadora durante a transferência de alimento. Em *M. consimilis* este comportamento foi executado com maior frequência por operárias, o que de fato demonstra que esta casta é responsável pela alimentação dos indivíduos na colônia (Fig. 1 e Fig. 2).

5. Inspeção de células: Este ato foi executado tanto por operárias quanto por rainhas, em proporções similares (Fig.1). As vespas inseriam a cabeça no interior das células e batiam suas antenas nas paredes internas durante três a cinco segundos, produzindo às vezes, um som audível. Em *Polistes* a produção deste som funciona como um aviso à larva de que ela será alimentada (Pratte & Jeanne 1984).

6. Maceração de presas e alimentação de larvas: Rainhas e operárias recebiam pedaços de presas das forrageadoras ao retornar ao ninho. Estes pedaços eram depois mastigados com auxílio das mandíbulas e primeiro par de pernas e em seguida era oferecido às larvas. Este ato comportamental é semelhante ao descrito por Giannotti (1999) em *M. c. styx* e por Giannotti & Machado (1999) em *P. lanio*. Estudos sobre as presas capturadas por *Polybia dimidiata* (Marques 1996) e *Polistes simillimus* (Prezoto et al. 1994) evidenciam que estas vespas têm preferência por coletar larvas de Lepidoptera.

7. Reconhecimento de indivíduos: Este ato também foi executado com frequência similar pelas duas castas (Fig.1) logo após a emergência de um adulto, sendo que as vespas lambiam as antenas, as asas, o gáster, a cabeça e as pernas, subindo sobre o corpo do recém-emergido. Este comportamento não foi descrito em outros trabalhos envolvendo espécies desse gênero, contudo, Panek et al. (2001) relata que ao emergir as vespas não possuem o odor da colônia, porém em poucas horas elas adquirem-no e tornam-se capazes de distinguir entre companheiras do ninho e intrusas. Logo, nesse ato as companheiras do ninho podem estar impregnando a fêmea recém-emergida com o odor da colônia.

8: Solicitação de alimento: As rainhas executaram este ato mais freqüentemente que as operárias (Fig.1). Para solicitação de alimento uma vespa tocava com as antenas a cabeça de outra, mantendo as mandíbulas abertas sempre que uma operária retornava da atividade forrageadora, ou após uma vespa receber secreção glandular de uma larva. Este comportamento foi descrito associado ao ato de trofalaxis entre adultos de Polistinae, pois durante este ato as vespas batiam as antenas em outra vespa durante a transferência oral de líquidos (West-Eberhard 1969).

9. Oviposição: Comportamento executado também mais efetivamente por rainhas (Fig. 1) que inseriam o gáster numa célula vazia executando movimentos circulares e em seguida, permanecia imóvel em média $206.2s \pm 45.15s$ (112s–287s, n= 50). Em *M. drewseni* a rainha também foi a principal ovipositora (Jeanne 1972). Já em *P. lanio* o comportamento de ovipositar foi exclusivo das rainhas, confirmando uma condição de monoginia em ninhos formados por um único favo (Giannotti & Machado 1999). Sabe-se ainda, que a presença de células vazias estimula a oviposição em *Polistes* (Deleurance 1950) e que a rainha ao manter as células cheias com seus próprios ovos impede a oviposição de operárias (Brian 1958).

10. Início de células novas: Este comportamento foi exclusivo de rainhas (Fig. 1), que após receber polpa de madeira de uma forrageadora mastigava-a e, em seguida, andava até a região periférica do ninho onde iniciava uma nova célula moldando sua espessura e o tamanho com auxílio das mandíbulas, primeiro par de pernas e antenas, gastando em média $82.24s \pm 9.29s$ (67s– 98s, n= 25). Um maior empenho da rainha nesta atividade foi descrito em colônias de *P. lanio* e *P. versicolor* (Giannotti & Machado 1999; Zara & Balestieri 2000). Em *M. drewseni* Jeanne (1972) relata que a segunda célula do ninho é construída em qualquer posição, mas que após isso, todas as células se encaixam entre duas outras adjacentes. Giannotti (1999) estudando *M. c. styx* agrupou o comportamento de iniciar

células e acrescentar material em células já existentes num único comportamento que denominou de “atividades de construção”.

11. Acréscimo de material às células: Tanto rainhas quanto operárias acrescentavam polpa de madeira às células (Fig.1), que antes era mastigada e provavelmente misturada à saliva, geralmente acrescentada numa célula que continha larva em desenvolvimento. A polpa era acrescentada com as mandíbulas, auxiliada pelas antenas e primeiro par de pernas fixando-a em camadas, que eram acrescentadas de forma sincrônica, primeiro no sentido horário e depois no sentido anti-horário, ou vice-versa. O tempo gasto nessa tarefa foi de $67.21s \pm 16.60s$ (45s– 98s, n= 32). As vespas acrescentavam este material sobre as células de acordo com o desenvolvimento das larvas, que cresciam e necessitavam de mais espaço, semelhante ao que se observa em colônias de *M. drewseni* (Jeanne 1972); de *P. lanio* (Giannotti & Machado 1999) e de *P. versicolor* (Zara & Balestieri 2000).

12. Fricção do gáster nas células: Rainhas e operárias se empenharam de forma similar na execução desta atividade (Fig. 1). As vespas movimentavam o gáster esfregando-o de um lado para outro nas extremidades das células sempre que uma forrageadora pousava no ninho, provavelmente para informar às larvas que seriam alimentadas em seguida. Esta tarefa também foi executada por ambas as castas em colônias de *P. versicolor*, porém, nesta espécie o ato foi mais significativo para a rainha (Zara & Balestieri 2000).

13. Limpeza de células: Após a emergência de um adulto e antes de uma oviposição, rainhas ou operárias inseriam a cabeça na célula e retiravam com as mandíbulas, restos de seda deixados pela recém-emergida ou arrancavam pedaços de polpa para moldar a célula que iria receber um ovo. O tempo gasto nessa atividade foi de $55.61s \pm 15.03s$ (32s– 76s, n= 13). Este comportamento não foi observado em colônias de *M. c. styx* e de *P. versicolor* (Giannotti 1999; Zara & Balestieri 2000), entretanto, foi descrito no repertório comportamental de *P. lanio* (Giannotti & Machado 1999).

14. Destruição de células: Ato executado exclusivamente por operárias (Fig. 1), as quais arrancavam pedaços das células com as mandíbulas e os deixavam cair no chão. Este comportamento serviu para caracterizar a casta operária (Fig. 2) e foi mais freqüente durante o estágio de declínio nas colônias e está possivelmente ligado a procura de larvas de parasitas como foi descrito em colônias de *M. c. styx* e *P. lanio*, respectivamente (Giannotti 1999; Giannotti & Machado 1999).

15. Aplicação de polpa de madeira sobre pupas: Comportamento exclusivo de operárias (Fig.1) que o executava após chegar da atividade forrageadora com uma bolota de polpa de madeira, mastigando-a e em seguida acrescentando-a sobre a seda branca do casulo tecido pelas larvas, tornando-o mais escuro. Esta atividade também foi observada em colônias de *M. drewseni* horas depois de a larva tecer o casulo de seda, tornando o casulo mais rígido e auxiliando na camuflagem do ninho (Jeanne 1972).

16. Estocagem de néctar nas células: Outra atividade exclusiva de operárias (Fig.1), que ao retornar ao ninho depositava sobre a parede interna de algumas células do ninho, gotículas viscosas de néctar, que ali eram armazenadas. As células utilizadas podiam conter ovos, larvas pequenas, bem como estarem vazias. Neste aspecto, as vespas sociais podem exibir dois padrões de estoque de néctar (Rossi & Hunt 1988). O padrão mais conhecido é o estoque de néctar em células vazias, geralmente durante a estação fria, observada em *Polybia annularis* (Strassmann 1979) e *Polybia paulista* (Machado 1984), consistindo num estoque de reserva a longo prazo para a colônia. No segundo padrão as vespas podem estocar em células ocupadas por ovos ou larvas pequenas como foi descrito em *Polistes gallica* (Heldmann 1936) e *M. drewseni* (Jeanne 1972). Em *P. simillimus* as vespas usaram células com ovos e larvas de até segundo instar em colônias em pré- e pós-emergência, diferindo de colônias em declínio, nas quais células vazias foram usadas para armazenamento desse néctar (Prezoto & Gobbi 2003).

17. Oofagia: Rainhas e operárias inseriam a cabeça no interior de uma célula e retiravam um ovo que era mastigado e em seguida oferecido a adultos e larvas. Foi uma atividade efetuada com maior frequência por rainhas (Fig. 1) no estágio de pré-emergência e no declínio da colônia. O ato de comer ovos “oofagia” é mais comum entre fêmeas fundadoras durante o período de estabelecimento da hierarquia de dominância (pré-emergência), fato denominado de oofagia diferencial (West-Eberhard 1969). Este comportamento também foi observado em colônias em pré-emergência de *P. lanio* e *P. versicolor*, respectivamente (Giannotti & Machado 1999; e Zara & Balestieri 2000).

18. Larvifagia: Atividade exclusiva das operárias (Fig. 1), no qual as vespas retiravam e mastigavam suas próprias larvas, oferecendo o macerado a outras larvas do ninho. Este comportamento também é executado somente por operárias de *P. lanio* (Giannotti & Machado 1999), não sendo descrito, porém no repertório de *M. c. styx* (Giannotti 1999) e de *P. versicolor* (Zara & Balestieri 2000). Segundo Giannotti (1992) todas as larvifagias observadas em *Polistes lanio lanio* foram durante períodos com condições climáticas desfavoráveis, sendo as larvas uma fonte protéica para as demais. Diferindo do que foi relatado por Valadão (1986), no qual a larvifagia foi o principal método de controle de larvas nas colônias de *P. versicolor*.

19. Fricção do gáster no pedúnculo: Tanto rainhas quanto operárias executam essa tarefa com frequências similares (Fig. 1), na qual esfregam a extremidade do gáster de cima para baixo ou de baixo para cima no pedúnculo do ninho. Esta secreção liberada no pedúnculo atua como repelente contra possíveis predadores (Turillazzi & Ugolini 1979), em especial formigas, que são os maiores predadores em colônias adultas (Jeanne 1972). Este comportamento foi mais comum durante o estágio de pré-emergência em colônias de *P. lanio* (Giannotti & Machado 1999).

20. Aplicação de secreção bucal no pedúnculo: Somente operárias executam esta atividade (Fig. 1), durante o qual com as mandíbulas abertas lambiam o pedúnculo do ninho, sempre na direção da base para o ponto de fixação do ninho no substrato. Estas secreções tornam as superfícies do ninho mais rígidas e brilhantes como um verniz (Post et al. 1988), tendo uma coloração marrom-escura em ninhos de *Polistes fuscatus* (Downing & Jeanne 1983).

21. Vibração de asas: Rainhas e operárias executaram esta atividade com frequência similar (Fig. 1) vibrando as asas sobre as células do ninho, sendo executada sempre que a temperatura estava acima de 29°C e quando havia deposição de água sobre as células. Acredita-se que as vespas sociais vibram as asas para auxiliar na evaporação de gotículas de água depositadas no ninho, levando à manutenção de um micro-clima no ninho, sendo fundamental para o equilíbrio da colônia (Wilson 1971; Akre 1982; Greene 1991).

22. Alarme: Tanto rainhas quanto operárias executavam este comportamento quando havia alguma fonte de perturbação próxima ao ninho, porém operárias se envolveram nesta atividade com maior frequência (Fig. 1 e 2). As vespas movimentavam o gáster, encolhendo e estendendo-o, abrindo as asas e direcionando as antenas e cabeça à fonte de perturbação. Em seguida, batiam o primeiro par de pernas nas células do ninho, podendo ainda vibrar as asas e em seguida voar do ninho, atacando a fonte de perturbação. Uma das primeiras evidências da presença de feromônio de alarme em *Polistes* foi observada em colônias de *Polistes canadensis* (Jeanne 1982). Vários estudos em Vespinae e Polistinae têm mostrado que componentes voláteis do veneno funcionam como feromônios de alarme, recrutando companheiras do ninho e incentivando o ataque às fontes de perturbação (Ishay 1965; Jeanne 1982; Kojima 1994; Landolt et al. 1995; Sledge et al. 1999; Dani et al. 2000; Ono et al. 2003; Fortunato et al. 2004). A liberação de feromônio de alarme foi descrita em *P. lanio* (Giannotti & Machado 1999) e em *P. versicolor* (Zara &

Balestieri 2000), no qual a movimentação do gáster é o principal mecanismo para sua liberação.

23. Imobilidade: Comportamento freqüente para ambas as castas (Fig. 1), no qual as vespas permanecem inativas, em qualquer região do ninho, sem executar nenhum movimento aparente. Em colônias de *P. lanio* as rainhas permanecem a maior parte do tempo no ninho, sobre as células, enquanto que as operárias gastam um tempo maior forrageando (Giannotti & Machado 1999). Strassman et al. (1984) descreveu o mesmo para *Polistes exclamans*; porém em *P. versicolor* as subordinadas permanecem imóveis por um tempo mais significativo do que as rainhas (Zara & Balestieri 2000).

24. Auto-limpeza corporal: Rainhas e operárias esfregam o primeiro par de pernas uma contra a outra, lambendo-as em seguida e passando sobre as antenas, olhos e segundo par de pernas. Em seguida, usam o terceiro par de pernas para esfregar contra o gáster e posteriormente as asas. Em *P. versicolor* este comportamento é executado somente após um indivíduo alimentar uma larva (Zara & Balestieri 2000), diferentemente do que foi observado em *M. consimilis*, no qual as vespas executavam este ato depois de efetuar qualquer tarefa no ninho.

25. Patrulha no ninho: Comportamento comum entre as duas castas (Fig.1), uma vez que as vespas caminhavam antes de alçar vôo, tanto na superfície anterior quanto na posterior do ninho. Em *Ropalidia cyathiformis* esta atividade foi uma das mais freqüentes, no qual a vespa caminha pelas diversas faces do ninho procurando regiões diferentes onde permaneciam paradas, sendo mais freqüente para fêmeas que permaneciam mais tempo na colônia, como aquelas mais especializadas na defesa da colônia (Gadagkar & Joshi 1984).

26. Forrageamento de presa: Foi uma tarefa exclusiva das operárias (Fig. 1). A forrageadora retornava ao ninho com um pedaço de presa visível entre as mandíbulas, um pouco maior que sua cabeça e em seguida, dividia-o com outras fêmeas, gastando em média

2100s \pm 1920s (120s – 8460s, n= 72) durante esta atividade. Os materiais coletados pelas vespas são: água, carboidratos, material para construção do ninho e proteína animal (Wilson 1971; Hunt et al. 1987) e dentre estes materiais, a coleta de presa é a que envolve comportamentos mais complexos como o reconhecimento da presa, a habilidade de predação e a capacidade de retorno ao ninho (Wilson 1971; Ugolini & Cannicci 1998).

27. Forrageamento de néctar: Nessa atividade, que foi mais freqüente para operárias (Fig.1), uma vespa retornava ao ninho aparentemente sem nada entre as mandíbulas, porém, ao chegar ao ninho sempre executava trofalaxia com adultos e em seguida com larvas, alimentando-os. O tempo gasto nesta tarefa foi em média 2160s \pm 2460s (60s – 14520s, n= 174). Em *Mischocyttarus mastigophorus* quase todas as vespas dedicam parte de seu tempo à coleta de néctar (O'Donnell 1998b) e como observado em *M. consimilis* (Montagna et al. 2009), as forrageadoras de *P. versicolor* dedicaram a maior parte da atividade forrageadora à coleta de néctar (Prezoto et al. 2006).

28. Forrageamento de água: Este comportamento foi exclusivo do repertório de operárias (Fig. 1) que ao retornarem ao ninho traziam uma gotícula transparente e visível entre as mandíbulas, a qual podia ou não ser dividida com outros indivíduos da colônia, que em seguida, depositavam sobre as células, especialmente aquelas que continham pupas, gastando em média 360s \pm 240s (120s – 1200s, n= 11). A busca de água deve-se a necessidade de resfriamento do ninho, servindo como um componente no controle da temperatura (Akre 1982; Greene 1991).

29. Forrageamento de polpa de madeira: Rainha ou operária retornavam da atividade forrageadora com um pedaço de polpa de madeira visível entre as mandíbulas, em geral, mais escuros que as presas e de menor tamanho. Este material era utilizado para iniciar uma nova célula, acrescentar material numa célula com larva em desenvolvimento ou era depositado sobre uma pupa. O tempo médio na coleta desse material foi de 960s \pm 1500s

(60s – 7320s, n= 67) e a frequência foi semelhante para ambas as castas (Fig.1). Dentre os materiais coletados por *M. consimilis* a polpa de madeira representou 16,67% das coletas (Montagna et al. 2009), corroborando com dados para *Parachartergus fraternus*, no qual 17,43% dos retornos das forrageadoras foram com materiais sólidos durante a fase de pré-emergência, porém este valor cai para 9,17% durante a fase de pós-emergência (Paula et al. 2003). É possível observar um maior número de retornos com recursos sólidos (polpa de madeira e presa) durante o estágio de pré-emergência, o que explica as necessidades desses recursos para crescimento do ninho e cuidado com os imaturos (Raveret-Richter 2000; Andrade & Prezoto 2001; Resende et al. 2001).

30. Forrageamento mal-sucedido: Neste caso, a forrageadora retornava ao ninho sem nada visível entre as mandíbulas, não efetuava trofalaxis com adultos e nem alimentava larvas, e em seguida, executava auto-limpeza corporal. Pode-se avaliar que de todas as incursões feitas por forrageadoras, 22,14% foram mal sucedidas (Montagna et al. 2009), um valor menor dos que os 64,3% de coletas mal sucedidas descritas para as forrageadoras de *P. simillimus* (Elisei et al. 2008).

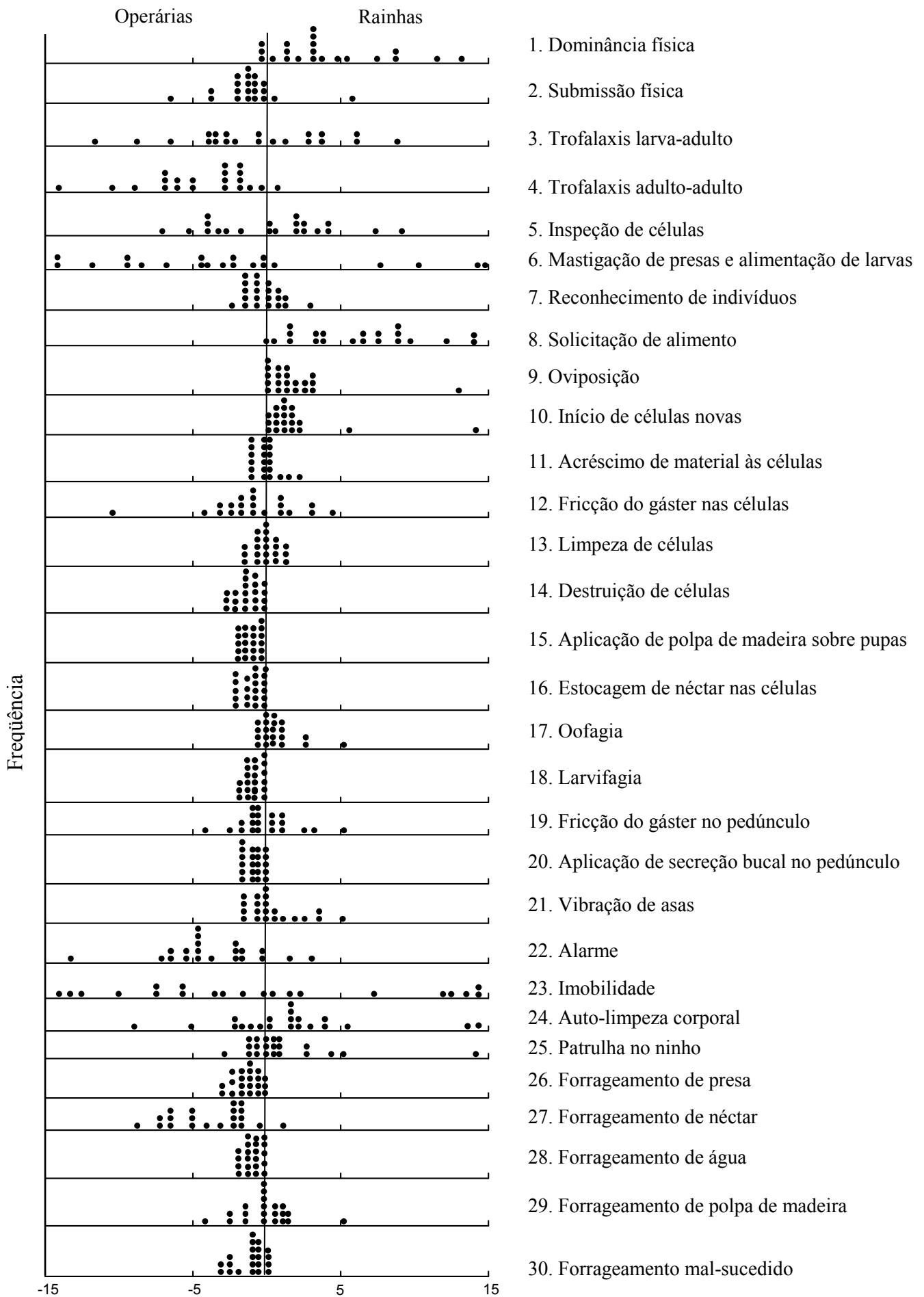


Figura 1. Diferenças na proporção do número de vezes que cada comportamento foi registrado entre rainhas e operárias em 21 ninhos de *Mischocyttarus consimilis*. Valores positivos (a direita da linha vertical) indicam maior frequência do comportamento em rainhas e valores negativos, maior frequência em operárias.

Os resultados da Fig. 2 permitem-nos inferir que existe uma nítida divisão comportamental entre as castas, pois o tipo de casta explicou significativamente o padrão obtido pela ordenação (Pillai-Trace=0,736; F=54,355; gl=2 e 39; p<0,001). No repertório comportamental de *M. consimilis* os comportamentos que mais contribuíram para separar as amostras, das duas castas foram: C1 (dominância física) e C8 (solicitação de alimento), os quais foram mais significativos e, de fato caracterizam o repertório de rainhas. Já os comportamentos que caracterizaram a casta operária foram: C4, C14, C22, C26, C27 e C30, que correspondem respectivamente aos comportamentos de trofalaxis adulto-adulto, destruição de células, alarme, forrageamento de presas, forrageamento de néctar e forrageamento mal-sucedido, sendo a maioria destes voltados à manutenção da colônia.

Pode-se inferir dessa forma que a rainha permanece um tempo maior no ninho e se dedica com maior intensidade a atividades ligadas à hierarquia de dominância, recebendo mais alimento do que as operárias, uma vez que o ato comportamental de solicitar alimento foi mais significativo para esta casta. Já as operárias executam tarefas diretamente ligadas à manutenção, sobrevivência e sucesso das colônias, portanto, é possível diferenciar comportamentalmente as castas rainha e operária de *M. consimilis*.

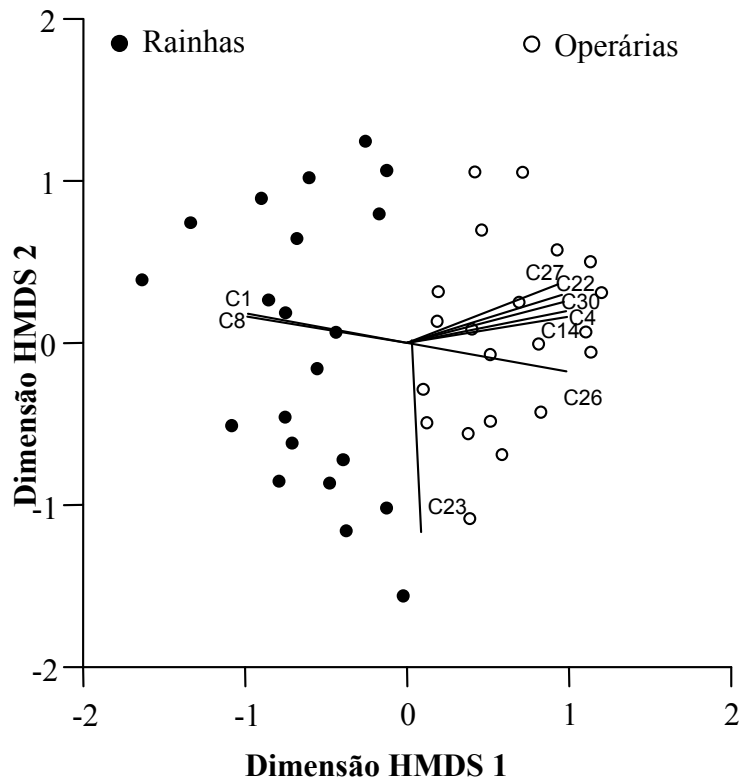


Figura 2. Ordenação por escalonamento multidimensional híbrido, em duas dimensões (stress=0,25), dos ninhos de *Mischocyttarus consimilis* (21 registros para rainhas, pontos preenchidos, e 21 para operárias, pontos vazios) de acordo com os atos comportamentais. C1= dominância física, C4= trofalaxis adulto-adulto; C8= solicitação de alimento, C14= destruição de células; C22= alarme; C23= imobilidade; C26= forrageamento de presa; C27= forrageamento de néctar; C30= forrageamento mal-sucedido.

Agradecimentos

Nossos agradecimentos ao CNPq pelo suporte financeiro concedido na forma de bolsa de mestrado ao segundo autor. Processo Bolsa CNPq – 132211/2008-4.

Referências

- Akre D (1982) Social wasps. In: Hermann H.R. (ed.), Social insects. Academic Press, New York, pp 1-105
- Altmann J (1974) Observation study of behavior: sampling methods. Behaviour 48:227-267
- Andrade FR, Prezoto F (2001) Horários da atividade forrageadora e material coletado por *Polistes ferreri* Saussure, 1853 (Hymenoptera: Vespidae), nas diferentes fases de seu ciclo biológico. Rev Bras Zooc 3:117-128
- Bonavita-Cougourdan A, Theraulaz G, Bagnères AG, Roux M, Pratte M, Provost E, Clément JL (1991) Cuticular hydrocarbons, social organization and ovarian development in a polistine wasp: *Polistes dominulus* Christ. Comp Biochem Physiol 100:667-680
- Brian MV (1958) The evolution of queen control in the social Hymenoptera. Proc 10th Int Congr Ent 2:497-502
- Dani FR, Jeanne RL, Clarke SR, Jones RG, Morgan, ED, Francke W, Turillazzi S (2000) Chemical characterization of the alarm pheromone in the venom of *Polybia occidentalis* and volatiles from the venom of *P. sericea*. Physiol Entomol 25:363-369
- Dapporto L, Santini A, Dani FR, Turillazzi S (2007) Workers of a *Polistes* paper wasp detect the presence of their queen by chemical cues. Chem Senses 32:795-802
- Dapporto L, Theodora P, Spacchini C, Pieraccini G, Turillazzi S (2004) Rank and epicuticular hydrocarbons in different populations of the paper wasp *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae). Insectes Soc 51:279-286
- Deleurance EP (1950) Sur le mécanisme de las monogynie fonctionnelle chez les *Polistes* (Hyménoptères, Vespides). C R Hebd Seances Acad Sci 230:782-784

- Downing HA, Jeanne RL (1983) Correlation of season and dominance status with activity of exocrine glands in *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae). *J Kans Entomol Soc* 56:387-397
- Elisei T, Guimarães DL, Ribeiro-Jr C, Melo AC, Grazinoli DJ, Lopes JFS, Prezoto F (2008) Influence of environmental factors on the activity of the paper wasp *Polistes simillimus* (Hymenoptera: Vespidae). *Sociobiology* 51:219-230
- Faith DP, Minchin PR, Belbin L (1987) Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Plant Ecol* 69:57-68
- Fortunato A, Dani FR, Sledge MF, Fondelli L, Turillazzi S (2004) Alarm communication in *Ropalidia* social wasps. *Insectes Soc* 51:299-305
- Gadagkar R (1991) *Belonogaster*, *Mischocyttarus*, *Parapolybia*, and independent-founding *Ropalidia*. In: Ross KG, Matthews RW (eds.) *The social biology of wasps*, Cornell University, Ithaca, pp 149-190
- Gadagkar R, Joshi NV (1984) Social organization in the Indian wasp *Ropalidia cyathiformis* (Fab.) (Hymenoptera: Vespidae). *Z Tierpsychol* 64:15–32
- Gadagkar R, Bhagavan S, Chandrashekara K, Vinutha C (1991) The role of larval nutrition in pre-imaginal biasing of caste in the primitively eusocial wasp *Ropalidia marginata* (Hymenoptera: Vespidae). *Ecol Entomol* 16:435-440
- Giannotti E (1992) Estudos biológicos e etológicos da vespa social neotropical *Polistes (Aphanilopterus) lanio lanio* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera, Vespidae). Tese de doutoramento, UNESP, Rio Claro-SP, 212p
- Giannotti E (1999) Social organization of the eussocial wasp *Mischocyttarus cerberus styx* (Hymenoptera: Vespidae). *Sociobiology* 33:325-336
- Giannotti E, Machado VLL (1999) Behavioral castes in the primitively eussocial wasp *Polistes lanio* Fabricius (Hymenoptera: Vespidae). *Rev Bras Entomol* 43:185-190

- Greene A (1991) *Dolichovespula* and *Vespula*. In: Ross KG, Matthews RW (eds.) The social biology of wasps, Cornell University, Ithaca, pp 263-304
- Heldmann G (1936) Über das Leben auf Wabe mit mehreren überwinterten Weibchen von *Polistes gallica* L. Biol Zentralbl 56:389-400
- Hunt JH (1991) Nourishment and the evolution of the social Vespidae. In: Ross KG, Matthews RW (eds.) The social biology of wasps, Cornell University, Ithaca, pp 426-450
- Hunt JR, Jeanne RL, Baker A, Grogan DE (1987) Nutrient dynamics of a swarm-founding social wasp species *Polybia occidentalis* (Hymenoptera: Vespidae). Ethology 75:291-305
- Ishay J (1965) The influence of cooling and queen pheromone in cell building and nest architecture by *Vespa orientalis* (Vespinae, Hymenoptera). Insectes Soc 20:243-252
- Ishay J, Ikan R (1968) Food exchange between adults and larvae in *Vespa orientalis* F. Anim Behav 16:298-303
- Jeanne RL (1972) Social biology of the neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. Bull Mus Comp Zool 144:63-150
- Jeanne RL (1980) Evolution of social behavior in the Vespidae. Annu Rev Entomol 25:371-396
- Jeanne RL (1982) Evidence for alarm substance in *Polistes canadensis*. Experientia 38:329-330
- Jeanne RL (1991) The swarm-founding Polistinae. In: Ross KG, Matthews RW (eds) The social biology of wasps. Cornell University Press, Ithaca, NY, pp 389-425.
- Keeping MG (2002) Reproductive and worker castes in the primitively eusocial wasp *Belonogaster petiolata* (DeGeer) (Hymenoptera: Vespidae): evidence for pre-imaginal differentiation. J Insect Physiol 48:867-879

- Keller L, Nonacs P (1993) The role of queen pheromones in social insects: queen control or queen signal? *Anim Behav* 45:787–794
- Kojima J (1994) Evidence for an alarm pheromone in the Old World, swarm-founding paper wasp, *Ropalidia romandi* (Le Guillou) (Hymenoptera: Vespidae). *J Aust Entomol Soc* 33:45–47
- Landolt PJ, Heath RR, Reed HC, Manning K (1995) Pheromonal mediation of alarm in the eastern yellowjacket (Hymenoptera: Vespidae). *Fla Entomol* 78:101-108
- Machado VLL (1984) Análise populacional de colônias de *Polybia (Myrapetra) paulista* (Ihering 1896) (Hymenoptera, Vespidae). *Rev Bras Zool* 2:187-201
- Marques OM (1996) Vespas sociais (Hymenoptera, Vespidae): características e importância em agrossistemas. *Insecta* 5:13-39
- Michener CD (1974) The social behavior of the bees: a comparative study. Harvard University Press, Cambridge, 404p
- Monnin T (2006) Chemical recognition of reproductive status in social insects. *Ann Zool Fenn* 43:515-530
- Montagna TS, Torres VO, Dutra CC, Suarez YR, Antonialli Junior WF, Alves Junior VV (2009) Study of the foraging activity of *Mischocyttarus consimilis*. *Sociobiology* 53:131-140
- O'Donnell S (1998a) Reproductive caste determination in eussocial wasps (Hymenoptera: Vespidae). *Annu Rev Entomol* 43:323-346
- O'Donnell S (1998b). Dominance and polyethism in the eussocial wasp *Mischocyttarus mastigophorus* (Hymenoptera: Vespidae). *Behav Ecol Sociobiol* 43:327-331
- Oliveira SA, Lopes JFS, Prezoto F (2006) Dominance hierarchy in different stages of development in colonies of the neotropical eussocial paper wasp *Polistes versicolor* (Hymenoptera, Vespidae). *Sociobiology* 48:515-526

- Ono M, Terabe H, Hori H, Sasaki M (2003) Components of giant hornet alarm pheromone. *Nature* 424:637-638
- Panek LM, Gamboa GL, Espelie KE (2001) The effect of a wasp's age on its cuticular hydrocarbon profile and its tolerance by nestmate and non-nestmate conspecifics (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera: Vespidae). *Ethology* 107:55-63
- Pardi L (1948) Dominance order in *Polistes* wasps. *Physiol Zool* 21:1-13
- Paula LC, Andrade FR, Prezoto F (2003) Foraging behavior in the neotropical swarm-founding wasp *Parachartergus fraternus* (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae: Epiponini) during different phases of the biological cycle. *Sociobiology* 42:735-744
- Post DC, Jeanne RL, Erickson EHJr. (1988) Variation in behavior among workers of the primitively social wasp *Polistes fuscatus variatus*. In: Jeanne RL (ed.) *Interindividual behavioral variability in social insects*, Westview Press, Boulder, pp 283-322
- Pratte M, Jeanne RL (1984) Antenal drumming behavior in *Polistes* wasps (Hymenoptera, Vespidae). *Z Tierpsychol* 66:177-188
- Prezoto F, Gobbi N (2003) Patterns of honey storage in nests of the neotropical paper wasp *Polistes simillimus* Zikán, 1951 (Hymenoptera: Vespidae). *Sociobiology* 41:437-442
- Prezoto F, Giannotti E, Machado VLL (1994) Atividade forrageadora e material coletado pela vespa social *Polistes simillimus* Zikán, 1951 (Hymenoptera, Vespidae). *Insecta* 3:11-19
- Prezoto F, Santos-Prezoto HH, Machado VLL, Zanuncio JC (2006) Prey captured and used in *Polistes versicolor* (Olivier) (Hymenoptera: Vespidae) nourishment. *Neotrop Entomol* 35:707-709

- Queller DC, Strassmann JE (1989) Measuring inclusive fitness in social wasps. In: Breed MD, Page RE (eds) The genetics of social evolution. Genet Sel Evol Westview Press, Boulder, pp 103-122
- Raveret-Richter M (2000) Social wasp (Hymenoptera: Vespidae) foraging behavior. Annu Rev Entomol 45:121-150
- Resende JJ, Santos GMM, Bichara-Filho CC, Gimenes M (2001) Atividade diária de busca de recursos pela vespa social *Polybia occidentalis occidentalis* (Olivier, 1791) (Hymenoptera: Vespidae). Rev Bras Zool 3:105-115
- Robinson GE, Vargo EL (1997) Juvenile hormone in adult eusocial Hymenoptera: gonadotropin and behavioral pacemaker. Arch Insect Biochem Physiol 35:559-583
- Röseler PF (1991) Reproductive competition during colony establishment. In: Ross KG, Matthews RW (eds.) The social biology of wasps, Cornell University, Ithaca, pp 309-335
- Rossi AM, Hunt JH (1988) Honey supplementation and its developmental consequences: evidence for food limitation in a paper wasp, *Polistes metricus*. Ecol Entomol 13:437-442
- Silveira OT (2006) Revision of the subgenus *Kappa* de Saussure of *Mischocyttarus* de Saussure (Hym.; Vespidae, Polistinae, Mischocyttarini). Zootaxa 1321:1-108
- Sledge MF, Boscaro F, Turillazzi S (2001) Cuticular hydrocarbons and reproductive status in the social wasp *Polistes dominulus*. Behav Ecol Sociobiol 49:401-409
- Sledge MF, Dani FR, Fortunato A, Maschwitz U, Clarke SR, Francescata R, Hasim R, Morgan ED, Jones GR, Turillazzi S (1999) Venom induces alarm behavior in the social wasp *Polybioides raphigastra* (Hymenoptera: Vespidae): an investigation of alarm behavior, venom volatiles and sting autotomy. Physiol Entomol 24:234-239

- Spradbery JP (1991) Evolution of queen number and queen control. In: Ross KG, Matthews RW (eds.) The social biology of wasps, Cornell University, Ithaca, pp 336-388
- Strassmann JE (1979) Honey caches help female paper wasps (*Polistes annularis*) survive Texas winters. *Science* 204:207-209
- Strassmann JE, Meyer DC, Marlock RL (1984) Behavioral castes in the social wasp, *Polistes exclamans* (Hymenoptera: Vespidae). *Sociobiology* 8:211-224
- Tibbetts EA (2006). Badges of status in worker and gyne *Polistes dominulus* wasps. *Ann Zool Fenn* 43: 575-582
- Turillazzi S, Ugolini A (1979) Rubbing behaviour in some European *Polistes* (Hymenoptera: Vespidae). *Monit Zool Ital* 16:75–88
- Ugolini A, Cannicci S (1998) Homing in paper-wasps. In: Turillazzi S, West-Eberhard MJ (eds.) Natural history and evolution of paper wasps. Oxford University Press, 427p
- Valadão R (1986) Dados sobre a interação prole-adultas em *Polistes versicolor*, Olivier (Vespidae, Polistinae). Dissertação de mestrado, UNESP, Rio Claro-SP, 136p
- Von Ihering R (1896) L'état des guêpes sociaux du Brésil. *Bull Soc Zool Fr* 21:159-162
- West-Eberhard MJ (1969) The social biology of polistine wasps. *Univ Mich Mus Zool Spec Publ* 140:1–110
- Wilson EO (1971) The insect societies. Cambridge, The Belknap Press, 548p
- Zara FJ, Balestieri JBP (2000) Behavioural catalogue of *Polistes versicolor* Oliver (Vespidae: Polistinae) post-emergence colonies. *Naturalia* 25:301-319

CAPÍTULO II

Polietismo temporal em operárias da vespa eussocial *Mischocyttarus consimilis*

Zikán, 1949 (Hymenoptera: Vespidae)

Viviana de Oliveira Torres^{1,3}; Thiago dos Santos Montagna¹; William Fernando Antonialli-Junior^{1,2}; Josué Raizer¹

¹Programa de Pós-graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade, Universidade Federal da Grande Dourados. Rodovia Dourados/Itahum, Km 12, Caixa Postal 241, 79.804-970, Dourados-MS, Brasil.

²Laboratório de Ecologia, Centro Integrado de Análise e Monitoramento Ambiental, Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul. Rodovia Dourados/Itahum, Km 12, Caixa Postal 351, 79.804-970, Dourados-MS, Brasil.

³vivianabio@yahoo.com.br

Abstract: The objective of this work was to describe how it is made the temporal polyethism among the workers of *Mischocyttarus consimilis* testing which behaviors are decisive to evaluate the changes in the workers' behavioral repertoire along of the age. The recently-emerged wasps were marked with coloreds points in the superior area of the thorax to qualify and to quantify the acts behavior from of the moment in that they emerged until

their death. Through the ordination for hybrid multidimensional scaling was possible to observe groups of behavior acts that characterized young workers and old workers. The behaviors intranidais went more frequent for young workers, while activity extranidais as the forager activity were executed more frequently by old workers. This way, it is possible to infer that, although the species presents small colonies, the workers' repertoire changes along the age, in spite of, when necessary to guarantee the maintenance of the colonies they present plasticity in the execution of the tasks.

Key words: Age, polyethism, Polistinae, workers, division of tasks.

Resumo: O objetivo deste trabalho foi descrever como ocorre o polietismo temporal entre as operárias de *Mischocyttarus consimilis* testando quais comportamentos são determinantes para avaliar as mudanças ocorridas no repertório comportamental das operárias com o decorrer da idade. Cada vespa recém-emergida foi marcada com ponto(s) colorido(s) na região superior do tórax para qualificar e quantificar os atos comportamentais desde a emergência até a sua morte. De acordo com a ordenação por escalonamento multidimensional híbrido foi possível observar grupos de atos comportamentais que caracterizaram operárias jovens e operárias velhas. Os comportamentos intranidais foram mais frequentes para operárias jovens, enquanto atividade extranidais como a atividade forrageadora foram executados com maior frequência por operárias velhas. Deste modo, é possível concluir que, ainda que a espécie apresente colônias pequenas, o repertório das operárias sofre clara mudança ao longo da idade, apesar de, quando necessário para garantir a manutenção das colônias apresentem plasticidade na execução das tarefas.

Palavras-chave: Idade, polietismo, Polistinae, operária, divisão de tarefas.

Introdução

A divisão de tarefas não reprodutivas entre companheiras de ninho, conhecida como polietismo, é uma das maiores vantagens evolutivas que promoveu o sucesso ecológico dos insetos sociais (Wilson 1990), porém um dos maiores desafios é identificar quais fatores regulam esse polietismo dentro dos diferentes táxons de insetos sociais (Oster & Wilson 1978; Jeanne 1986; Page et al. 1989). Por muito tempo reconheceu-se que o status reprodutivo era adquirido por meio de interações de dominância nas vespas eussociais Polistinae (Pardi 1948; West-Eberhard 1969), porém estudos mais atuais têm evidenciado que essas interações de dominância podem também estruturar o polietismo em várias espécies (Reeve & Gamboa 1987; Jeanne 1991a; O'Donnell & Jeanne 1995; O'Donnell 1995, 1998a, 1998b).

De acordo com O'Donnell (1998b) as interações de dominância e o polietismo têm possivelmente evoluído nos Polistinae, dos gêneros mais basais (vespas com fundação independente, incluindo *Mischocyttarus* spp.), para os gêneros mais derivados (vespas com fundação por enxame, como nos Epiponini), pois a especialização das forrageadoras e a divisão de tarefas aumentam com o aumento da colônia.

A divisão de trabalho entre rainhas e operárias e entre as operárias, em geral, aumenta com o tamanho da colônia eussocial nos Hymenoptera (Jeanne 1986). O grau de polietismo temporal varia de acordo com a espécie de inseto e parece estar relacionado ainda ao tamanho de colônia (Wilson 1971; Jeanne 1999). Pois em colônias de formigas, abelhas, vespas e térmitas que possuem de milhares a milhões de indivíduos há uma nítida divisão de tarefas e operárias altamente especializadas (Jeanne 1986, 2003; Hölldobler & Wilson 1990; Seeley 1995). Contudo, em colônias pequenas, com menos de cem indivíduos

há uma tendência dessas operárias em executar diferentes tarefas diariamente, como ocorre, por exemplo, nos gêneros *Polistes* (Post et al. 1988; Reeve 1991) e *Bombus* (Cameron & Robinson 1990).

Logo, acredita-se que o tamanho da colônia seja uma das correlações mais importantes no aumento da especialização comportamental, pois em colônias com maior número de indivíduos as operárias podem se especializar em desenvolver determinadas tarefas (Oster & Wilson 1978; Jeanne 1991b; Jeanne & Nordheim 1996; Karsai & Wenzel 1998). Além disso, quando os indivíduos aperfeiçoam-se numa tarefa há uma maior eficiência, que é convertida em benefício para a colônia como um todo, podendo levar à redução do tempo de execução entre as tarefas (Seeley 1982).

Estudos realizados com *Polybia occidentalis* (O'Donnell & Jeanne 1993) mostraram que existe uma correlação entre a taxa de hormônio juvenil e o polietismo temporal dessa espécie, sendo que a taxa hormonal aumenta à medida que as operárias diminuem a realização de atividades intra-nidais e iniciam tarefas extra-nidais. Contudo, em *Ropalidia marginata* apesar de existir um “forte” polietismo temporal entre as operárias foi comprovado por Agrahari & Gadagkar (2003) que este não se altera quando há manipulação das operárias com aplicação de hormônio juvenil.

Dada a importância da divisão de trabalho para o sucesso evolutivo das vespas sociais o objetivo deste trabalho foi descrever o polietismo temporal entre as operárias de *M. consimilis*, testando quais comportamentos são determinantes para avaliar as mudanças ocorridas no repertório comportamental das operárias com o decorrer da idade.

Material e métodos

As observações comportamentais foram realizadas de janeiro a julho de 2008 em 5 colônias de *M. consimilis*, em condições naturais, nidificadas em prédios da Universidade Federal da Grande Dourados, Dourados/MS, região Centro-Oeste do Brasil (Latitude: 22°13'16"S, Longitude: 54°48'20"W). Todas as colônias observadas estavam no período de pós-emergência de acordo com a classificação proposta por Jeanne (1972).

Durante as observações foram monitoradas 97 operárias, correspondendo a 26, 21, 15, 18 e 17 vespas, respectivamente, nas colônias 1, 2, 3, 4 e 5. Para a observação comportamental das operárias de acordo com a idade, estas foram marcadas com ponto(s) colorido(s) na região superior do tórax, com tinta para aerodelismo, logo após sua emergência, similar ao método usado por Nakata (1996). Em seguida, as operárias foram observadas por 1 (uma) hora, três vezes por semana e em diferentes horários do dia para quantificar os atos comportamentais executados pelos indivíduos de acordo com sua idade.

Para análise das diferenças comportamentais das operárias de acordo com a idade foram pré-estabelecidos intervalos de 5 dias de idade, desde a emergência até a morte do indivíduo, considerado a partir de seu desaparecimento do ninho. Para se obter um gradiente representativo destas diferenças comportamentais as observações de cada operária em cada idade foram ordenadas por escalonamento multidimensional híbrido (Faith et al. 1987). Para tal, considerou-se o índice de associação de Bray-Curtis a partir da matriz de frequências comportamentais por operárias/por intervalo de idade, padronizada pela soma das frequências de cada comportamento em cada intervalo. Para identificar se o padrão comportamental diferia entre as idades das operárias utilizou-se um modelo geral linear em que o gradiente obtido pela ordenação é a variável dependente e o intervalo de idade a variável independente (Análise de variância multivariada - MANOVA, estatística Pillai Trace).

Resultados e Discussão

O padrão comportamental obtido por escalonamento multidimensional híbrido (HMDS) pode ser representado em duas dimensões (Figura 1). Esta ordenação recuperou um gradiente em que existem comportamentos executados com maior frequência pelas operárias mais jovens, enquanto outros são mais comuns em operárias à medida que vão envelhecendo (Fig. 1). Em um modelo de análise de variância multivariada, a idade explicou significativamente o principal padrão de variação comportamental (obtido por HMDS) das vespas (Pillai-Trace = 0,806; $F = 2,195$; $gl = 24$ e 78 ; $p = 0,005$).

Os comportamentos C12, C13, C14, C16, C19, C20 e C26, que correspondem respectivamente aos atos comportamentais de fricção do gáster nas células, limpeza de células, destruição de células, estocagem de néctar nas células, fricção do gáster no pedúnculo, aplicação de secreção bucal no pedúnculo e patrulha no ninho, são executados com maior frequência pelo grupo de amostras do lado esquerdo da Figura 1A. Essas amostras são representadas por pontos na Fig. 1B, sendo que o tamanho destes pontos é diretamente proporcional à idade da operária, logo podemos afirmar que esses comportamentos são mais frequentes entre as operárias mais jovens de *M. consimilis* (Fig. 1B). Esses comportamentos estão ligados à manutenção da colônia, evidenciando que os indivíduos jovens permanecem a maior parte de seu tempo no ninho. Como nesta espécie, as operárias jovens de *Polistes canadensis* executaram com maior frequência atividades no ninho como alimentar larvas e verificar células com larvas, saindo apenas para afastar-se de ataques de companheiras com vôos curtos (Giray et al. 2005).

Os comportamentos C4, C5, C6 e C26 (trofalaxis adulto-adulto, inspeção de células, mastigação de presas e alimentação de larvas e forrageamento de presas) são atos

comportamentais executados com maior frequência pelas operárias que estão agrupadas nas amostras à direita da Fig. 1A. De acordo com a Figura 1B esses atos comportamentais são mais frequentes para operárias mais velhas, os quais estão diretamente ligados à alimentação de adultos e imaturos e principalmente à atividade forrageadora. Esses resultados permitem-nos inferir que, de fato ocorre uma divisão de trabalho, entre grupos de operárias mais jovens e aquelas consideradas mais velhas e experientes, como ocorre em *Polistes versicolor*, na qual a tarefa de alimentar larvas aumenta em frequência a medida que a fêmea envelhece, e está ligada diretamente à atividade forrageadora (Zara & Balestieri 2000). Contudo, em *Mischocyttarus cerberus styx*, as operárias iniciam a atividade forrageadora já na primeira semana de vida, numa taxa de 22,5%, atingindo 81,5% na segunda semana, permanecendo entre 49,5% e 65,5% da terceira à oitava semana. Além disso, o início dessa atividade logo na primeira semana foi o motivo da alta mortalidade de operárias novas desta espécie (Giannotti 1999). Já as operárias de *Polistes lanio* não forragearam na primeira semana de vida, provavelmente porque essas colônias são mais numerosas do que as de *Mischocyttarus* e as operárias não tem a necessidade de iniciar essa atividade tão jovem (Giannotti & Machado 1994). Também como *M. consimilis*, as operárias mais velhas de *P. canadensis* executam a atividade de forrageamento e troca de alimento com maior frequência do que as mais jovens (Giray et al. 2005), Além disso, as operárias mais velhas são as guardiãs atuando na defesa da colônia com uma frequência maior (Giray et al. 2005).

Semelhantemente às colônias de *M. consimilis*, *P. versicolor* exibem um “fraco” polietismo temporal, pois a maioria das atividades foi executada durante todo o período de vida, evidenciando uma alta plasticidade comportamental entre as operárias (Zara & Balestieri 2000). Esta plasticidade comportamental, no entanto, parece ser benéfica à sobrevivência tanto de *Mischocyttarus* quanto de *Polistes*, pois ambos os gêneros

apresentam espécies com colônias pequenas e de fundação independente (Giannotti 1999; Giannotti & Machado 1994).

Contudo, os comportamentos C7 e C23 (reconhecimento de indivíduos e imobilidade) são executados com maior frequência por algumas amostras e não por outras, ocorrendo independentemente da idade da operária (Fig. 1A e B). Já em estudos realizados com *P. canadensis* além do comportamento de permanecer inativo no ninho, o ato de dar alarme contra parasitas e/ou predadores no ninho também foram executados pelas operárias independentemente da idade (Giray et al. 2005). A imobilidade foi um ato comportamental executado por operárias de *P. versicolor* durante toda sua fase adulta, tendo um pico durante os primeiros 5 dias de vida de 58% de todo o seu tempo, porém esta atividade sofre quedas a partir do momento que as operárias iniciam a realização de novas tarefas, permanecendo assim, menos tempo imóvel (Zara & Balestieri 2000).

Assim como relatado por West-Eberhard (1996) para várias espécies de vespas papel, as operárias mais jovens de *M. consimilis* desenvolvem tarefas intra-nidais com maior frequência do que as mais velhas, como o cuidado com a prole, enquanto as mais velhas desempenham mais tarefas de altos riscos como a atividade forrageadora e a defesa do ninho. Essa realocação de tarefas ao longo da idade da operária é conhecida pré-determinação genética (Page & Robinson 1990; O'Donnell 1996) e pelas condições da colônia, como o tamanho e a idade da prole, danos no ninho, presença de predadores e parasitas, e o tamanho e a idade da população de operárias (Wilson 1971; Oster & Wilson 1978; Calabi 1988; Cameron & Robinson 1990; O'Donnell & Jeanne 1992; Robinson 1992; Inoue et al. 1996; Naug & Gadagkar 1998).

Por outro lado, esse polietismo como já descrito em *Mischocyttarus mastigophorus* pode ser afetado pelas interações rainha-operária e operária-operária (O'Donnell 1998b). As rainhas de espécies que apresentam fundação independente atuam como principais

precursoras, regulando comportamentalmente as tarefas a serem realizadas pelas operárias (Reeve & Gamboa 1987; Gamboa et al. 1990), contudo, a interação de dominância entre operárias pode em algumas espécies induzir a atividade forrageadora por outras operárias (Premnath et al. 1995; O'Donnell 1998a). Além disso, a dominância por operárias pode ter um papel na estruturação do polietismo, mesmo que essas operárias tenham pequeno efeito na competição reprodutiva dentro da colônia (O'Donnell 1998b).

A existência de polietismo temporal influencia as tarefas desenvolvidas dentro das colônias tanto de espécies primitivamente quanto em altamente sociais, sugerindo o envolvimento de um mecanismo antigo e provavelmente presente nos ancestrais solitários dos Hymenoptera sociais (West-Eberhard 1996).

Outro ponto relevante é que, recentemente estudos com espécies que constroem grandes colônias, como as vespas eussociais enxameantes como *P. occidentalis* demonstram que a variação dos títulos de hormônio juvenil (JH) ao longo da idade afetam o polietismo temporal (O'Donnell & Jeanne 1993), no qual a taxa desse hormônio aumenta à medida que as operárias diminuem a realização de atividades intra-nidais e iniciam tarefas extra-nidais. Por outro lado, Agrahari & Gadagkar (2003) testaram a influência da aplicação de hormônio juvenil em operárias de *R. marginata*, a qual apresenta um polietismo temporal acentuado, porém neste caso a variação dos títulos deste hormônio não afetou o polietismo nesta espécie. Em *R. marginata* o polietismo temporal parece estar mais correlacionado com a idade relativa do que com a idade absoluta das operárias em colônias sob condições laboratoriais, indicando que os indivíduos ajustam seus comportamentos ontogênicos ao suprimento de desenvolvimento de tarefas, além disso, as condições estáveis de laboratório devem contribuir para este resultados (Naug & Gadagkar 1998).

Algumas espécies de gêneros primitivamente sociais como *Polistes* mostram uma correlação fraca ou inexistente entre a idade das operárias e as tarefas por elas

desenvolvidas (Cameron 1989; Cameron & Robinson 1990; Jeanne 1991a; Giray et al. 2005), além disso, fatores como o tamanho do corpo e a composição da colônia têm melhor correlação com as mudanças comportamentais individuais na transição de execução de tarefas intra-nidais para tarefas como a atividade forrageadora (Brian 1952; Free 1955; Cameron 1989; Röseler & Van Honk 1990). Logo, *R. marginata* (Naug & Gadagkar 1998) e *P. occidentalis* (Jeanne et al. 1988), vespas eussociais primitivas, mas com colônias grandes e fundações por enxame têm uma divisão mais clara de tarefas ao longo da idade. Além disso, o polietismo temporal bem definido nas colônias de *P. occidentalis* nos leva a crer que um maior número de trabalhadores de todas as idades gera uma divisão de tarefas mais homogênea dentro da colônia (Giray et al. 2005). Desta forma, um suprimento e uma demanda mais estável nessas colônias levam a um polietismo temporal mais consistente, ou seja, mais forte (Karsai & Wenzel 1998).

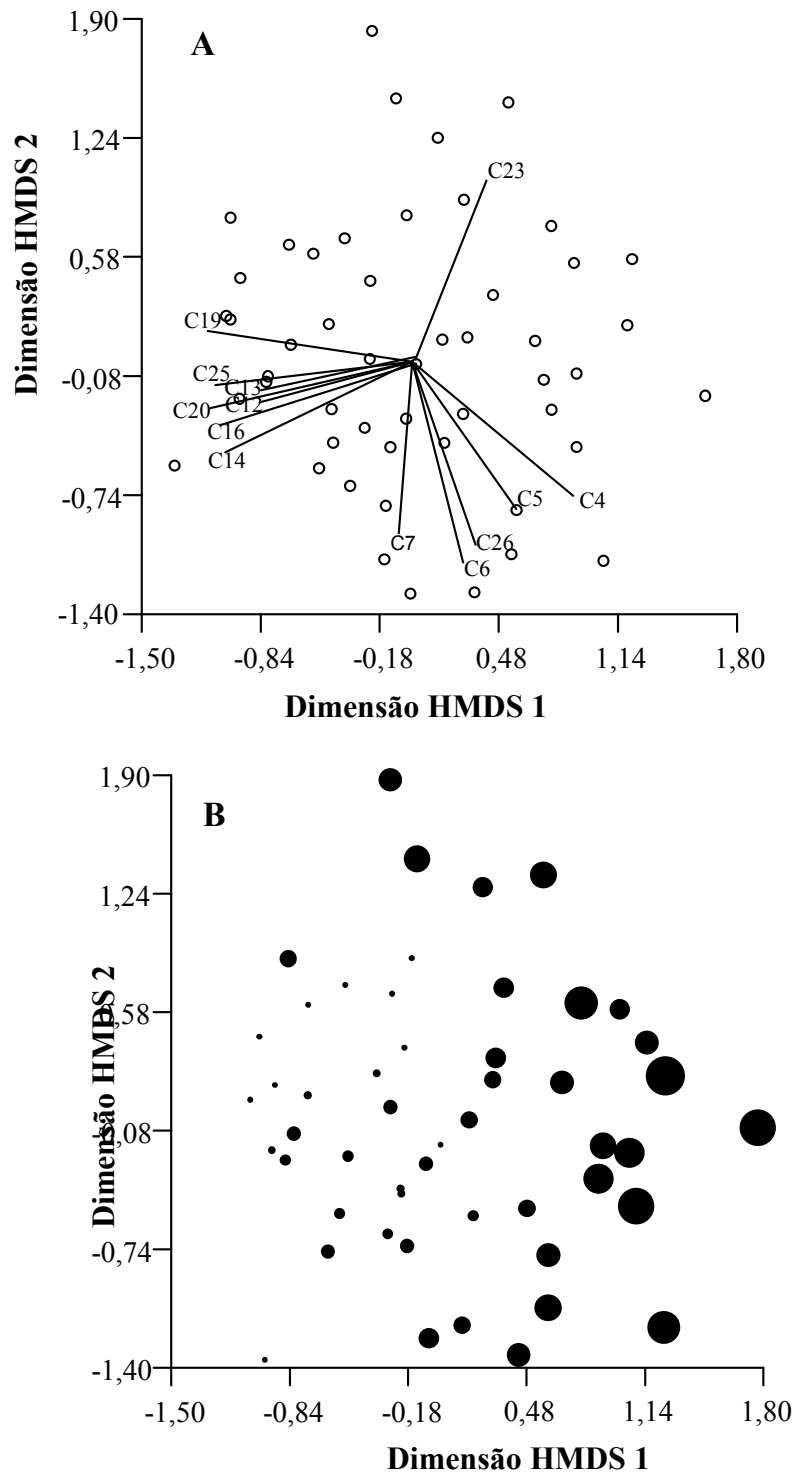


Figura 1. Ordenação das observações comportamentais de operárias de *Mischocyttarus consimilis* em cinco colônias, por escalonamento multidimensional híbrido (HMDS) em duas dimensões (stress = 0,27). Em **A** os vetores representam a contribuição relativa de cada comportamento para o plano da ordenação. Em **B**, o tamanho dos pontos é diretamente proporcional à idade das operárias. C4= trofalaxis adulto-adulto; C5= inspeção de células; C6= mastigação de presas e alimentação de larvas; C7= reconhecimento de indivíduos; C12= fricção do gáster nas células; C13= limpeza de células; C14= alarme; C16= estocagem de néctar nas células; C19= fricção do gáster no pedúnculo; C20= aplicação de secreção bucal no pedúnculo; C23= imobilidade; C25= patrulha no ninho; C26= forrageamento de presa.

Agradecimentos

Nossos agradecimentos ao CNPq pelo suporte financeiro concedido na forma de bolsa de mestrado ao segundo autor. Processo Bolsa CNPq – 132211/2008-4.

Referências

- Agrahari M, Gadagkar R (2003) Juvenile hormone accelerates ovarian development and does not affect age polyethism in the primitively eussocial wasp, *Ropalidia marginata*. *J Insect Physiol* 49:217-222
- Brian AD (1952) Division of labour and foraging in *Bombus agrorum* Fabricius. *J Anim Ecol* 21:223-240
- Calabi P (1988) Behavioral flexibility in Hymenoptera: a re-examination of the concept of caste. In: Trager JC (ed) *Advances in Myrmecology*, E J Brill, Leiden: 237-258
- Cameron SA (1989) Temporal patterns of division of labor among workers in the primitively eussocial bumble bee, *Bombus griseocollis* (Hymenoptera: Apidae). *Ethology* 80:137-151
- Cameron SA, Robinson GE (1990) Juvenile hormone does not affect division of labor in bumble bee colonies (Hymenoptera: Apidae). *Ann Entomol Soc Am* 83:626-631
- Faith DP, Minchin PR, Belbin L (1987) Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Plant Ecol* 69:57-68
- Free JB (1955) The division of labour within bumblebee colonies. *Insect Soc* 2:195-212

- Gamboa GJ, Wacker TL, Scope JA, Cornell TJ, Shellman-Reeve J. (1990) The mechanism of queen regulation of foraging by workers in paper wasps (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera: Vespidae). *Ethology* 85:335-343
- Giannotti E (1999) Social organization of the eussocial wasp *Mischocyttarus Cerberus styx* (Hymenoptera: Vespidae). *Sociobiology* 33:325-336
- Giannotti E, Machado VLL (1994) Longevity, life table and age polyethism in *Polistes lanio lanio* (Hymenoptera: Vespidae), a primitive eussocial wasp. *J Adv Zool* 15:95-101
- Giray T, Giovanetti M, West-Eberhard MJ (2005) Juvenil hormone, reproduction, and worker behavior in the neotropical social wasp *Polistes canadensis*. *PNAS* 9:3330-3335
- Hölldobler B, Wilson EO (1990) *The ants*. Cambridge, MA: The Belknap Press of Harvard University Press, 732p
- Inoue T, Salmah S, Sakagami SF (1996) Individual variation in worker polyethism of the Sumatran stingless bee, *Trigona (Tetragonula) minangkabau* (Apidae, Meliponinae). *Jpn J Entomol* 64:641-668
- Jeanne, R.L. 1972. Social biology of the neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. *Bull Mus Comp Zool* 144: 63-150.
- Jeanne RL (1986) The evolution of the organization of work in social insects. *Monit Zool Ital* 20:119-133
- Jeanne RL (1991a) Polyethism. In: Ross KG, Matthews RW (eds) *The social biology of wasps*. Cornell University Press, Ithaca, NY, pp 389-425.
- Jeanne RL (1991b) The swarm-founding Polistinae. In: In: Ross KG, Matthews RW (eds) *The social biology of wasps*. Cornell University Press, Ithaca, NY, pp 389-425.

- Jeanne RL (1999) Group size, productivity, and information flow in social insects. In: Detrain C, Deneubourg JL, Pasteels JM (eds) *Information Processing in Social Insects*, Birkhäuser Verlag, pp 3–30
- Jeanne RL (2003) Social complexity in the Hymenoptera, with special attention to the wasps. In: Kikuchi T, Azuma N, Higashi S (eds) *Genes, Behaviors and Evolution of Social Insects*. Proc XIVth Cong IUSSI, Hokkaido University Press, p. 81–130
- Jeanne RL, Nordheim EV (1996) Productivity in a social wasp: per capita output increases with swarm size. *Behav Ecol* 7:43-48
- Jeanne RL, Downing HA, Post DC (1988) Age polyethism and individual variation in *Polybia occidentalis*, an advanced eussocial wasp. In: Jeanne RL (ed) *Interindividual Behavioral Variability in Social Insects*, Westview Press, p. 323–357
- Karsai I, Wenzel JW (1998) Productivity, individual-level and colony-level flexibility, and organization of work as consequence of colony size. *Proc Natl Acad Sci, U.S.A.* 95:8665-8669
- Nakata K (1996) The difference in behavioral flexibility among task behaviors in a Ponerinae Ant., *Diacamma* sp. *Sociobiology* 27:19-127
- Naug D, Gadagkar R (1998) The role of age in temporal polyethism in a primitively eussocial wasp. *Behav Ecol Sociobiol* 42:37-47
- O'Donnell S (1995) Division of labor in post-emergence colonies of the primitively eussocial wasp *Polistes instabilis* de Saussure (Hymenoptera: Vespidae). *Insect Soc* 42:17-29
- O'Donnell S (1996) RAPD markers suggest genotypic effects on forager behavior in *Polybia aequatorialis*. *Behav Ecol Sociobiol* 38:83-88

- O'Donnell S (1998a) Effects of experimental forager removals on division of labour in the primitively eussocial wasp *Polistes instabilis* (Hymenoptera: Vespidae). *Behaviour* 135:173-193.
- O'Donnell S (1998b) Dominance and polyethism in the eussocial wasp *Mischocyttarus mastigophorus* (Hymenoptera: Vespidae). *Behav Ecol Sociobiol* 43:327-331
- O'Donnell S, Jeanne RL (1992) The effects of colony characteristics on longevity and foraging behavior of individual wasps (*Polybia occidentalis*, Hymenoptera: Vespidae, Epiponini). *Insect Soc* 39:73-80
- O'Donnell S, Jeanne RL (1993) Methoprene accelerates age polyethism in workers of a social wasp. *Physiol Entomol* 18:189-194
- O'Donnell S, Jeanne RL (1995) The roles of body size and dominance in division of labor among workers of the eussocial wasp *Polybia occidentalis* (Olivier) (Hymenoptera: Vespidae). *J Kans Entomol* 68:43-50
- Oster GF, Wilson EO (1978) *Caste and ecology in the social insects*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 352p
- Page RE, Robinson GE (1990) The genetics of division of labour in honey bee colonies. *Adv Insect Physiol* 23:118-169
- Page RE Jr, Robinson GE, Calderone NW, Rothenbuhler WC (1989) Genetic structure, division of labor, and the evolution of insect societies. In: Breed MD, Page Jr (eds) *The genetics of social evolution*. Westview, Boulder, Col, pp 15-29
- Pardi L (1948) Dominance order in *Polistes* wasps. *Physiol Zool* 21:1-13
- Post DC, Jeanne RL, Erickson EH Jr (1988) Variation in behavior among workers of the primitively social wasp *Polistes fuscatus variatus*. In: Jeanne RL (ed) *Interindividual behavioral variability in social insects*. Westview, Boulder, Col, pp 283-321

- Premnath S, Sinha A, Gadagkar R (1995) Regulation of worker activity in a primitively eusocial wasp, *Ropalidia marginata*. Behav Ecol 2:117-123
- Reeve HK (1991) *Polistes*. In: Ross KG, Matthews RW (eds.) The social biology of wasps, Cornell University, Ithaca, pp 99-149
- Reeve HK, Gamboa GJ (1987) Queen regulation of worker foraging in paper wasps: a social feedback control system (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera: Vespidae). Behaviour 102:147-167
- Robinson GE (1992) Regulation of division of labor in insect societies. Annu Rev Entomol 37:637-665
- Röseler PF, Van Honk CGJ (1990) Castes and reproduction in bumblebees. In: Engels W (ed) Social Insects: an evolutionary approach to castes and development, 147-166
- Seeley TD (1982) Adaptive significance of the age polyethism schedule in honeybee colonies. Behav Ecol Sociobiol 11:287-293
- Seeley TD (1995) The Wisdom of the Hive. Harvard University Press, 324p
- West-Eberhard MJ (1969) The social biology of polistine wasps. Misc Pub Mus Zool Univ Mich 140:1-101
- West-Eberhard MJ (1996) Wasp societies as microcosms for the study of development and evolution. In: Turillazzi S, West-Eberhard MJ (eds) Natural History and evolution of paper wasps. Oxford Univ Press, Oxford: 290-317
- Wilson EO (1971) The insect societies. Harvard University Press, Cambridge, 548p
- Wilson EO (1990) Success and dominance in ecosystems: the case of the social insects. Ecology Institute, Oldendor/Luhe, Germany, 104p
- Zara FJ, Balestieri JBP (2000) Behavioural catalogue of *Polistes versicolor* Oliver (Vespidae: Polistinae) post-emergence colonies. Naturalia 25:301-319

CAPÍTULO III

Estudo da Atividade Forrageadora de *Mischocyttarus consimilis* (Hymenoptera, Vespidae)

Thiago dos Santos Montagna¹, Viviana de Oliveira Torres¹, Carla Cristina Dutra¹, Yzel Rondon Suarez², William Fernando Antonialli Junior^{1,2}, Valter Vieira Alves Junior¹

¹Programa de Pós-graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade, Universidade Federal da Grande Dourados. Rodovia Dourados/Itahum, Km 12, Caixa Postal 241, CEP: 79.804-970, Dourados-MS, Brasil.

²Laboratório de Ecologia, Centro Integrado de Análise e Monitoramento Ambiental, Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul. Rodovia Dourados/Itahum, Km 12, Caixa Postal 351, CEP: 79.804-970, Dourados-MS, Brasil.

e-mail: thiagomontag@yahoo.com.br; vivianabio@yahoo.com.br;

carlacristina.dutra@gmail.com; yzel@uems.br; williamantonialli@yahoo.com.br;

valter.junior@ufgd.edu.br

ABSTRACT

The present study assessed the foraging activity of *Mischocyttarus consimilis*, through observations of 10 colonies from September 2007 to June 2008. The mean

frequency of wasps foraging during the period of activity of the colony was 29.89% of the total number of individuals of the colony. The maximum value of 53.62% was reached at a combination of temperatures above 28.5°C and relative humidity below 27.50%. The peak of foraging activity in post-emergence colonies was between 3 p.m. and 4 p.m. On average, the wasps spent most of their foraging time collecting nectar.

Key words: wasp, collected material, trip duration, forage, nectar

RESUMO

O presente trabalho avaliou a atividade forrageadora de *Mischocyttarus consimilis*, com observações em 10 colônias, de setembro de 2007 a junho de 2008. A frequência média de vespas que forrageiam durante o período de atividade da colônia foi de 29.89%, do total de indivíduos da colônia. O valor máximo observado de 53.62% é atingido quando há uma combinação de temperaturas acima de 28.5°C e umidade relativa do ar abaixo de 27.50%. O pico da atividade forrageadora em colônias em pós-emergência desta espécie ocorre entre as 15:00h e 16:00h. Em média, as vespas utilizam mais tempo coletando néctar.

Palavras-chave: Vespa, material coletado, duração das viagens, forrageamento, néctar

INTRODUÇÃO

As vespas do gênero *Mischocyttarus* incluem 206 espécies, sendo que a maioria tem distribuição restrita ao Sul da América Tropical e somente duas espécies podem ser encontradas no sudeste e região ocidental da América do Norte (Gadagkar 1991). De acordo com Silva & Noda (2000), os estudos relacionados à atividade forrageadora neste gênero

são escassos. Contudo, Jeanne (1972) analisou o comportamento de forrageamento de néctar, presa, material de construção e água em *M. drewseni*; Cornelius (1993) testou a influência dos estímulos visuais e olfativos na captura de presas de *M. flavitarsis*; O'Donnell (1998) investigou o efeito da posição hierárquica e o polietismo na atividade forrageadora de *M. mastigophorus*; e Silva & Noda (2000) analisaram a duração das viagens, a especialização individual e o ritmo diário e sazonal de *M. cerberus styx*.

De acordo com Traniello (1989) a capacidade das vespas de forragear um determinado recurso está associada ao aprendizado, tipo de orientação empregado, morfologia do animal, distância da jornada até a fonte de alimento, *stress* térmico, qualidade e densidade do recurso e *status* nutricional da colônia. O comportamento de forrageamento é de fundamental importância para o desenvolvimento das colônias de insetos sociais, porque essa atividade garante o suprimento de recursos à colônia, além de materiais para a construção e manutenção do ninho (Nascimento & Tannure-Nascimento 2005).

Kasuya (1984) descreveu dois tipos de comunicação entre as forrageadoras de *Paravespula germanica* e *P. vulgaris*: (1) o recrutamento das vespas à fonte de alimento, e (2) a facilitação social, na qual o sucesso de uma forrageadora ao voltar ao ninho com algum tipo de recurso estimula a saída de outras operárias. Sugden & Mcallen (1994) não observaram recrutamento em *Brachygastra mellifica*, mas observaram que as vespas retornam várias vezes à mesma fonte de alimento. Bruyndonckx *et al.* (2006) observaram que em *Ropalidia marginata* a frequência de interações entre as vespas na colônia aumenta com o aumento da necessidade de recursos, estimulando assim as forrageadoras a saírem do ninho. De acordo com O'Donnell & Jeanne (1990; 1992) em *Polybia occidentalis*, a maioria das forrageadoras é especializada em coletar um único tipo de material e o sucesso ao executar essa atividade aumenta de acordo com a idade.

Os fatores climáticos estão diretamente correlacionados com a atividade forrageadora das vespas. Vários estudos têm comprovado que a temperatura e a luminosidade têm correlação positiva, enquanto que a umidade relativa do ar possui correlação negativa com o número de forrageadoras que deixam à colônia (Prezoto *et al.* 1994; Giannotti *et al.* 1995; Andrade & Prezoto 2001). A influência das condições climáticas sobre a atividade forrageadora de vespas sociais também foram estudadas por Silva & Noda (2000) em *M. c. styx*; Resende *et al.* (2001) em *P. occidentalis occidentalis*; Lima & Prezoto (2003) em *P. platycephala sylvestris*; Paula *et al.* (2003) em *Parachartergus fraternus* e Elisei *et al.* (2008) em *Polistes simillumus*.

Devido a importância da atividade forrageadora para a manutenção das colônias e portanto, para o sucesso da espécie, o objetivo desse trabalho foi avaliar a frequência diária de forrageamento de *M. consimilis* tentando estabelecer quais e como os fatores climáticos, ou combinações destes interferem significativamente nesta atividade

MATERIAL E MÉTODOS

As 10 colônias de *M. consimilis* utilizadas para o desenvolvimento deste trabalho estavam nidificadas em prédios do Campus da Universidade Federal da Grande Dourados em Dourados/MS, região Centro-Oeste do Brasil, clima subtropical (Latitude: 22°13'16"S, Longitude: 54°48'20"W). As observações foram desenvolvidas de setembro de 2007 a junho de 2008, em 8 dias distintos das 6:00h às 18:00h ininterruptamente, totalizando 96 horas de observações. Todas as colônias estavam no período de pós-emergência de acordo com a classificação proposta por Jeanne (1972); uma vez que neste estágio a colônia é maior, tem mais indivíduos e sua atividade forrageadora é mais intensa (Andrade & Prezoto 2001).

As forrageadoras de cada colônia foram marcadas com pontos coloridos na região superior do tórax, com tinta atóxica para aeromodelismo. Isso permitiu a identificação individual e a observação das saídas e chegadas de cada uma, o tipo de material coletado e a duração de cada viagem. O tipo de material coletado pelas forrageadoras foi identificado com base no comportamento executado ao retornar ao ninho, de acordo com a metodologia proposta por Silva & Noda (2000). Foi considerada uma coleta de néctar quando a vespa retornava ao ninho e realizava trofalaxia adulto-adulto ou adulto-larva, caracterizando um retorno com alimento líquido armazenado no papo e coleta de água quando o líquido era depositado diretamente nas paredes das células do ninho, sem contato com outra vespa. Coleta de presa ocorreu quando a vespa retornava com uma massa sólida segura entre as peças bucais. Neste caso, ela podia mastigar sozinha o alimento ou dividia com outro(s) indivíduo(s), e em seguida, ofereciam esse macerado protéico às larvas. A coleta de material de construção foi caracterizada pelo retorno ao ninho com uma massa sólida e, este material era mastigado e incorporado às células do ninho. A coleta infrutífera foi considerada quando a vespa retornava sem nenhum material aparente, não efetuando trofalaxia ou depositando qualquer substância no ninho.

O período de forrageamento diário foi determinado a partir do momento em que as vespas iniciaram a atividade forrageadora até cessarem completamente essa atividade. Foi aplicado o teste de Tukey para identificar as diferenças significativas das frequências de saídas entre os intervalos estipulados de 1 hora, ao longo das 12 horas de observações, considerando a variável a nível de 5% ($p \leq 0.05$).

Para determinar a influência das variáveis ambientais sobre a atividade forrageadora das colônias a cada 30 minutos foram aferidos os valores de temperatura (°C) e umidade relativa do ar (U.R.), velocidade do vento (Km/h) e a intensidade luminosa (Lux). A quantificação da importância das características ambientais sobre a frequência de vespas em

atividade de forrageamento foi obtida por meio de uma análise de Árvore de Regressão, no qual a frequência de vespas forrageando foi utilizada como variável resposta e as características ambientais como variáveis explanatórias. A análise de Árvore de Regressão é um método de particionamento da variabilidade na variável resposta, no qual as observações são divididas em grupos mutuamente exclusivos, sendo estes grupos os mais homogêneos possíveis (Death & Fabricius 2000). Entre as vantagens deste método, estão a simplicidade na interpretação gráfica dos resultados e a ausência de necessidade de transformações de dados, bem como o fato dos resultados serem mais parcimoniosos (Turgeon & Rodriguez 2005) e, que ainda consegue captar de forma eficiente a importância de variáveis explanatórias que apresentem influência linear ou não linear sobre a variável resposta.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Constatou-se que em média, aproximadamente 29,89% do total das vespas das 10 colônias estudadas envolvem-se na atividade de forrageamento (Fig. 1) e que a frequência dessa atividade é dependente das condições climáticas, assim como descrito por Silva & Noda (2000). No entanto, a forma de análise dessa dependência foi feita de forma singular já que pelo método proposto aqui, foi possível explicar 48,6% da atividade das vespas de acordo com os dados ambientais analisados, constatando que ocorre o aumento da atividade de *M. consimilis* em função, primariamente da temperatura e secundariamente da umidade relativa do ar (Fig. 1). De acordo com nossos resultados, a velocidade do vento não influencia significativamente a atividade forrageadora.

Os resultados demonstram que quando a temperatura ambiental é igual ou superior a 28,5°C e a umidade relativa inferior a 27,5% ocorre o pico de atividade das forrageadoras, condições em que cerca de 53,62% das vespas das colônias encontravam-se envolvidas

nesta atividade. Por outro lado, os menores valores dessa atividade foram observados quando a temperatura era inferior a 26°C, condição que em média 6,44% das vespas das colônias saíam para forragear, sendo que, 21°C é a temperatura mínima para que esta atividade seja executada.

Entretanto, em condições de temperatura abaixo do ótimo, uma elevada luminosidade também pode influenciar positivamente esta atividade, uma vez que quando a temperatura está entre 26 e 28,5°C a atividade pode se manter elevada se a luminosidade for maior que 3900 Lux. Esta combinação de fatores pode levar a 37,20% das vespas a saírem do ninho em busca de recursos.

A umidade relativa do ar também influencia significativamente a atividade forrageadora das colônias já que, mesmo em dias em que a média de temperatura era superior a 28,5°C, a atividade era reduzida se os valores de umidade relativa do ar fossem maiores do que 27,5%. Essa correlação negativa também foi descrita em colônias de *Mischocyttarus cerberus styx* (Silva & Noda 2000) e de *Synoeca cyanea* (Elisei *et al.* 2005). Resende *et al.* (2001) estudando *Polybia occidentalis occidentalis*, descreveram que, tanto a temperatura como umidade relativa do ar atuam diretamente no horário e intensidade da atividade forrageadora desta espécie. No entanto, em *Polistes ferreri* a temperatura parece influenciar a atividade forrageadora somente nas fases de pré-emergência e declínio da colônia (Andrade & Prezoto 2001).

Foram observados 402 retornos de forrageadoras de *M. consimilis* às colônias durante todo o período de estudo, dos quais 43,28% retornaram com néctar, 22,14% foi considerada atividade infrutífera, 16,67% com polpa de madeira (ou material de construção), 7,91% com presas e somente 0,24% com água (Tabela 1). Esses resultados diferiram dos encontrados por Elisei *et al.* (2008) em que 64,3% da atividade de forrageamento realizada por operárias de *P. simillimus* foram infrutíferas, 21,8% retornavam

com néctar, 13,7% com material sólido (polpa de madeira e presa) e 0,2% com água. Prezoto *et al.* (1994) estudando *P. simillimus* também encontraram valores diferentes, dos quais: 36,46% das coletas foram de água, 28,51% de néctar e 7,93% de cargas sólidas, no entanto, neste caso uma porcentagem significativa (27,07%) desta atividade também foi infrutífera.

Paula *et al.* (2003) estudaram colônias de *Parachartergus fraternus* e constataram que o estágio das colônias influenciam os tipos de recursos coletados, neste caso, 17,43% dos retornos das forrageadoras foram com materiais sólidos, durante a fase de pré-emergência e que esse valor cai para 9,17% durante a fase de pós-emergência. Segundo Raveret-Richter (2000), Andrade & Prezoto (2001) e Resende *et al.* (2001) o aumento do número de retornos com recursos sólidos, polpa de madeira e presa, durante o estágio de pré-emergência representam o aumento das necessidades desse recurso para crescimento da colônia e cuidado com as larvas.

Andrade & Prezoto (2001) também constataram que as colônias de *Polistes ferreri* apresentam ritmos diferenciados de acordo com o estágio da colônia, nas quais colônias em pré-emergência 44,44% dos retornos foram com carboidrato; 30,56% com material sólido e 25% de coletas infrutíferas, enquanto que colônias em pós-emergência 54,17% foram de carboidratos, 31,25% de material sólido, 13,54% de saídas infrutíferas e 10,4% de água. No caso de *M. consimilis*, o néctar também foi o material mais coletado, provavelmente porque todas as colônias estavam em pós-emergência, quando há uma necessidade maior de alimento glucídico, uma vez que há um número grande de adultos bem como de imaturos. Além disso, esporadicamente foi encontrado néctar estocado nas células, que segundo Jeanne (1972) e Prezoto & Gobbi (2003) serve para a alimentação futura de imaturos.

As forrageadoras de *M. consimilis* gastam em média $36' \pm 41'$ ($1' - 242'$, $n= 174$; Tab. 1) para a coleta de néctar, mais do que *M. c. styx* (Giannotti 1999); *M. flavitarsus* (Litte

1979) e *P. lanio* (Giannotti & Machado 1999), as quais gastam em média 22,6', 22,8' e 26,5', respectivamente. A coleta de presas durou em média $35' \pm 32'$ (2' - 141', n= 72), tempo inferior aos 60,5' gastos por *M. c. styx* (Giannotti 1999) e aos 41,3' gastos por *P. lanio* (Giannotti & Machado 1999), porém superior aos 22,8' de *M. flavitarsus* (Litte 1979). A coleta de polpa gastou em média $16' \pm 25'$ (1' - 122', n= 67), próximo aos 15,7' de *M. c. styx* (Giannotti 1999) e aos 18,4' de *P. lanio* (Giannotti & Machado 1999), contudo, superior aos 7' gastos por *M. flavitarsus* (Litte 1979) nesta atividade. A coleta de água foi observada apenas uma vez durante o período de estudo, portanto, insuficiente para traçar comparações com outras espécies.

A intensidade da atividade forrageadora de *M. consimilis* variou ao longo do dia, contudo, foi possível observar uma tendência positiva de saídas no decorrer do dia, atingindo uma frequência com mais de 10 saídas em média das 11:00h às 17:00h (Fig. 2). O teste de Tukey's mostrou diferença significativa somente entre os intervalos das primeiras horas do dia (Tabela 2). Nossos resultados foram semelhantes aos encontrados por Elisei *et al.* (2005) e Elisei *et al.* (2008), estudando *S. cyanea* e *P. simillimus*, respectivamente, que descreveram que o início da atividade forrageadora destas espécies é por volta das 6:30h, cessando a atividade às 18:30h com pico de atividade entre 10:00h e 16:00h, os quais coincidem, segundo os autores, com os horários mais quentes do dia.

De fato, a temperatura demonstra ser determinante para atividade forrageadora dessas vespas. Silva & Noda (2000), por exemplo, observaram que em *M. c. styx* o período de atividade forrageadora é maior durante a estação quente (das 7:00h às 18:00h) do que na estação fria (das 11:00h às 18:00h). Em colônias de *Polybia platycephala sylvestris* (Lima & Prezoto 2003) observaram que na estação quente e úmida a atividade forrageadora é realizada das 8:30h às 16:30h; havendo redução desta, durante a estação fria e seca, na qual as forrageadoras só saem e retornam ao ninho entre as 11:00h e 13:30h, permitindo aos

autores concluírem que esta estação é desvantajosa para o comportamento de forrageamento dessa espécie. Ribeiro Jr. *et al.* (2006) descreveram resultados semelhantes para *Protopolybia exigua* que na estação quente e úmida executa a atividade forrageadora das 7:30h até as 16:30h e na estação fria e seca esse período de atividade diminui, ocorrendo somente das 11:00h até às 13:30h.

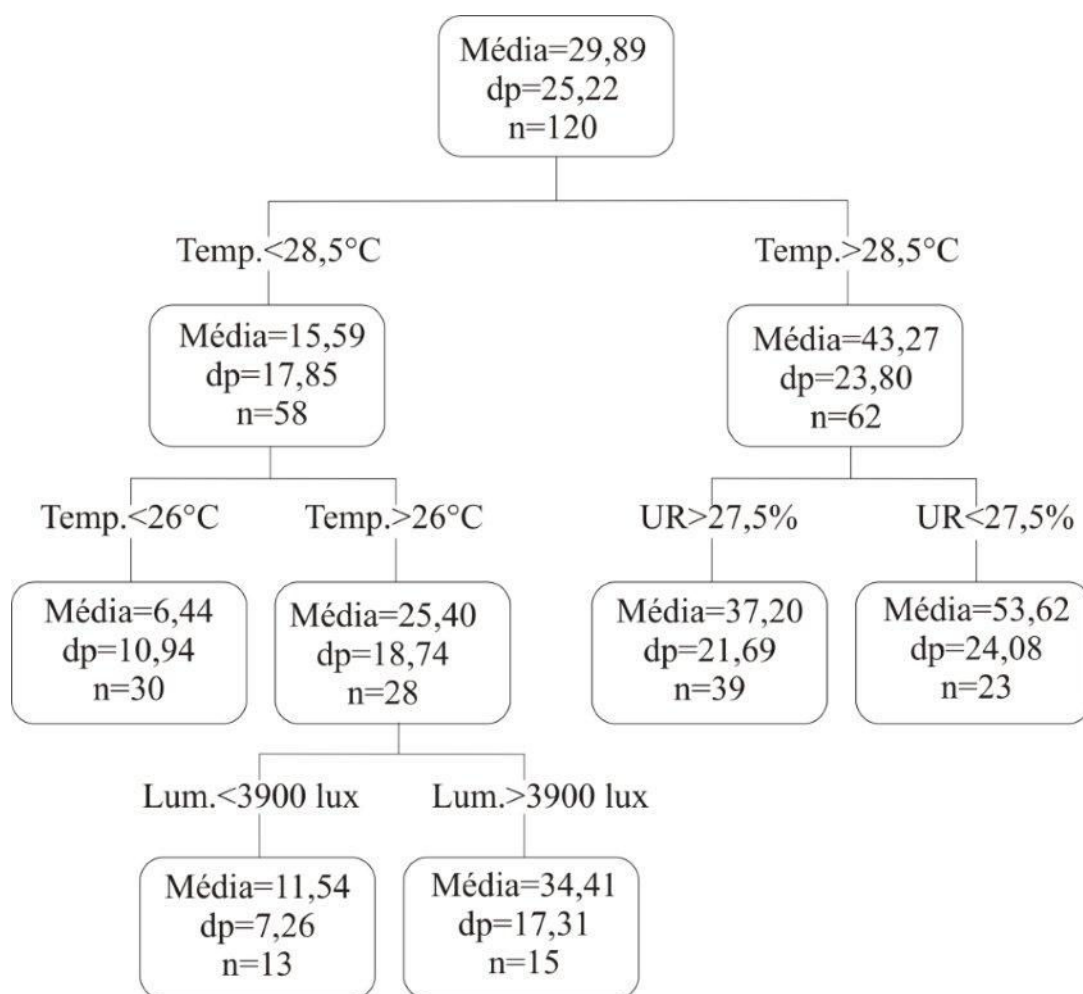


Fig. 1. Árvore de Regressão da atividade forrageadora de 10 colônias de *M. consimilis* estudadas entre Setembro/2007 e Julho/2008.

Tabela 1. Frequência de coleta de cada item pelas forrageadoras das 10 colônias estudadas de setembro de 2007 a junho de 2008.

	Néctar	Polpa de madeira	Presas	Água	Coleta infrutífera
Saídas	43,28% n= 174	16,67% n= 67	17,91% n= 72	0,24% N= 01	22,14% n= 89
Tempo de coleta	36' ± 41' (1' - 242') n= 174	16' ± 25' (1' - 122') n= 67	35' ± 32' (2' - 141') n= 72	20' (n= 1)	29' ± 47' (1' - 284') n= 89

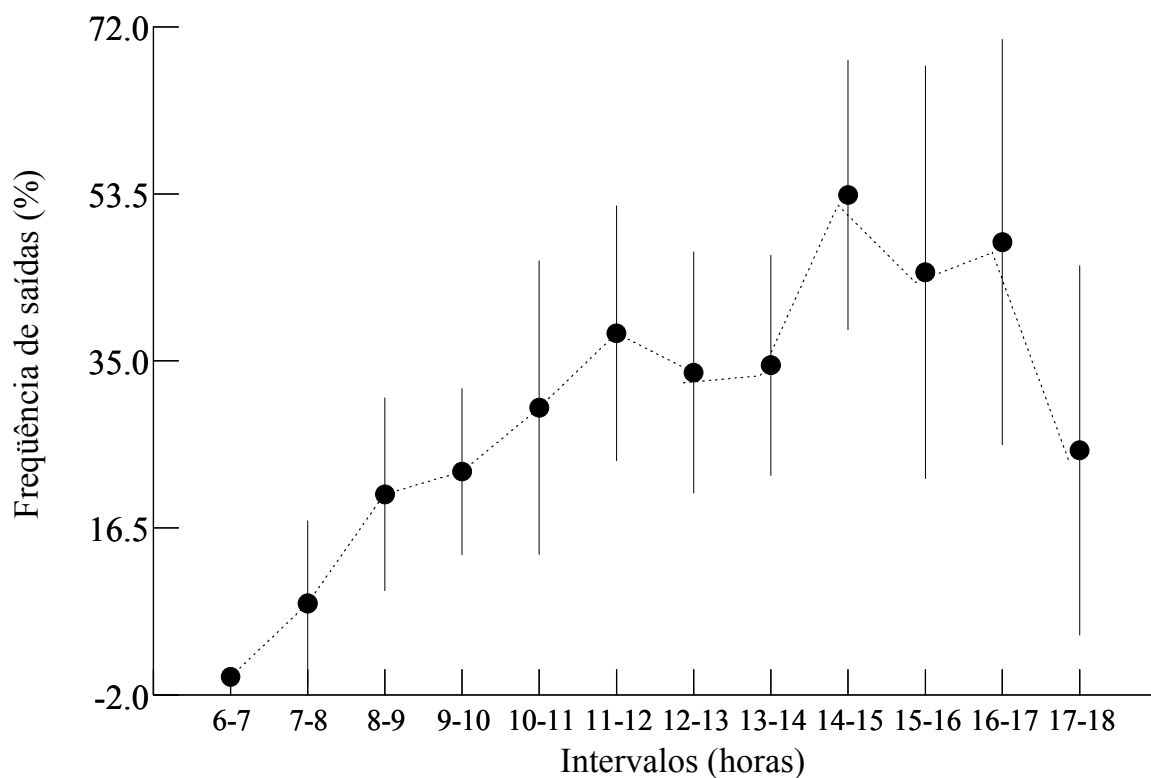


Fig. 2. Intensidade da atividade forrageadora de *M. consimilis* ao longo do dia.

AGRADECIMENTOS

Nossos agradecimentos ao CNPq pelo suporte financeiro concedido na forma de bolsa de mestrado ao primeiro autor. Processo Bolsa CNPq – 132211/2008-4.

Tabela 2. Teste de Tukey mostrando as diferenças significativas entre os intervalos de hora das observações.

		Intervalos														
		6-7	7-8	8-9	9-10	10-11	11-12	12-13	13-14	14-15	15-16	16-17				
6-7	-															
7-8	8.1 n.s.															
8-9	20.2 n.s.	12.0 n.s.														
9-10	22.7 n.s.	14.6 n.s.	2.5 n.s.													
10-11	29.8 n.s.	21.6 n.s.	9.5 n.s.	7.0 n.s.												
11-12	38.0 **	29.9 n.s.	17.8 n.s.	15.3 n.s.	8.2 n.s.											
12-13	33.7 *	25.5 n.s.	13.4 n.s.	10.9 n.s.	3.8 n.s.	-4.3 n.s.										
13-14	34.5 *	26.3 n.s.	14.2 n.s.	11.7 n.s.	4.7 n.s.	-3.5 n.s.	0.8 n.s.									
14-15	53.3 ***	45.2 ***	33.1 *	30.6 n.s.	23.5 n.s.	15.3 n.s.	19.5 n.s.	18.8 n.s.								
15-16	44.8 ***	36.6 **	24.5 n.s.	22.0 n.s.	15.0 n.s.	6.7 n.s.	11.4 n.s.	10.3 n.s.	-8.5 n.s.							
16-17	48.1 ***	40.0 **	27.9 n.s.	25.4 n.s.	18.3 n.s.	10.1 n.s.	14.0 n.s.	13.6 n.s.	-5.2 n.s.	3.3 n.s.						
17-18	25.8 n.s.	16.9 n.s.	4.8 n.s.	2.3 n.s.	-4.7 n.s.	-12.9 n.s.	-8.6 n.s.	-9.4 n.s.	-28.3 n.s.	19.7 n.s.	23.0 n.s.					

* p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,00; n.s. não significativo.

REFERÊNCIAS

- Andrade, F.R. & F. Prezoto 2001. Horários da atividade forrageadora e material coletado por *Polistes ferreri* Saussure, 1853 (Hymenoptera: Vespidae), nas diferentes fases de seu ciclo biológico. *Revista Brasileira de Zoociências* 3: 117-128.
- Bruyndonckx, N., S.P. Kardile & R. Gadagkar 2006. Dominance behaviour and regulation of foraging in the primitively eussocial wasp *Ropalidia marginata* (Lep.) (Hymenoptera: Vespidae). *Behavioural Processes* 72: 100-103.
- Cornelius, M.L. 1993. Influence of caterpillar-feeding damage on the foraging behaviour of the paper wasp *Mischocyttarus flavitarsis* (Hymenoptera: Vespidae). *Jornal Insect Behaviour* 6: 771-781.
- Death, G. & K.E. Fabricius 2000. Classification and Regression Trees: A Powerful Yet Simple Technique for Ecological Data Analysis. *Ecology* 81: 3178-3192.
- Elisei, T., D.L. Guimarães, Jr.C. Ribeiro & F. Prezoto 2005. Foraging activity and nesting of swarm-founding wasp *Synoecca cyanea* (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini). *Sociobiology* 46: 317-327.
- Elisei, T., D.L. Guimarães, Jr.C. Ribeiro, A.C. Melo, D.J. Grazinoli, J.F.S. Lopes & F. Prezoto 2008. Influence of environmental factors on the activity of the paper wasp *Polistes simillimus* (Hymenoptera: Vespidae). *Sociobiology* 51: 219-230.
- Gadagkar, R. 1991. *Belonogaster*, *Mischocyttarus*, *Parabolybia* and independent-founding *Ropalidia*, p. 149-190. In: Ross, K.G. & R.W. Mattheus (eds.). *The social biology of wasps*. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- Giannotti, E. 1999. Organization of the eussocial wasp *Mischocyttarus cerberus styx* (Hymenoptera: Vespidae). *Sociobiology* 33: 325-338.

- Giannotti, E. & V.L.L. Machado 1999. Behavioral castes in the primitively eussocial wasp *Polistes lanio* Fabricius (Hymenoptera: Vespidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 43: 185-190.
- Giannotti, E., F. Prezoto & V.L.L. Machado 1995. Foraging activity of *Polistes lanio lanio* (Fabr.) (Hymenoptera: Vespidae). *Anais da Sociedade Entomológica, Brasil* 24: 445-463.
- Jeanne, R.L. 1972. Social biology of the neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. *Bulletin Museum Comparative Zoology* 144: 63-150.
- Kasuya, E. 1984. Absence of social facilitation in foraging of the japanese paper wasp, *Polistes chinensis antennalis*. *Jornal of Ethology* 2: 139-140.
- Lima, M.A.P. & F. Prezoto 2003. Foraging activity rhythm in the Neotropical swarm-founding wasp *Polybia platycephala sylvestris* Richards, 1978 (Hymenoptera: Vespidae) in different seasons of the year. *Sociobiology* 42: 745-752.
- Litte, M. 1979. *Mischocyttarus flavitarsis* in Arizona: social and nesting biology of a polistine wasp. *Zeitschrift fuer Tierpsychologie* 50: 282-312.
- Nascimento, F.S. & I.C. Tannure-Nascimento 2005. Foraging patterns in a nocturnal swarm-founding wasp, *Apoica flavissima* van der Vecht (Hymenoptera: Vespidae) *Neotropical Entomology* 34:177-181.
- O'Donnel, S.O. 1998. Dominance and polyethism in the eussocial wasp *Mischocyttarus mastigophorus* (Hymenoptera: Vespidae). *Behavior Ecology Sociobiology* 43: 327-331.
- O'Donnell, S.O. & R.L. Jeanne 1990. Forager specialization and the control of nest repair in *Polybia occidentalis* Olivier (Hymenoptera: Vespidae). *Behavior Ecology Sociobiology* 27: 359-364.

- O'Donnell, S.O. & R.L. Jeanne 1992. Lifelong patterns of forager behaviour in a tropical swarm-founding wasp: effects of specialization and activity level on longevity. *Animal Behaviour* 44: 1021-1027.
- Paula, L.C., F.R. Andrade & F. Prezoto 2003. Foraging behavior in the Neotropical swarm-founding wasp *Parachartergus fraternus* (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae: Epiponini) during different phases of the biological cycle. *Sociobiology* 42: 735-744.
- Prezoto, F. & N. Gobbi 2003. Patterns of honey storage in nests of the neotropical paper wasp *Polistes simillimus* Zikán, 1951 (Hymenoptera: Vespidae). *Sociobiology* 41: 437-442.
- Prezoto, F., E. Giannotti & V.L.L. Machado 1994. Atividade forrageadora e material coletado pela vespa social *Polistes simillimus* Zikán, 1951 (Hymenoptera: Vespidae). *Insecta* 3: 11-19.
- Raveret-Richter, M. 2000. Social wasp (Hymenoptera: Vespidae) foraging behavior. *Annual Review Entomology* 45: 121-150.
- Resende, J.J, G.M.M. Santos, C.C. Bichara-Filho & M. Gimenes 2001. Atividade diária de busca de recursos pela vespa social *Polybia occidentalis occidentalis* (Olivier, 1791) (Hymenoptera: Vespidae). *Revista Brasileira de Zoociências* 3(1): 105-115.
- Ribeiro-Junior, C., D.L. Guimarães, T. Elisei & F. Prezoto 2006. Foraging activity rhythm of the neotropical swarm-founding wasp *Protopolybia exigua* (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini) in different seasons of the year. *Sociobiology* 47(1): 115-123.
- Silva, E.R. & S.C.M. Noda 2000. Aspectos da atividade forrageadora de *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae): duração das viagens, especialização individual e ritmos diário e sazonal. *Revista Brasileira de Zoociências* 2(1): 7-20.

- Sugden, E.A. & R.L. McCallen 1994. Observations on foraging, population and nest biology of the Mexican honey wasp, *Brachygastra mellifica* (Say) in Texas (Vespidae: Polybiinae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 67(2): 141-155.
- Traniello, J.F.A. 1989. Foraging strategies of ants. *Annual Review Entomology* 34: 191-210.
- Turgeon, K. & M.A. Rodriguez 2005. Predicting microhabitat selection in juvenile Atlantic salmon *Salmo solar* by the use of logistic regression and classification trees. *Freshwater Biology* 50: 539-551.

Conclusão geral

Nas colônias de *Mischocyttarus consimilis* foi possível identificar 30 atos comportamentais em seu repertório. Destes foi possível detectar quantos e quais foram mais executados pelas rainhas e operárias. Pela ordenação por escalonamento multidimensional híbrido pode-se constatar que os comportamentos de dominar fisicamente e solicitar alimento servem para caracterizar a casta rainha; enquanto os comportamentos de: trofalaxis adulto-adulto, destruir células, dar alarme, forragear presas, forragear néctar e forrageamento mal-sucedido caracterizaram a casta operária. Desta forma, os resultados permitem inferir que existe uma nítida divisão comportamental entre as castas, pois o tipo de casta explicou significativamente o padrão obtido pela ordenação, no qual a rainha permanece maior tempo no ninho e as operárias executam tarefas ligadas à manutenção da colônia.

Para o estudo do polietismo temporal a ordenação por escalonamento multidimensional híbrido explica de forma significativa o repertório de operárias jovens e operárias velhas. Deste modo, é possível concluir que apesar da espécie apresentar colônias pequenas, o repertório das operárias sofre clara mudança ao longo da idade com comportamentos como: bater gáster nas células, limpar células, destruir células, estocar néctar nas células, esfregar gáster no pedúnculo, aplicar secreção bucal no pedúnculo e andar sobre o ninho, sendo todas essas tarefas intra-nidais, executadas com maior frequência por operárias jovens. Contudo, atividades como trofalaxis adulto-adulto, verificar células, mastigar presas e alimentar larvas e forragear presas são mais frequentemente executadas por operárias velhas e requerem maiores custos energéticos e risco à predação.

Quanto à atividade de forrageamento das colônias, a frequência média dessa atividade é mais influenciada pela combinação de alguns fatores físicos do ambiente. Em média 29,89% do total de indivíduos da colônia forrageiam, porém quando a temperatura está acima de 28,5°C e umidade relativa do ar abaixo de 27,50%, esta atividade pode envolver até 53.62% dos indivíduos da colônia. A luminosidade só mostrou influenciar a atividade forrageadora quando seus valores estão acima de 3.900Lux, porém nossas análises demonstraram que a velocidade do vento não altera de forma significativa a frequência com que as forrageadoras se envolvem nesta atividade.

O maior número de saídas/chegadas coincidiram com os horários de temperaturas e luminosidades mais altas e com os menores valores de umidade relativa, equivalendo entre os horários das 11:00 às 16:00 horas. Além disso, o néctar foi o material coletado com maior frequência sendo utilizado na alimentação de adultos e imaturos.

Referências

- Alexander RD (1974) The evolution of social behaviour. *Annu Rev Ecol Syst* 5:325-383
- Andersson M (1984) The evolution of eussociality. *Annu Rev Ecol Syst* 15:165-189
- Andrade FR, Prezoto F (2001) Horários da atividade forrageadora e material coletado por *Polistes ferreri* Saussure, 1853 (Hymenoptera: Vespidae), nas diferentes fases de seu ciclo biológico. *Rev Bras Zooc* 3:117-128
- Bonavita-Cougourdan A, Theraulaz G, Bagnères AG, Roux M, Pratte M, Provost E, Clément JL (1991) Cuticular hydrocarbons, social organization and ovarian development in a polistine wasp: *Polistes dominulus* Christ. *Comp Biochem Physiol* 100:667-680
- Bruyndonckx N, Kardile SP, Gadagkar R (2006) Dominance behaviour and regulation of foraging in the primitively eussocial wasp *Ropalidia marginata* (Lep.) (Hymenoptera: Vespidae). *Behav Process* 72:100-103
- Cameron SA (1989) Temporal patterns of division of labor among workers in the primitively eussocial bumble bee, *Bombus griseocollis* (Hymenoptera: Apidae). *Ethology* 80:137-151
- Cameron SA, Robinson GE (1990) Juvenile hormone does not affect division of labor in bumble bee colonies (Hymenoptera: Apidae). *Ann Entomol Soc Am* 83:626-631
- Carpenter JM, Marques OM (2001) Contribuição ao estudo dos vespídeos do Brasil (Insecta, Hymenoptera, Vespoidea, Vespidae). Cruz das Almas, Universidade Federal da Bahia. Publicações Digitais, Vol. II

- Cornelius ML (1993) Influence of caterpillar-feeding damage on the foraging behaviour of the paper wasp *Mischocyttarus flavitarsis* (Hymenoptera: Vespidae). *J Insect Behav* 6:771-781
- Dapporto L, Theodora P, Spacchini C, Pieraccini G, Turillazzi S (2004) Rank and epicuticular hydrocarbons in different populations of the paper wasp *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae). *Insectes Soc* 51:279-286
- Elisei T, Guimarães DL, Ribeiro-Jr C, Melo AC, Grazinoli DJ, Lopes JFS, Prezoto F (2008) Influence of environmental factors on the activity of the paper wasp *Polistes simillimus* (Hymenoptera: Vespidae). *Sociobiology* 51:219-230
- Franks N R (1994) Is age polyethism a myth? In: *Les Insectes Sociaux* (12th Congress of the I.U.S.S.I. Paris, Sorbonne), Paris, Université Paris Nord, p. 238
- Free JB (1955) The division of labour within bumblebee colonies. *Insect Soc* 2:195-212
- Gadagkar R (1991) *Belonogaster*, *Mischocyttarus*, *Parapolybia*, and independent-founding *Ropalidia*. In: Ross KG, Matthews RW (eds.) *The social biology of wasps*, Cornell University, Ithaca, pp149-190
- Gautrais J, Theraulaz G, Deneubourg JL, Anderson C (2002) Emergent polyethism as a consequence of increased colony size in insect societies. *J Theor Biol* 215:363–373
- Giannotti E (1999) Social organization of the eussocial wasp *Mischocyttarus cerberus styx* (Hymenoptera: Vespidae). *Sociobiology* 33:325-336
- Giannotti E, Machado VLL (1999) Behavioral castes in the primitively eussocial wasp *Polistes lanio* Fabricius (Hymenoptera: Vespidae). *Rev Bras Entomol* 43:185-190
- Giannotti E, Prezoto F, Machado VLL (1995) Foraging activity of *Polistes lanio lanio* (Fabr.) (Hymenoptera: Vespidae). *Ann Soc Entomol Brasil* 24:455-463
- Gullan PJ, Cranston PS (2007) *Os insetos: um resumo de entomologia*. 3ª Ed. São Paulo: ROCA. Tradução de Sonia Maria Marques Hoenen, 440p

- Hamilton WD (1964a). The genetical evolution of social behaviour I. *Journal of Theoretical Biology* 7:1-16
- Hamilton WD (1964b). The genetical evolution of social behaviour II. *Journal of Theoretical Biology* 7:17-52
- Haverty MI (1977) The proportion of soldiers in termite colonies: a list and a bibliography (Isoptera). *Sociobiology* 2:199-216
- Hölldobler B, Wilson EO (1990) *Ants*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 733p
- Hunt JH (1991) Nourishment and the evolution of the social Vespidae. In: Ross KG, Matthews RW (eds.) *The social biology of wasps*, Cornell University, Ithaca, pp 426-450
- Hunt JH (2007) *The evolution of social wasps*. Oxford, University Press, 259 p
- Jeanne RL (1972) Social biology of the neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. *Bull Mus Comp Zool* 144:63-150
- Jeanne RL (1980) Evolution of social behavior in the Vespidae. *Annu Rev Entomol* 25:371-396
- Jeanne RL (1991a) Polyethism. In: Ross KG, Matthews RW (eds) *The social biology of wasps*. Cornell University Press, Ithaca, NY, pp 389-425.
- Jeanne RL (1991b) The swarm-founding Polistinae. In: Ross KG, Matthews RW (eds) *The social biology of wasps*. Cornell University Press, Ithaca, NY, pp 389-425.
- Karsai I, Wenzel JW (1998) Productivity, individual-level and colony-level flexibility, and organization of work as consequence of colony size. *Proc Natl Acad Sci, U.S.A.* 95:8665-8669
- Kasuya E (1984) Absence of social facilitation in foraging of the Japanese paper wasp, *Polistes chinensis antennalis*. *J Ethol* 2:139-140

- Lima MAP, Prezoto F (2003) Foraging activity rhythm in the Neotropical swarm-founding wasp *Polybia platycephala sylvestris* Richards, 1978 (Hymenoptera: Vespidae) in different seasons of the year. *Sociobiology* 42:745-752
- Markiewicz DA, O'Donnell S (2001) Social dominance, task performance and nutrition: implications for reproduction in eusocial wasps. *J Comp Physiol* 187:327-333
- Michener CD (1974) The social behavior of the bees: a comparative study. Harvard University Press, Cambridge, 404p
- Michener CD. 2007. The bees of the world. 2^a ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore, 953 p
- Noda SCM, Silva ER, Giannotti E (2001) Dominance hierarchy in different stages of development in colonies of the primitively eusocial wasp *Mischocyttarus cerberus styx* (Hymenoptera, Vespidae). *Sociobiology* 38:603-614
- O'Donnell S (1998a) Reproductive caste determination in eusocial wasps (Hymenoptera: Vespidae). *Annu Rev Entomol* 43:323-346
- O'Donnell S (1998b). Dominance and polyethism in the eusocial wasp *Mischocyttarus mastigophorus* (Hymenoptera: Vespidae). *Behav Ecol Sociobiol* 43:327-331
- O'Donnell S, Jeanne RL (1990) Forager specialization and the control of nest repair in *Polybia occidentalis* Olivier (Hymenoptera:Vespidae). *Behav Ecol Sociobiol* 27:359-364
- O'Donnell S, Jeanne RL (1992) Lifelong patterns of forager behaviour in a tropical swarm-founding wasp: effects of specialization and activity level on longevity. *Anim Behav* 44:1021-1027
- O'Donnell S, Jeanne RL (1995) Implications of senescence patterns for the evolution of age polyethism in eusocial insects. *Behav Ecol* 3:269-273
- Pardi L (1948) Dominance order in *Polistes* wasps. *Physiol Zool* 21:1-13

- Paula LC, Andrade FR, Prezoto F (2003) Foraging behavior in the neotropical swarm-founding wasp *Parachartergus fraternus* (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae: Epiponini) during different phases of the biological cycle. *Sociobiology* 42:735-744
- Pratte M, Jeanne RL (1984) Antenal drumming behavior in *Polistes* wasps (Hymenoptera, Vespidae). *Z Tierpsychol* 66:177-188
- Prezoto F, Giannotti E, Machado VLL (1994) Atividade forrageadora e material coletado pela vespa social *Polistes simillimus* Zikán, 1951 (Hymenoptera, Vespidae). *Insecta* 3:11-19
- Prezoto F, Vilela APP, Lima MAP, D'ávila S, Sinzato DMS, Andrade FR, Santos-Prezoto HH, Giannotti E (2004) Dominance hierarchy in different stages of development in colonies of the primitively eussocial wasp *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae). *Sociobiology* 44:370-390
- Queller DC, Strassmann JE (1989) Measuring inclusive fitness in social wasps. In: Breed MD, Page RE (eds) *The genetics of social evolution*. Genet Sel Evol Westview Press, Boulder, pp 103-122
- Reeve HK (1991) *Polistes*. In: Ross KG, Matthews RW (eds.) *The social biology of wasps*, Cornell University, Ithaca, pp 99-149
- Resende JJ, Santos GMM, Bichara-Filho CC, Gimenes M (2001) Atividade diária de busca de recursos pela vespa social *Polybia occidentalis occidentalis* (Olivier, 1791) (Hymenoptera: Vespidae). *Rev Bras Zool* 3:105-115
- Röseler PF (1991) Reproductive competition during colony establishment. In: Ross KG, Matthews RW (eds.) *The social biology of wasps*, Cornell University, Ithaca, pp 309-335
- Röseler PF, Van Honk CGJ (1990) Castes and reproduction in bumblebees. In: Engels W (ed) *Social Insects: an evolutionary approach to castes and development*, 147-166

- Silva ER, Noda SCM (2000) Aspectos da atividade forrageadora de *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae): duração das viagens, especialização individual e ritmos diário e sazonal. *Rev Bras Zool* 2:7-20
- Silveira OT (2006) Revision of the subgenus *Kappa* de Saussure of *Mischocyttarus* de Saussure (Hym.; Vespidae, Polistinae, Mischocyttarini). *Zootaxa* 1321:1–108
- Sledge MF, Boscaro F, Turillazzi S (2001) Cuticular hydrocarbons and reproductive status in the social wasp *Polistes dominulus*. *Behav Ecol Sociobiol* 49:401-409
- Spradbery JP (1991) Evolution of queen number and queen control. In: Ross KG, Matthews RW (eds.) *The social biology of wasps*, Cornell University, Ithaca, pp 336-388
- Strassmann JE, Meyer DC, Marlock RL (1984) Behavioral castes in the social wasp, *Polistes exclamans* (Hymenoptera: Vespidae). *Sociobiology* 8:211-224
- Sugden EA, Mcallen RL (1994) Observations on foraging, population and nest biology of the Mexican honey wasp, *Brachygastra mellifica* (Say) in Texas (Vespidae: Polybiinae). *J Kans Entomol Soc* 67:141-155
- Traniello JFA (1978) Caste in a primitive ant: absence of age polyethism in *Amblyopone*. *Science* 202:770-772
- Von Ihering R (1896) L'état des guêpes sociales du Brésil. *Bull Soc Zool Fr* 21:159-162
- West-Eberhard MJ (1969) The social biology of polistine wasps. *Misc Pub Mus Zool Univ Mich* 140:1-101
- West-Eberhard MJ (1996) Wasp societies as microcosms for the study of development and evolution. In: Turillazzi S, West-Eberhard MJ (eds) *Natural History and evolution of paper wasps*. Oxford Univ Press, Oxford: 290-317
- Wilson EO (1971) *The insect societies*. Cambridge, The Belknap Press, 548p
- Zara FJ, Balestieri JBP (2000) Behavioural catalogue of *Polistes versicolor* Oliver (Vespidae: Polistinae) post-emergence colonies. *Naturalia* 25:301-319