

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

ASPECTOS DA BIOLOGIA SOCIAL DA VESPA
NEOTROPICAL *MISCHOCYTTARUS CONSIMILIS*
ZIKÁN, 1949 (HYMENOPTERA, VESPIDAE)

Dourados - MS

Março - 2009

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

ASPECTOS DA BIOLOGIA SOCIAL DA VESPA
NEOTROPICAL *MISCHOCYTTARUS CONSIMILIS*
ZIKÁN, 1949 (HYMENOPTERA, VESPIDAE)

Thiago dos Santos Montagna

Orientador

Prof. Dr. William Fernando Antonialli-Junior

Dourados - MS

Março – 2009

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

ASPECTOS DA BIOLOGIA SOCIAL DA VESPA
NEOTROPICAL *MISCHOCYTTARUS CONSIMILIS*
ZIKÁN, 1949 (HYMENOPTERA, VESPIDAE)

Thiago dos Santos Montagna

Orientador

Prof. Dr. William Fernando Antonialli-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 Montagna, Thiago dos Santos
M758a Aspectos da biologia social da vespa Neotropical
Mischocyttarus consimilis Zikán, 1949 (Hymenoptera, Vespidae).
/Thiago dos Santos Montagna – Dourados, MS : UFGD, 2009.
xiv+77f.

Orientador: Prof. Dr. William Fernando Antonialli-Júnior
Dissertação (Mestrado em Entomologia e Conservação da
Biodiversidade) – Universidade Federal da Grande Dourados.

1. Vespa social. 2. Biologia. 3. Bionomia. 4. Fundação
independente. 5. Fenologia. 6. Ciclo Colonial. I. Título.

**“Aspectos da biologia social da vespa neotropical *Mischocyttarus consimilis*
(Zikán, 1949) (Hymenoptera, Vespidae)”**

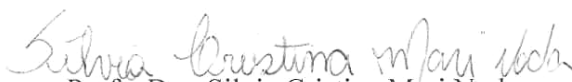
Por

Thiago dos Santos Montagna

Dissertação apresentada à Universidade Federal da Grande Dourados (UFGD),
como parte dos requisitos exigidos para obtenção do título de
MESTRE EM ENTOMOLOGIA E CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE
Área de Concentração: Entomologia



Prof. Dr. William Fernando Antonialli Junior
Orientador - UEMS



Profa. Dra. Silvia Cristina Mari Noda
Membro Titular - UNESP



Prof. Dr. José Benedito Perrella Balestieri
Membro Titular – UFGD

Aprovada em: 9 de março de 2009.

Dedico essa dissertação aos meus pais, que não pouparam esforços para que eu estudasse e dessa forma me proporcionaram a realização dessa etapa.

AGRADECIMENTOS

Ao prof. Dr. William Fernando Antonialli-Junior pela orientação técnica e científica durante a realização desse trabalho, pelas críticas e incentivos que foram colocadas em momento oportunos e que contribuíram para minha formação e pelo companheirismo e amizade que se criou mesmo em pouco tempo de convívio.

Ao prof. Dr. Wedson Desidério Fernandes pela orientação técnica e científica ao trabalho desenvolvido, pelas revisões minuciosas dos textos e manuscritos e pela amizade e companheirismo criado durante o curso.

Ao prof. Dr. Yzel Rondon Suárez pelo auxílio nas análises estatísticas e pelas sugestões para o melhoramento do trabalho.

Ao prof. Dr. Orlando Tobias Silveira pela identificação da espécie investigada nesse trabalho.

Aos pesquisadores, Carpenter, Gamboa, Jeanne, Strassmann, Gadagkar, Liebert, Giannotti e outros, pelo envio de artigos que foram utilizados nesse trabalho.

A colega de Mestrado Viviana de Oliveira Torres pela parceria nas coletas de campo, trabalhos de laboratório e utilização de artigos científicos, pela amizade e confiança.

A secretária acadêmica Leiza, pela simpatia que sempre demonstrou e por resolver as questões burocráticas que um curso de mestrado proporciona.

A todos os professores do Programa de Pós-Graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade que de uma forma ou de outra contribuíram para a minha formação.

A todos os colegas de turma que proporcionaram momentos alegres e divertidos, mesmo quando a situação não era favorável.

Aos colegas estagiários que proporcionaram momentos agradáveis durante os trabalhos de laboratório.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela bolsa de mestrado concedida (Processo Bolsa CNPq – 132211/2008-4), possibilitando financeiramente a realização deste trabalho.

À Deus.

RESUMO

Este trabalho tem por objetivo estudar aspectos da biologia social da vespa Neotropical *Mischocyttarus consimilis*, dos quais especificamente compreendem: 1. descrever a fenologia das colônias; 2. descrever o modelo arquitetônico e padrão de construção de ninhos; 3. determinar a produtividade colonial; 4. determinar o padrão de fundação e o sucesso colonial; 5. descrever a duração dos estágios imaturos e 6. descrever a duração dos estágios colonial e as flutuações na densidade de prole e adultos. As observações foram conduzidas nos próprios locais de nidificação. Os ninhos de *M. consimilis* apresentaram basicamente um único favo descoberto que se prende ao substrato por um único pedicelo. Dados arquitetônicos do ninho mostraram existir uma correlação significativamente positiva entre o tamanho do favo e diâmetro do pedicelo, e ainda entre o comprimento e largura das células. As nidificações ocorreram em substratos de plano horizontal, vertical e inclinado, sem existir aparentemente qualquer preferência por uma ou outra orientação específica. As colônias produziram em média 72,85 células e 40,71 adultos. A frequência média de células produtivas foi de 33,27% e o número máximo de reutilizações foi em média 2,07 vezes. A duração média de todo o estágio imaturo foi de 69,73 dias, sendo que os estágios de ovo, larva e pupa tiveram duração média de 14,86, 36,03 e 18,84 dias, respectivamente. A duração de cada estágio imaturo foi significativamente menor na estação quente-úmida, e somente os estágios de larva e pupa foram menores durante o estágio colonial de pré-emergência. A periodicidade de fundação e abandonos de colônias seguiu um padrão assincrônico. A maior parte dos abandonos ocorreu por causas naturais e foram mais frequentes no estágio colonial de pré-emergência. O ciclo colonial teve uma duração média próxima de oito meses, entretanto, algumas colônias tiveram duração acima de um ano. As colônias foram encontradas preferencialmente em edificações humanas e em locais abrigados, sem incidência direta de luz solar e água da chuva. As fundações de colônias ocorreram tanto por haplometrose quanto por pleometrose, sendo a

primeira o padrão predominante. Nas fundações pleométricas o número de fundadoras variou entre duas e seis.

PALAVRAS-CHAVE: Fenologia, Bionomia, Polistinae, Mischocyttarini, Fundação independente, Vespa Neotropical.

ABSTRACT

Aspects of the social biology of the Neotropical wasp *Mischocyttarus consimilis* Zikán, 1949 (Hymenoptera, Vespidae) - This work had for objective to study aspects social biology of the Neotropical wasp *Mischocyttarus consimilis*, of the which specifically understand: 1. colonial phenology; 2. architectonic model of nests and pattern of construction of nests; 3. colonial productivity; 4. foundation pattern and colonial success; 5. duration of the immature stage and 6. duration of the colonial stage and flotation's in the offspring density and adults. The observations were led at the own nidification places. The nests of *M. consimilis* presented an only discovered comb that is arrested to the substratum by an only petiole. Architectural data of the nest showed a correlation significantly positive between the size of the comb and diameter of the petiole, and still between the length and width of the cells. The nidification happened in substrata of plan horizontal, vertical and tilted, without seemingly to exist any preference for either specific orientation. The colonies produced 72.85 cells and 40.71 adults on average. The medium frequency of productive cells was of 33.27% and the maximum number of maximal number of cell utilization was on average 2.07 times. The medium duration of the all immature stage was of 69.73 days, and the stage of egg, larva and pupa had medium duration of 14.86, 36.03 and 18.84 days, respectively. The duration of each immature stage was significantly smaller in the hot-humid station, and the stage of larva and pupa were only smaller during the colonial stage of pre-emergence. The foundation periodicity and abandonment's of colonies in this species followed a pattern asynchrony. Most of the abandonment's happened for natural causes and they were more frequent in the pre-emergence colonial stage. The through colonial cycle had medium duration of eight months, however, some colonies had duration above one year. The colonies were found rather in human constructions and in sheltered places, without direct incidence of solar light and water of the rain. The foundations of colonies happened so much for haplometrosis as for

pleometrosis, being the first the predominant pattern. In the foundations pleometrotics the foundress number varied among two and six.

KEYWORDS: Phenology, Bionomy, Polistinae, Mischocyttarini, Independent foundation Neotropical wasp.

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	vi
RESUMO	viii
ABSTRACT	x
Capítulo 1. Introdução Geral	01
1 - Introdução	02
1.1 - Sistemática e distribuição geográfica de vespídeos sociais	03
1.2 - Evolução do comportamento eussocial	05
1.3 - Ciclo colonial em vespas polistine	08
1.4 - Determinação de casta em vespas sociais	10
1.5 - Arquitetura de ninho em polistine	11
1.6 - Produtividade e sucesso colonial em vespas sociais	13
2 - Objetivos	15
3 - Referências Bibliográficas	16
Capítulo 2. Modelo arquitetônico de ninhos, produtividade colonial e duração dos estágios imaturos na vespa social <i>Mischocyttarus consimilis</i> Zikán, 1949 (Hymenoptera, Vespidae)	29
Summary	30
Resumo	31
Introdução	32
Materiais e Métodos	33
Resultados	35
Discussão	42
Agradecimentos	49
Referências Bibliográficas	49
Capítulo 3. Ciclo colonial da vespa social <i>Mischocyttarus consimilis</i> Zikán, 1949 (Hymenoptera, Vespidae)	55
Summary	56
Resumo	57
Introdução	57
Materiais e Métodos	59
Resultados	60
Discussão	68
Agradecimentos	73
Referências Bibliográficas	73

LISTA DE TABELAS

Cap. II

Tabela 1 - Dados morfométricos (mm) de oito ninhos pós-emergentes de *Mischocyttarus consimilis* **36**

Tabela 2 - Produtividade de quatorze colônias pós-emergente de *Mischocyttarus consimilis* **39**

Tabela 3 - Duração média dos estágios imaturos de *Mischocyttarus consimilis* **41**

Tabela 4 - Duração média do desenvolvimento dos estágios imaturos (dias) em *Mischocyttarus consimilis* durante as estações quente-úmida e fria-seca e os valores do *t*-teste entre as duas estações climáticas. *n*=número de indivíduos utilizados. DP=desvio padrão **42**

Tabela 5 - Duração média do desenvolvimento dos estágios imaturos (dias) em *Mischocyttarus consimilis* durante os estágios de pré-emergência e pós-emergência e os valores do *t*-teste entre os dois estágios coloniais. *n*=número de indivíduos utilizados. DP=desvio padrão **42**

Cap. III

Tabela 1 - Frequência de abandonos durante os diferentes estágios coloniais e causas principais de acordo com o número de células e adultos presente no ninho em *Mischocyttarus consimilis* **64**

Tabela 2 - Duração média do desenvolvimento dos estágios e sub-estágios coloniais (dias) em quatorze colônias de *Mischocyttarus consimilis* **65**

Tabela 3 - Frequência de ocupação de células por imaturos e número de adultos de acordo com o estágio colonial em vinte e quatro colônias de *Mischocyttarus consimilis* **66**

LISTA DE FIGURAS

Cap. II

Figura 1 - Regressão linear em ninhos pós-emergentes de *Mischocyttarus consimilis*: (A) diâmetro do pedicelo e número de células construídas e (B) diâmetro e altura das células
36

Figura 2 - Padrões de nidificação de colônias em *Mischocyttarus consimilis* de acordo com o ângulo formado entre o substrato e o pedúnculo: (A) substrato de plano horizontal; (B) substrato de plano vertical; (C) substrato de plano inclinado
37

Figura 3 - Células produtivas e reutilizadas referentes a dois ninhos de *Mischocyttarus consimilis* monitorados desde a fundação ao abandono: (A) colônia 15 e (B) colônia 22
40

Cap. III

Figura 1 - Frequência de fundação, atividade e abandonos de noventa e quatro colônias de *Mischocyttarus consimilis* estudadas entre setembro/2007 à agosto/2008
62

Figura 2 - Correlação linear entre fatores físicos e comportamentos de fundação e abandonos de noventa e quatro colônias de *Mischocyttarus consimilis*: (A) Frequência de fundações x Temperatura; (B) Frequência de abandonos x Temperatura; (C) Frequência de fundações x Umidade Relativa do ar e (D) Frequência de abandonos x Umidade Relativa do ar
63

Figura 3 - Frequência de fundações (A e C) e sucesso colonial (B e D), de acordo com o número de fêmeas presentes na fase de fundação e substrato de nidificação
68

Capítulo I

Introdução Geral

1 - Introdução

Mischocyttarus consimilis é uma vespa de distribuição restritamente neotropical, que apresenta comportamento eussocial menos derivado, de fundação independente e que segue um ciclo biológico anual. As principais características morfológicas que a definem, são a coloração marrom no abdômen com reduzidas marcas amarelas e a forma do primeiro segmento metassomal (Zikán, 1949).

O gênero *Mischocyttarus* constitui filogeneticamente as vespas eussociais com características menos derivada dentro dos Polistinae, e que não apresenta distinção morfológica evidente entre castas. Suas colônias possuem em geral poucos indivíduos, e ninhos relativamente pequenos, formado por um único favo descoberto e fixo ao substrato por um pedicelo. As espécies que foram observadas com mais detalhes são: *M. drewseni* (Jeanne, 1970, 1972; Dantas-de-Araújo, 1980, 1982; Bermúdez & Jeanne, 1980; Simões *et al.*, 1985; Giannotti & Trevisoli, 1993; Penna *et al.*, 2007a), *M. extinctus* (Raposo-Filho, 1981; Raposo-Filho, 1989; Raposo-Filho & Rodrigues, 1984, 1987), *M. flavitarsis* (Snelling, 1953; Landolt & Akre, 1979; Litte, 1979; Stiller, 1989), *M. atramentarius* (Silva, 1984, 1988; Silva & Oliveira, 1989; Raposo-Filho *et al.*, 1994), *M. immarginatus* (Gorton Jr, 1978; Starr, 1988), *M. mexicanus* (Litte, 1977; Hermann & Chao, 1984; Hermann *et al.*, 1985; Clouse, 2001; Gunnels, 2007), *M. labiatus* (Litte, 1981), *M. cassununga* (Poltronieri & Rodrigues, 1976; Machado & Wiendl, 1976; Simões *et al.*, 1985; Gobbi & Simões, 1988; Giannotti & Fieri, 1991; Giannotti & Silva, 1993; Prezoto *et al.*, 2002; Penna *et al.*, 2007b), *M. cerberus* (Poltronieri & Rodrigues, 1976; Simões *et al.*, 1985; Giannotti, 1998; Togni & Giannotti, 2006, 2007, 2008; Penna *et al.*, 2007b), *M. rotundicolis* (Poltronieri & Rodrigues, 1976) *M. mastigophorus* (O' Donnell, 1998a; 1999a, 1999b, O' Donnell & Joyce, 1999, 2001; O' Donnell *et al.*, 2007), *M. collarellus* (Smith, 2004), *M. cearenses* (Rocha *et al.*, 2007), *M. angulatus* (Itô, 1984), *M. basimacula* (Itô, 1984) e *M. latior* (Cecílio, 1995).

1.1 - Sistemática e distribuição geográfica de Vespidae

A família Vespidae compreende cerca de 4600 espécies de vespas divididas em seis subfamílias monofiléticas atuais (Carpenter, 1982), e uma extinta (Carpenter & Rasnitsyn, 1990). Todas as vespas eussociais da família Vespidae estão classificadas em três subfamílias: Stenogastrinae, Vespinae e Polistinae. Análises cladísticas das relações entre os grupos de vespas eussociais em Vespidae indicam Stenogastrinae como sendo o grupo irmão de Polistinae e Vespinae, sendo esta uma conclusão apoiada em características comportamentais (Carpenter, 1982; 1988), e em estudos realizados com fósseis de vespídeos primitivos (Carpenter & Rasnitsyn, 1990). Esta conclusão foi recentemente questionada por Schmitz & Moritz (1998), que com base em uma análise molecular apontam Polistinae e Vespinae como tendo relações mais próximas com Eumeninae do que com Stenogastrinae.

A subfamília Stenogastrinae é composta por espécies que envolvem comportamento solitário ou social, sendo que as espécies sociais variam em diferentes graus de socialidade (Carpenter, 1993). Para essa subfamília são descritas aproximadamente 50 espécies, distribuídas em seis gêneros: *Liostenogaster*, *Stenogaster*, *Eustenogaster*, *Anischnogaster*, *Parischnogaster* e *Metischnogaster* (Carpenter, 1988). Stenogastrinae ocorre restritamente na Ásia tropical, e as espécies sociais estudadas com mais detalhes, embora sejam sociais, possuem um nível primitivo de sociedade, apresentando algumas diferenças biológicas notáveis em relação às outras vespas sociais (Turillazzi, 1991).

Em Polistinae todas as espécies de vespas são eussociais primitivas (Carpenter, 1993). Essa subfamília abrange cerca de 800 espécies descritas e distribuídas em 29 gêneros: *Polistes* (= *Sulcopolistes*), *Ropalidia*, *Parapolybia*, *Polybioides*, *Belonogaster*, *Mischocyttarus*, *Apoica*, *Agelaia* (= *Stelopolybia*), *Angiopolybia*, *Pseudopolybia*, *Parachartergus*, *Chartergellus*, *Nectarinella*, *Leipomeles*, *Marimbonda*, *Synoecoides*, *Epipona*, *Clypearia*,

Synoeca, *Metapolybia*, *Occipitalia*, *Asteloeca*, *Polybia*, *Protonectarina*, *Protopolybia*, *Pseudochartergus*, *Chaterginus*, *Chartergus* e *Brachygastra* (Carpenter, 1991). A distribuição de Polistinae é cosmopolita, sendo sua maior diversidade constatada na região tropical, especialmente à Região Neotropical (Carpenter & Marques, 2001). Richards (1971) sugeriu que diversos gêneros de Polistinae diversificaram-se nos trópicos asiáticos, e sua colonização em um ambiente não tropical, foi conseguida durante sua evolução. No Brasil há registro para 22 gêneros de Polistinae, distribuídos desde a Floresta Amazônica até o Pantanal e Mata Atlântica (Carpenter & Marques, 2001). Dentro da classificação atualmente mais aceita, essa subfamília é dividida em quatro tribos: Epiponini, Mischocyttarini, Ropalidiini e Polistini. As espécies dessas quatro tribos apresentam comportamento eussocial, mas diferem entre si quanto aos detalhes da vida social. Proposta de uma nova classificação tribal para Polistinae colocou o gênero *Mischocyttarus* e somente esse, na tribo Mischocyttarini, separado da tribo Epiponini como era anteriormente. *Mischocyttarus* difere dos demais Epiponini pelo alongamento e estreitamento do primeiro segmento gastral, e principalmente, pela assimetria dos três últimos artículos tarsais das pernas médias e posteriores. A distinção das espécies desse gênero é feita principalmente pela divisão da quilha pronotal (Dantas-de-Araujo, 1980). O gênero *Mischocyttarus* possui ampla diversidade, com 235 espécies nominais, atualmente reconhecidas em nove subgêneros. A maior revisão do gênero pode ser encontrada no trabalho de Richards (1945). O gênero *Mischocyttarus* apesar de uma diversidade relativamente grande em comparação a outros gêneros de Polistinae apresenta uma distribuição quase restrita à parte tropical da América do Sul (Richards, 1971), sendo várias espécies consideradas endêmicas para o Brasil.

A subfamília Vespinae compreende cerca de 60 espécies descritas, sendo que todas as espécies envolvem comportamento eussocial evoluído. Esta subfamília está dividida em quatro gêneros: *Vespa*, *Provespa*, *Dolichovespula* e *Vespula* (Carpenter, 1987).

Representantes de Vespinae são encontrados principalmente na Região Holártica e nos Trópicos Orientais (Ásia), embora algumas espécies tenham sido introduzidas acidentalmente na África do Sul, Havaí, Austrália, Nova Zelândia, Chile e Argentina. Nesse último, foi constatada a ocorrência de *Vespula germânica* (Carpenter & Kojima, 1997).

1.2 - Evolução do comportamento eussocial

Desde Darwin, a evolução do comportamento social nos insetos tem sido um dos principais assuntos em biologia evolutiva, e mesmo passando ao longo desses anos por um avanço teórico significativo continua sendo tema de vários estudos na atualidade. O comportamento eussocial nos insetos, conforme definido por Wilson (1971), pode ser encontrado exclusivamente nas ordens Isoptera e Hymenoptera. Ao longo dos anos, várias hipóteses foram propostas para explicar, a partir de um arranjo solitário a origem e manutenção do comportamento social entre os insetos. De acordo com essas principais hipóteses, o altruísmo reprodutivo nos Hymenoptera, pode ter surgido por três formas distintas, sendo elas: seleção parental, mutualismo e manipulação parental (Gadagkar, 1990). São fortes as evidências, e há certo consenso quanto ao fato do comportamento eussocial ter surgido várias vezes independentemente nesse grupo (Andersson, 1984). Para Alexander (1974), a seleção e a evolução do comportamento social não só envolveu cooperação e benefício mútuo, uma vez que a seleção ao nível de indivíduo é muito mais forte, mas também implicou na geração de muitos conflitos, por existir intrinsecamente entre os membros da sociedade interesses individuais. Associações complexas encontradas nos Hymenoptera são compostas por um grande número de fêmeas completamente ou parcialmente estéreis (operárias) especializadas no cuidado da prole e manutenção do ninho, e uma única ou poucas fêmeas férteis (rainhas), especializadas na produção de ovos (Wilson, 1971). A origem e manutenção de indivíduos estéreis nessas associações são questões

consideradas centrais no estudo do comportamento social. Sendo assim, o comportamento social nos Hymenoptera, inclusive entre os Sphecidae, compreende uma grande diversidade nos padrões de organização social. Novos critérios para alterar a classificação tradicional, principalmente no que concernem definições para divisão de trabalho reprodutivo e para as chamadas sociedades eussociais, foram propostos por Gadagkar (1994), Crespi & Yanega (1995) e Sherman *et al.* (1995). Os problemas em torno desta abordagem e os novos critérios classificatórios foram revistos por Costa & Fitzgerald (1996) e Wcislo (1997).

De acordo com os critérios da vida social, o comportamento eussocial nos Hymenoptera teve as predisposições ecológica ou genética como principal força evolutiva. Os defensores de uma evolução social baseado na predisposição ecológica enfatizam principalmente, que a vida em grupo conforme encontrado nos Hymenoptera sociais, foi favorecida pelo aumento da capacidade de defesa individual, contra predadores, parasitas ou grupos co-específicos, e ainda, pela otimização da força de trabalho do grupo social (Krebs & Davies, 1993). Em termos genéticos, o fato de ajudar a criar os irmãos, as operárias passam seus próprios genes para a próxima geração, de modo que a predisposição genética para a ajuda torna-se óbvia (Hamilton, 1964a, 1964b; Krebs & Davies, 1993).

Hamilton (1964a, 1964b) para explicar a evolução do comportamento social nos Hymenoptera propôs a hipótese da Seleção Parental, na qual sugere que a origem do comportamento eussocial evoluiu a partir da vantagem genética do cuidado parental entre irmãos em detrimento da própria reprodução. É possível que a forma de determinação de sexo por haplodiploidia conforme observada nos Hymenoptera, tenha favorecido a evolução da eussocialidade, por assim promover o relacionamento genético entre as filhas (Krebs & Davies, 1993). Entretanto, algumas abordagens discordam dessa premissa por considerar que indivíduos associados seriam incapazes de reconhecer diferenças genéticas com grupos não aparentados, e que fêmeas reprodutivas em vários grupos sociais acasalam com mais de um

macho o que diminuiria nesse caso o relacionamento genético entre as filhas (Strassmann *et al.*, 2000; Strassmann, 2001). Contudo, vários estudos recentes, têm demonstrado que fêmeas de grupos sociais são capazes de reconhecer indivíduos aparentados e não aparentados através da composição química da cutícula (Lorenzi *et al.*, 2004; Sumana *et al.*, 2005), e que preferência por fundações associativas em grupos próximos pode ser experimentalmente demonstrado (Dapporto *et al.*, 2004).

Trivers (1971) enfatiza que a origem de uma casta trabalhadora em grupos solitários, foi o momento definitivo na evolução do comportamento eussocial, e dessa forma propôs a hipótese do Mutualismo. Nessa visão, a vantagem ecológica do mutualismo foi o fator principal na evolução do comportamento eussocial (Andersson, 1984). Essa hipótese enfatiza que o compartilhamento de um ninho por várias fêmeas reduziria o risco de predação dos adultos e parasitismo da prole, aumentando dessa forma, as taxas de sobrevivência dos indivíduos envolvidos na associação.

Segundo a hipótese da Manipulação Parental proposta por Alexander (1974), são fortes as evidências que a rainha em algumas espécies manipulava suas filhas ou outras fêmeas para não ovipositar, fazendo com que os indivíduos manipulados se tornassem reprodutivamente inviáveis. Charnov (1978) mostrou, que uma rainha ganha geneticamente persuadindo suas filhas a permanecer na colônia para criar seus irmãos, enquanto que as filhas em termos genéticos não sofrem perda, de modo que se tornam vítimas voluntárias da persuasão maternal. Tal dominância tinha como princípio restrição à alimentação aos indivíduos manipulados. Como resultado satisfatório da restrição por comida, a rainha poderia induzir algumas de suas filhas a se tornarem trabalhadoras. Em algumas abelhas e vespas sociais menos derivadas, a rainha controla as operárias por comportamentos agressivos, ingerindo quaisquer ovos que essas possam colocar (Alexander, 1974). Em grupos mais

derivados de vespas sociais o controle é químico, nos quais a rainha através de ação feromonal não permite que as operárias realizem a oviposição.

1.3 - Ciclo colonial em vespas polistine

As vespas sociais polistine apresentam em geral dois padrões de fundações de colônias, sendo esses, fundação independente e fundação por enxameagem (Jeanne, 1984). Em grupos com fundação independente uma ou mais rainhas não acompanhadas por operárias iniciam uma nova colônia, que pode ocorrer por ambas às formas haplométrica ou pleométrica (Jeanne, 1991). Em haplometrose uma única fêmea fecundada dá início a uma nova colônia e realiza todas as tarefas relacionadas à construção, manutenção e defesa do ninho até que as primeiras operárias emergem (Jeanne, 1991). Em pleometrose várias fêmeas participam na fase de fundação do ninho, que depois de estabelecido, uma única fêmea torna-se a dominante e realiza todo o trabalho reprodutivo (Jeanne, 1991).

Em colônias de fundações independentes a dominância reprodutiva é exercida principalmente por comportamentos agressivos da rainha, já que nesses grupos há pouca ou nenhuma diferenciação morfológica entre as castas. Colônias de fundação independente em geral apresentam poucos indivíduos, e os ninhos não possuem um envelope de cobertura. Esse padrão de fundação de colônias pode ser encontrado em quatro gêneros de Polistinae (*Polistes*, *Mischocyttarus*, *Belonogaster* *Parapolybia*) e em algumas espécies de *Ropalidia* (Gadagkar, 1991).

Fundação por enxameagem caracteriza-se pela presença de uma ou mais rainhas acompanhadas por um grupo de operárias. O ninho é todo construído pelas operárias e sem qualquer contribuição da rainha nesta tarefa. Colônias de fundação por associação são relativamente grandes, e os ninhos são frequentemente protegidos por um envelope de cobertura. Esse tipo de fundação é encontrado em 20 gêneros de Polistinae, incluindo 19

gêneros da tribo Epiponini que ocorrem na região neotropical, e em algumas espécies de *Ropalidia* e *Polybioides* (Jeanne, 1991).

Em relação à duração, o ciclo colonial das vespas polistine é relativamente variável ao longo dos trópicos e está ajustada principalmente às condições climáticas nas regiões de ocorrência. O ciclo colonial de vespas em regiões de climas temperados é sincrônico, no qual as diferentes fases de desenvolvimento da colônia são específicas para cada estação do ano (West Eberhard, 1969). Nessas condições, a fundação do ninho tende a ocorrer em meados da primavera e o abandono ao final do outono e início do inverno. Após o abandono, os machos migram para locais abrigados ou ninhos velhos abandonados formando o que se chama de agregados de inverno. Posteriormente, as fêmeas potencialmente reprodutivas associam-se a esses agregados. O acasalamento de fêmeas que darão início uma nova colônia na próxima estação ocorre durante o inverno e em geral nos próprios agregados (Spradbery, 1973).

Ao contrário, as colônias de vespas sociais em região de clima tropical apresentam ciclos relativamente mais longos, sendo possível nesses locais, às colônias permanecerem ativas por um período superior a um ano. Também nessas condições, é possível verificar comportamentos de fundações e abandonos em qualquer época do ano. Dessa forma, colônias em diferentes fases de desenvolvimento podem coexistir numa mesma população, sendo esse comportamento classificado como assincrônico (Giannotti, 1997). Nessas condições, machos podem estar presente no ambiente em qualquer período do ano (Hunt, 1999). Característica assincrônica no ciclo biológico de vespas sociais de ocorrência em região tropical foi descrito para *M. drewseni* (Jeanne 1972; Penna *et al.*, 2007a), *M. mastigophorus* (O' Donnell & Joyce, 2001) e *M. cerberus* (Giannotti, 1998). Ao contrário, outros trabalhos mostraram existir em vespas tropicais a formação de agregados de inverno, sendo esse comportamento considerado facultativo para o ciclo biológico nessas condições (González *et al.*, 2002; Tannure-Nascimento *et al.*, 2005; Gobbi *et al.*, 2006).

1.4 - Determinação de casta em vespas sociais

A determinação de castas em vespas sociais é assunto controverso, entretanto, vários estudos apontam que dependendo do grupo a determinação ocorra basicamente por uma das formas trófica ou comportamental (O' Donnell, 1998b). Para grupos de vespas sociais considerados altamente eussociais (i. e. Vespinae), a determinação de castas é trófica, com diferenciação morfofisiológica evidente entre os adultos. Jeanne (1991) destaca que há também uma tendência evidente de diferenciação morfológica de casta em algumas espécies de vespas Polistinae que apresenta o padrão de fundação associativa. Wilson (1971) destaca que a divergência física da rainha e operárias nesses grupos se deve basicamente na discriminação nutricional durante o período larval. Da mesma forma, outros estudos mostram que as operárias são vítimas de castração nutricional ao serem desprovidas de adequada nutrição enquanto larvas, tornando-se adultos com ovários não desenvolvidos. Contudo, os fatores que levam a reprogramação de padrões de desenvolvimento ontogênico nesses indivíduos continuam pouco esclarecidos (Spradbery, 1973). Determinação de castas pré-imaginal, tem sido documentada em Epiponini, através de estudos morfométricos, mostrando padrões de dimorfismo que não podem ser explicados por crescimento alométrico, levantando assim, a hipótese de reprogramação de parâmetros de crescimento durante o período larval (Hunt *et al.*, 1996; Jeanne, 1996).

Para a maioria das espécies primitivamente eussociais, há pouca ou nenhuma diferença morfológica entre fêmeas reprodutivas e estéreis. Isso sugere que a divisão reprodutiva de trabalho nesses grupos ocorra durante a fase adulta, na qual os indivíduos mostram considerável flexibilidade no papel social que possam desenvolver na medida em que interagem com outros membros da colônia. Estudos anteriores sugerem que comportamentos agressivos entre os indivíduos adultos estabelecem as relações de dominância e fêmeas que

sofrem agressões físicas assumem a submissão e se comportam como uma casta trabalhadora (Gadagkar, 1991). Entretanto, essa afirmação tem sido recentemente questionada a partir de evidências fisiológicas que mostram a possibilidade de determinação trófica em membros de Polistinae sem diferenças morfológicas, nos quais se pensava antes que tal determinação não ocorria (Keeping, 2002). Estudos recentes sugerem que a diferenciação de castas pré-imaginal pode em fato ocorrer, sem que haja necessariamente diferenciação morfológica externa evidente entre os adultos (O' Donnell, 1998b).

1.5 - Arquitetura de ninho em vespas polistine

A construção de ninhos expostos tem sido uma das principais características da vida social para a maioria dos polistine, que em grande parte constroem seus ninhos utilizando matéria vegetal (West Eberhard, 1969). Esses materiais vegetais (fibras) são coletados, triturados e misturados com água e provavelmente secreção salivar, resultando em um produto semelhante ao papel, que pode variar consideravelmente em espessura e textura entre os diversos grupos de vespas (Richards & Richards, 1951). Por essa característica as vespas pertencentes ao gênero *Mischocyttarus* assim como outros grupos de vespas são conhecidos como “vespas papel”.

Conforme destaque na literatura, os ninhos de vespas Polistinae apresentam em diferentes aspectos um arranjo arquitetônico muito variável. Essas variações, principalmente no que se refere à presença ou não do envelope de cobertura em favos com ou sem o pedúnculo, constituem considerável valor taxonômico, e substancialmente tem ajudado na classificação das vespas desse grupo. Hunt & Carpenter (2004) destacam, que além do valor taxonômico a arquitetura dos ninhos de vespas sociais pode ser utilizada sob perspectiva filogenética, comportamental, ecológica e evolutiva. De forma geral, em grupos menos derivados dentro dos Polistine como *Mischocyttarus* e *Polistes*, o ninho compreende um

único favo descoberto preso ao substrato por um único pedúnculo (Wilson, 1971). Em grupos mais derivados como no gênero *Polybia*, o ninho é formado por favos envelopados e preso ao substrato sem a presença do pedúnculo (Wilson, 1971).

Jeanne (1975) destaca que a arquitetura dos ninhos em vespas sociais evoluiu influenciada por diversos fatores, incluindo fatores físicos do ambiente, necessidades estruturais do ninho, custo energético de construção e manutenção do ninho, predação por artrópodes e vertebrados, parasitismo e necessidades social da espécie. A predação, tida como uma das maiores forças evolutivas, é exercida principalmente por formigas (Jeanne, 1975; London & Jeanne, 2000). Com poucas exceções, todas as vespas que não fecham seus favos com envelope suspendem-os por um fino pedúnculo, e todas aquelas que constroem células presas diretamente ao substrato fecham-nas com um envelope para se protegerem (Jeanne, 1975). Segundo Jeanne (1970) existe em *Polistes* uma substância repelente, secretada por uma glândula no sexto esternito do metassoma, que quando aplicada ao pedúnculo evita consideravelmente o ataque de formigas. Esses dados sugerem que diferentes aspectos da arquitetura do ninho em vespas sociais evoluíram independentes entre os diversos grupos, promovida especialmente pela necessidade de segurança e estabilidade do ninho (Jeanne, 1975).

Uma das funções fundamentais do ninho em insetos sociais é promover o controle homeostático, tida como de fundamental importância para o desenvolvimento colonial (Jones & Oldroyd, 2007). Em ninhos de vespas sociais o controle das variáveis físicas ambientais é feito na forma de células individuais (Jeanne, 1975). Hozumi *et al* (2005) mostraram que a temperatura interna dos ninhos em três espécies de *Polybia* sofre menos variação extrema que a temperatura externa e que essa sofre ainda pequenas variações mesmo dentro do ninho. Resultado similar foi encontrado por Jeanne & Morgan (1992) estudando ninhos de vespas do gênero *Polistes*. Esses autores sugerem existir um grande esforço entre os membros da

colônia para manter uma condição física ideal que permita o desenvolvimento dos indivíduos. Diante dessa necessidade de controle homeostático os ninhos de vespas são construídos preferencialmente em locais que promovem menor variação ambiental. Isso explicaria o alto índice de nidificações em ambientes antrópicos, já que nesses locais as vespas encontram em geral as condições físicas necessárias para o desenvolvimento da colônia. Entretanto, não é incomum encontrar populações de vespas sociais ocorrendo totalmente em ambientes naturais (Hunt *et al.*, 1995).

1.6 - Produtividade colonial em vespas sociais

O sucesso colonial em grupos de fundação independente pode ser descrito através do investimento na produção de indivíduos que envolvem fatores ambientais e sociais (Lorenzi & Turillazzi, 1986; Reeve, 1991). O padrão de fundações de colônias está entre os principais fatores sociais que influenciam a produtividade colonial em vespas de fundação independente. Nesse tipo de fundação, o número de fêmeas presentes e sua relação com a produtividade, tem sido amplamente demonstrado em vários trabalhos. Gamboa (1978) demonstrou que fundação por associação em *P. metricus* é significativamente mais produtiva que fundação solitária, por estarem menos susceptível ao ataque de predadores e parasitas durante o estágio de fundação. Da mesma forma Tibbetts & Reeve (2003) mostraram que colônias em *P. dominulus* iniciadas por várias fêmeas apresentam maior probabilidade de sucesso devido principalmente ao aumento da capacidade de defesa do ninho contra usurpadores co-específicos ou predadores. Clouse (2001) demonstrou que ninhos pleometróticos têm maior produtividade se comparado a ninhos haplometróticos. O autor destaca que colônias haplometróticas são mais susceptíveis a ataques de predadores e vespas co-específica em comparação às colônias pleometróticas. Ao contrário, Liebert *et al.* (2005) não verificou existir em *P. aurifer* diferenças na produtividade entre ninhos fundados por uma ou várias fêmeas, entretanto, membros de colônias com

múltiplas fundadoras tem baixa produtividade per capita se comparada a fundações solitárias. Em média a autora verificou que a fêmea de fundação solitária forrageia mais frequentemente por presa que fêmea de fundação associativa. Tindo *et al.* (1997) observou em *Belonogaster juncea juncea* que colônias são em geral fundadas por uma única fêmea, podendo haver durante a fase de fundação da colônia associação de outras fêmeas, sendo a maioria dessas, oriunda de uma mesma colônia maternal. Nesse mesmo trabalho, o autor verificou que 25% das fundações haplométricas tiveram sucesso, enquanto que esse sucesso aumentou para 56,7% para as fundações por associação. Klahn (1988) demonstrou que 84,8% das usurpações em *P. fuscatus* ocorrem na fase de pré-emergência, que coincide com os períodos de alta predação de colônias de vespas por vertebrados. Esse mesmo autor verificou que a usurpação ocorria mais frequentemente em colônias com uma única fundadora, e raramente para colônias iniciadas por várias fundadoras e aquelas com a presença de operárias. Klahn (1979), Hirose & Yamasaki (1984) e Young (1986) mostraram que algumas vespas do gênero *Polistes* têm como uma possível característica de defesa, tendência à iniciar colônias próximas a seus ninhos de origem, sendo que as fêmeas fundadoras são geralmente formadas por ex-companheiras do ninho.

Entre os fatores ambientais, a temperatura que sofre variações ao longo do ano, afeta mais severamente a produtividade em colônias de vespas em regiões temperadas do que colônias em regiões tropicais, principalmente por diminuir na primeira o tempo de atividade das colônias (Inagawa *et al.*, 2001). Portanto, é esperado que espécies de vespas que ocorrem em condições de clima tropical, onde as condições climáticas são mais homogêneas ao longo do ano, apresentem para alguns parâmetros produtivos valores superiores a aqueles registrados para as espécies de clima temperado.

2 - Objetivos

Este trabalho tem por objetivo estudar aspectos da biologia social da vespa Neotropical *Mischocyttarus consimilis*, dos quais especificamente compreendem:

- Descrever a fenologia das colônias;
- Descrever o modelo arquitetônico e padrão de construção de ninhos;
- Determinar a produtividade colonial;
- Determinar o padrão de fundação e o sucesso colonial;
- Descrever a duração dos estágios imaturos;
- Descrever a duração dos estágios colonial e as flutuações na densidade de prole e adultos.

3 - Referências Bibliográficas

- Alexander, R. D. 1974. The evolution of social behaviour. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, **5**: 325-383.
- Andersson, M. 1984. The evolution of eusociality. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, **15**: 165-189.
- Bermúdez, E. G. C. & Jeanne, L. R. 1980. Reproductive behavior of a male of the Neotropical social wasp *Mischocyttarus drewseni* (Hymenoptera: Vespidae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, **53**: 271-276.
- Carpenter, J. M. 1982. The phylogenetic relationships and natural classification of the Vespoidea (Hymenoptera). **Systematic Entomology**, **7**: 11-38.
- Carpenter, J. M. 1987. Phylogenetic relationships and classification of the Vespinae (Hymenoptera: Vespidae). **Systematic Entomology**, **12**: 413-431.
- Carpenter, J. M. 1988. The phylogenetic system of the Stenogastrinae (Hymenoptera: Vespidae). **Journal of the New York Entomological Society**, **96**: 140-175.
- Carpenter, J. M. 1991. Phylogenetic relationships and the origin of social behavior in the Vespidae. *In* K.G. Ross & R.W. Matthews (editors), **The social biology of wasps**, pp. 7-32. Ithaca, NY: Cornell University Press, xvii+678p.
- Carpenter, J. M. 1993. Biogeographic patterns in the Vespidae (Hymenoptera): Two views of Africa and South America. *In*: P. Goldblatt (editor), **Biological relationships between Africa and South America**, pp. 139-155. New Haven, CT: Yale University Press, ix+630p.
- Carpenter, J. M. & Rasnitsyn, A. P. 1990. Mesozoic Vespidae. **Psyche**, **97**: 1-20.
- Carpenter, J. M. & Kojima, J. 1997. Checklist of the species in the subfamily Vespinae (Insecta: Hymenoptera; Vespidae). **Natural History Bulletin of Ibaraki University**, **1**: 51-92.

- Carpenter, J. M. & Marques O. M. 2001. **Contribuição ao estudo dos vespídeos do Brasil (Insecta, Hymenoptera, Vespoidae, Vespidae)**. Cruz das Almas, Universidade Federal da Bahia. Publicações Digitais, Vol. II.
- Cecílio, D. S. S. 1995. **Bionomia da vespa social *Mischocyttarus (Kappa) latior* (Fox, 1898) (Hymenoptera: Vespidae)**. Monografia, Rio Claro, SP, Instituto de Biociências da UNESP, 34p.
- Charnov, E. L. 1978. Evolution of eusocial behavior: Offspring choice or parental parasitism? **Journal of Theoretical Biology**, **75**: 451-465.
- Clouse, R. 2001. Some effects of group size on the output of beginning nests of *Mischocyttarus mexicanus* (Hymenoptera: Vespidae). **Florida Entomologist**, **84**: 418-425.
- Costa, J. T. & Fitzgerald, T. D. 1996. The eusociality continuum revisited - reply -. **Trends in Ecology and Evolution**, **11**: 472-473.
- Crespi, B. J. & Yanega, D. 1995. The definition of eusociality. **Behavioral Ecology**, **6**: 109-115.
- Dantas-de-Araujo, C. Z. 1980. **Bionomia e comportamento social comparado de *Mischocyttarus drewseni drewseni* de Saussure, 1857, nas regiões subtropical (Curitiba, PR) e tropical (Belém, PA) do Brasil (Hymenoptera, Vespidae)**. Dissertação de Mestrado, Curitiba, PR, Universidade Federal do Paraná, 110p.
- Dantas-de-Araujo, C. Z. 1982. Bionomia comparada de *Mischocyttarus drewseni* das regiões subtropical (Curitiba. PR) e tropical (Belém. PA) do Brasil (Hymenoptera. Vespidae). **Dusenía**, **13**: 165-172.
- Dapporto, L., Pansolli, C. & Turillazzi, S. 2004. Hibernation clustering and its consequences for associative nest foundation in *Polistes dominulus* (Hymenoptera Vespidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **56**: 315-321.

- Gadagkar, R. 1990. Origin and evolution of eusociality: A perspective from studying primitively eusocial wasps. **Journal of Genetics**, **69**: 113-125.
- Gadagkar, R. 1991. *Belonogaster*, *Mischocyttarus*, *Parapolybia*, and independent founding *Ropalidia*. In K.G. Ross & R.W. Matthews (editors), **The social biology of wasps**, pp. 149–190. Ithaca, NY: Cornell University Press, xvii+678p.
- Gadagkar, R. 1994. Why the definition of eusociality is not helpful to understand its evolution and what should we do about it. **Oikos**, **70**: 485-488.
- Gamboa, G. J. 1978. Intraspecific defense: Advantage of social cooperation among paper wasp foundresses. **Science**, **199**: 1463-1465.
- Giannotti, E. 1997. Biology of the wasp *Polistes (epicnemius) cinerascens* Sausure (Hymenoptera: Vespidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, **26**: 61-67.
- Giannotti, E. 1998. The colony cycle of the social wasp, *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, **41**: 217-224.
- Giannotti, E. & Fieri, S. R. 1991. On the brood of *Mischocyttarus (Monocyttarus) cassununga* (Ihering 1903) (Hymenoptera. Vespidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, **35**: 263-267.
- Giannotti, E. & Silva, C. V. 1993. *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae): external morphology of the brood during the post-embryonic development. **Revista Brasileira de Entomologia**, **37**: 309-312.
- Giannotti, E. & Trevisoli, C. 1993. Desenvolvimento pós-embriônico de *Mischocyttarus drewseni* Saussure, 1857 (Hymenoptera, Vespidae). **Insecta**, **2**: 41-52.
- Gobbi, N. & Simões, D. 1988. Contribuição ao entendimento do ciclo básico de colônias de *Mischocyttarus (Monocyttarus) cassununga* von Ihering, 1903 (Hymenoptera, Vespidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, **17**: 421-436.

- Gobbi, N., Noll, F. B. & Penna, M. A. H. 2006. “Winter” aggregations, colony cycle, and seasonal phenotypic change in the paper wasp *Polistes versicolor* in subtropical Brazil. **Naturwissenschaften**, **93**: 487-494.
- González, J. A., Nascimento, F. S. & Gayubo, S. F. 2002. Observations on the winter aggregates of two polistine paper wasps (Hymenoptera Vespidae Polistinae). **Tropical Zoology**, **15**: 1-4.
- Gorton Jr, R. E. 1978. Observations on the nesting behavior of *Mischocyttarus immarginatus* (Rich.) (Vespidae: Hymenoptera) in a dry forest in Costa Rica. **Insectes Sociaux**, **25**: 197-204.
- Gunnels, C. W. 2007. Seasonally variable eusocially selected traits in the paper wasp, *Mischocyttarus mexicanus*. **Ethology**, **113**: 648-660.
- Hamilton, W. D. 1964a. The genetical evolution of social behaviour, I. **Journal of Theoretical Biology**, **7**: 1-16.
- Hamilton, W. D. 1964b. The genetical evolution of social behaviour, II. **Journal of Theoretical Biology**, **7**: 17-52.
- Hermann, H. R. & Chao, J. 1984. Nesting biology and defensive behavior of *Mischocyttarus* (*Monocyttarus*) *mexicanus cubicola* (Vespidae: Polistinae). **Psyche**, **91**: 51-65.
- Hermann, H. R., Gonzalas, J. M. & Hermann, B. S. 1985. *Mischocyttarus mexicanus cubicola* (Hymenoptera), distribution and nesting plants. **Florida Entomologist**, **68**: 609-614.
- Hirose, Y. & Yamasaki, M. 1984. Foundress associations in *Polistes jadwigae* (Hymenoptera: Vespidae) relatedness among co-foundresses and colony productivity. **Kontyo**, **52**: 172-174.
- Hozumi, S., Yamane, S., Miyano, S., Mateus, S. & Zucchi, R. 2005. Diel changes of temperature in the nests of two *Polybia* species, *P. paulista* and *P. occidentalis*

- (Hymenoptera, Vespidae) in the subtropical climate. **Journal of Ethology**, **23**: 153 – 159.
- Hunt, J. H. 1999. Trait mapping and salience in the evolution of eusocial vespid wasps. **Evolution**, **53**: 225-237.
- Hunt, J. H., Jeanne, R. L. & Keeping, M. G. 1995. Observations on *Apoica pallens*, a nocturnal Neotropical social wasp (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae, Epiponini). **Insectes Sociaux**, **42**: 223-236.
- Hunt, J. H., Schmidt, D. K., Mulkey, S.S. & Williams, M. A. 1996. Caste dimorphism in the wasp *Epipona guerini* (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae, Epiponini): Further evidence for larval determination. **Journal of Kansas Entomological Society**, **suppl.**, **69**: 362-369.
- Hunt, J. H. & Carpenter, J.M. 2004. Intra-specific nest form variation in some Neotropical swarm-founding wasps of the genus *Parachartergus* (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini). **Journal of the Kansas Entomological Society**, **77**: 448-456.
- Inagawa, K., Kojima, J., Sayama, K. & Tsuchida, K. 2001. Colony productivity of the paper wasp *Polistes snelleni*: Comparison between cool-temperate and warm-temperate populations. **Insectes Sociaux**, **48**: 259–265.
- Itô, Y. 1984. Social behaviour and social structure of Neotropical paper wasps *Mischocyttarus angulatus* (Richards) and *M. basimacula* (Cameron). **Journal of Ethology**, **2**: 17-29.
- Jeanne, R. L. 1970. Chemical defense of brood by a social wasp. **Science**, **168**: 1465-1466.
- Jeanne, R. L. 1972. Social biology of the neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, **144**: 63-150.
- Jeanne, R. L. 1975. The adaptiveness of social wasp nest architecture. **The quarterly Review of Biology**, **50**: 267-287.

- Jeanne, R. L. 1980. Evolution of social behavior in the Vespidae. **Annual Review of Entomology**, **25**: 371-396.
- Jeanne, R. L. 1991. The swarm-founding Polistinae. *In* K.G. Ross & R.W. Matthews (editors), **The social biology of wasps**, pp. 191–231. Ithaca, NY: Cornell University Press, xvii+678pp.
- Jeanne, R. L. 1996. Non-allometric queen-worker dimorphism in *Pseudopolybia difficilis* (Hymenoptera: Vespidae). **Journal of Kansas Entomological Society, suppl.**, **69**: 370-374.
- Jeanne, R. L. & Morgan, R. C. 1992. The influence of temperature on nest site choice and reproductive strategy in a temperate zone *Polistes* wasp. **Ecological Entomology**, **17**: 135-141.
- Jones, J. C. & Oldroyd, B. P. 2007. Nest thermoregulation in social insects. **Advances in Insect Physiology**, **33**: 153-191.
- Keeping, M. G. 2002. Reproductive and worker castes in the primitively eusocial wasp *Belonogaster petiolata* (DeGeer) (Hymenoptera: Vespidae): evidence for pré-imaginal differentiation. **Journal of Insect Physiology**, **48**: 867-879.
- Klahn, J. E. 1979. Philopatric and nonphilopatric foundress associations in the social wasp *Polistes fuscatus*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **5**: 417-424.
- Klahn, J. E. 1988. Intraspecific comb usurpation in the social wasp *Polistes fuscatus*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **23**: 1-8.
- Krebs, J. R. & Davies, N. B. 1993. **An introduction to behavioural ecology**. 3ed. Oxford, Blackwell Scientific Publications, xi+420p.
- Landolt, P. J. & Akre, R. D. 1979. Occurrence and location of exocrine glands in some social Vespidae (Hymenoptera). **Annals of the Entomological Society of America**, **72**: 141-148.

- Liebert, A. E., Nonacs, P. & Wayne, R. K. 2005. Solitary nesting and reproductive success in the paper wasp *Polistes aurifer*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **57**: 445-456.
- Litte, M. 1977. Behavioral ecology of the social wasp *Mischocyttarus mexicanus*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **2**: 229-246.
- Litte, M. 1979. *Mischocyttarus flavitarsis* in Arizona: Social and nesting biology of a polistine wasp. **Zeitschrift für Tierpsychologie**, **50**: 282-312.
- Litte, M. 1981. **Social biology of the Polistine wasp *Mischocyttarus labiatus*: Survival in a Colombian Rain Forest**. Washington, Smithsonian Contributions to Zoology, n° 327, iv+27p.
- London, K. B. & Jeanne, R. L. 2000. The interaction between mode of colony founding, nest architecture and ant defense in polistine wasp. **Ethology Ecology & Evolution**, **12**: 13-25.
- Lorenzi, M. C. & Turillazzi, S. 1986. Behavioral and ecological adaptations to the high mountain environment of *Polistes biglumus bimaculatus*. **Ecological Entomology**, **11**: 199-204.
- Lorenzi, M. C., Sledge, M. F., Laiolo, P., Sturlini, E. & Turillazzi, S. 2004. Cuticular hydrocarbon dynamics in young adult *Polistes dominulus* (Hymenoptera: Vespidae) and the role of linear hydrocarbons in nestmate recognition systems. **Journal of Insect Physiology**, **50**: 935-941.
- Machado, V. L. L. & Wiendl, F. M. 1976. Comportamento de colônias de *Mischocyttarus cassununga*, tratadas com alimento marcado com radio fósforo 32p. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, **5**: 79-85.
- O' Donnell, S. 1998a. Dominance and polyethism in the eusocial wasp *Mischocyttarus mastigophorus* (Hymenoptera: Vespidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **43**: 327-331.

- O' Donnell, S. 1998b. Reproductive caste determination in eusocial wasps (Hymenoptera: Vespidae). **Annual Reviews of Entomology**, **43**: 323-46.
- O' Donnell, S. 1999a. Dual mimicry in the dimorphic eusocial wasp *Mischocyttarus mastigophorus* Richards (Hymenoptera: Vespidae). **Biological Journal of the Linnean Society**, **66**: 501-514.
- O' Donnell, S. 1999b. The function of male dominance in the eusocial wasp *Mischocyttarus mastigophorus* (Hymenoptera, Vespidae). **Ethology**, **105**: 273-282.
- O' Donnell, S. & Joyce, F. J. 1999. Dual mimicry in the dimorphic eusocial wasp *Mischocyttarus mastigophorus* Richards. **Biological Journal of the Linnean Society**, **66**: 501-514.
- O' Donnell, S. & Joyce, F. J. 2001. Seasonality and colony composition in a Montane Tropical eusocial wasp. **Biotropica**, **33**: 727-732.
- O' Donnell, S., Donlan, N. & Jones, T. 2007. Developmental and dominance-associated differences in mushroom body structure in the paper wasp *Mischocyttarus mastigophorus*. **Journal of Neurobiology**, **67**: 39-46.
- Penna, M. A. H., Gobbi, N. & Giacomini, H. C. 2007a. An evaluation of the productivity of *Mischocyttarus drewseni* in a semi-urban environment (Hymenoptera: Polistinae). **Sociobiology**, **50**: 113-120.
- Penna, M. A. H., Gobbi, N., Giacomini, H. C., Prezoto, F. & Gonçalves, F. M. F. 2007b. Comparative productivity of *Mischocyttarus cerberus styx* (Richards, 1940) and *Mischocyttarus cassununga* Saussure (von Ihering, 1903) in an anthropic environment as evaluation for differences in ecological strategies. **Zoociências**, **9**: 205-212.
- Poltronieri, H. S. & Rodrigues, V. M. 1976. Vespídeos sociais: estudos de algumas espécies de *Mischocyttarus* Saussure, 1853 (Hymenoptera.Vespidae. Polistinae). **Dusenía**, **9**: 99-105.

- Prezoto, F., Lima, M. A. P. & Andrade, F. R. 2002. Nest of tropical paper wasp *Mischocyttarus cassununga* occupied and modified by *Polistes ferreri* (Hymenoptera, Vespidae) in south-easter Brazil. **Sociobiology**, **39**: 407-410.
- Raposo-Filho, J. R. & Rodrigues, V. M. 1984. Habitat e local de nidificação de *Mischocyttarus (Monocyttarus) extinctus* Zikán, 1935 (Polistinae, Vespidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, **13**: 19-28.
- Raposo-Filho, J. R. 1981. **Biologia de *Mischocyttarus (Monocyttarus) extinctus* Zikán, 1935 (Polistinae, Vespidae)**. Dissertação de Mestrado, Rio Claro, SP, Instituto de Biociência, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, vii+110p.
- Raposo-Filho, J. R. & Rodrigues, V. M. 1987. O órgão de Van ver Vecht em *Mischocyttarus extinctus* Zikán (Polistinae, Vespidae). **Naturalia**, **12**:107-116.
- Raposo-Filho, J. R. 1989. Comportamento de defesa e agregação das colônias de *Mischocyttarus extinctus* Zikán, 1935 (Vespidae Polistinae). **Boletim do Instituto de Ciencias Biologicas e Geociencias**, **42**: 37-43.
- Raposo-Filho, J. R., Calloni, C. & Delfino, G. 1994. Strutral and ultrastructural features of the glands in the VI and VII gastral sternites of female *Mischocyttarus (Kappa) atramentarius* Zikán, 1949 (Hymenoptera, Vespidae). **Ethology Ecology and Evolution, Special Issue**, **3**: 47-52.
- Reeve, H. K. 1991. *Polistes*. In K.G. Ross & R.W. Matthews (editors), **The social biology of wasps**, pp. 99–148. Ithaca, NY: Cornell University Press, xvii+678pp.
- Richards, O. W. 1945. A revision of the genus *Mischocyttarus* de Saussure (Hymenoptera, Vespidae). **Transactions of the Royal Entomological Society**, **95**: 295-462.
- Richards, O. W. 1971. The biology of the social wasps (Hymenoptera, Vespidae). **Biological Reviews**, **46**: 483-528.

- Richards, O. W. & Richards, M. J. 1951. Observations on the social wasps of South America (Hymenoptera, Vespidae). **Transactions of the Royal Entomological Society**, **102**: 1-170.
- Rocha, A. A., Santos, G. M. M., Bichara Filho, C. C., Resende, J. J., Melo, A. C. & Cruz, J. D. 2007. Population Fluctuations of *Mischocyttarus cearensis* (Hymenoptera: Vespidae) in Feira de Santana, Bahia, Brazil. **Sociobiology**, **50**: 803-811.
- Schmitz, J. & Moritz, R. F. A. 1998. Molecular phylogeny of Vespidae (Hymenoptera) and the evolution of sociality in wasps. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, **9**: 183-191.
- Sherman, P. W., Lacey, E. A., Reeve, H. K. & Keller, L. 1995. The eusociality continuum. **Behavioral Ecology**, **6**: 102-108.
- Silva, M. N. 1984. **Aspectos do desenvolvimento e comportamento de *Mischocyttarus (Kappa) atramentarius* Zikán, 1949 (Hymenoptera, Vespidae)**. Tese de Doutorado, Rio Claro, SP, Instituto de Biociência, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, vi+151p.
- Silva, M. N. 1988. Análises morfométricas em adultos de *Mischocyttarus (Kappa) atramentarius* Zikán, 1949 (Hymenoptera - Vespidae). **Boletim do Instituto de Ciências Biológicas e Geociências**, **41**: 29-38.
- Silva, M. N. & Oliveira, S. M. C. 1989. Variação no tamanho do corpo e no desenvolvimento de *Mischocyttarus atramentarius* (Hymenoptera, Vespidae), durante o ciclo de desenvolvimento das colônias. **Boletim do Instituto de Ciências Biológicas e Geociências**, **42**: 25-36.
- Simões, D., Gobbi, N. & Batarce, B. R. M. 1985. Mudanças sazonais na estrutura populacional em colônias de três espécies de vespas do gênero *Mischocyttarus* (Hymenoptera, Vespidae). **Naturalia**, **10**: 89-105.

- Smith, E. F. 2004. Nest sites of the paper wasp *Mischocyttarus collarellus* (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae) in a lowland tropical rain forest. **Journal of the Kansas Entomological Society**, **77**: 457-469.
- Snelling, R. R. 1953. Notes on the hibernation and nesting of the wasp *Mischocyttarus flavitarsis* (De Saussure) (Hymenoptera, Vespidae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, **26**: 143-145.
- Spradbery, J. P. 1973. **Wasps: an account of the biology and natural history of solitary and social wasps**. London, Sidgwick & Jackson. 408p.
- Starr, C. K. 1988. The nesting association of the social wasps *Mischocyttarus immarginatus* and *Polybia* spp. in Costa Rica. **Biotropica**, **20**: 171-173.
- Stiller, T. M. 1989. **The biology of a social wasp, *Mischocyttarus flavitarsis*: reproductive strategies and male behavior**. Ph.D. tese, Boulder, Colorado, University of Colorado, iv+118p.
- Strassmann, J. 2001. The rarity of multiple mating by females in the social Hymenoptera. **Insectes Sociaux**, **48**: 1-13.
- Strassmann, J., Seppä, P. & Queller, D. C. 2000. Absence of within-colony kin discrimination: foundresses of the social wasp, *Polistes carolina*, do not prefer their own larvae. **Naturwissenschaften**, **87**: 266-269.
- Sumana, A., Liebert, A. E., Berry, A. S., Switz, G. T. Orians, C. M., & Starks, P. T. 2005. Nest hydrocarbons as cues for philopatry in a paper wasp. **Ethology**, **111**: 469-477.
- Tannure-Nascimento, I. C., Nascimento, F. S. & Zucchi, R. 2005. Size and colony cycle in *Polistes satan*, a Neotropical paper wasp (Hymenoptera Vespidae). **Ethology Ecology & Evolution**, **17**: 105-119.

- Tibbetts, E. A. & Reeve, H. K. 2003. Benefits of foundress associations in the paper wasp *Polistes dominulus*: increased productivity and survival, but no assurance of fitness returns. **Behavioral Ecology**, **14**: 510-514.
- Tindo, M., D'Agostino, P., Francescato, E., Dejean, A. & Turillazzi, S. 1997. Associative colony foundation in the tropical wasp *Belonogaster juncea juncea* (Vespidae, Polistinae). **Insectes sociaux**, **44**: 365-377.
- Togni, O. C. & Giannotti, E. 2006. Male behavior of *Mischocyttarus cerberus* (Hymenoptera, Vespidae) during attacks on the nest by ants. **Sociobiology**, **48**: 553-558.
- Togni, O. C. & Giannotti, E. 2007. Nest defense behavior against the attack of ants in colonies of pre-emergent *Mischocyttarus cerberus* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology**, **50**: 675-694.
- Togni, O. C. & Giannotti, E. 2008. Nest defense behavior against ant attacks in post-emergent colonies of wasp *Mischocyttarus cerberus* (Hymenoptera, Vespidae). **Acta Ethologica**, **11**: 43-54.
- Trivers, R. L. 1971. The evolution of reciprocal altruism. **The Quarterly Review of Biology**, **46**: 35-57.
- Turillazzi, S. 1991. The Stenogastrinae. In K.G. Ross & R.W. Matthews (editors), **The social biology of wasps**, pp. 74-98. Ithaca, NY: Cornell University Press, xvii+678p.
- Wcislo, T. W. 1997. Social terminology: what are words worth? **Trends in Ecology and Evolution**, **12**: 161.
- West Eberhard, M. J. 1969. **The Social Biology of Polistine Wasps**. Michigan, Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan, n° 140, 101p.
- Wilson, E. O. 1971. **The insect societies**. Cambridge, Belknap Press, x+548p.

- Young, A. M. 1986. Natural history notes on the social paper wasp *Polistes erythrocephalus* Latreille (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) in Costa Rica. **Journal of the Kansas Entomological Society**, **59**: 712-722.
- Zikán, J. F. 1949. **O gênero *Mischocyttarus* Saussure (Hymenoptera, Vespidae), com a descrição de 82 espécies novas.** Rio de Janeiro, RJ: Parque Nacional do Itatiaia.

Capítulo II

**Modelo arquitetônico de ninhos, produtividade
colonial e duração dos estágios imaturos na vespa
social *Mischocyttarus consimilis* Zikán, 1949
(Hymenoptera, Vespidae)**

MODELO ARQUITETÔNICO DE NINHOS, PRODUTIVIDADE COLONIAL E DURAÇÃO DOS ESTÁGIOS IMATUROS NA VESPA SOCIAL *MISCHOCYTTARUS CONSIMILIS* ZIKÁN, 1949 (HYMENOPTERA, VESPIDAE)

THIAGO DOS SANTOS MONTAGNA¹, VIVIANA DE OLIVEIRA TORRES¹, WEDSON DESIDÉRIO FERNANDES^{1,2} AND WILLIAM FERNANDO ANTONIALLI-JUNIOR^{1,3}

¹Programa de Pós-graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade, Universidade Federal da Grande Dourados. Rodovia Dourados/Itahum, KM 12, caixa postal 241, 79804-970, Dourados-MS, Brasil.
e-mail: thiagomontag@yahoo.com.br
e-mail: vivianabio@yahoo.com.br

²Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais, Universidade Federal da Grande Dourados. Rodovia Dourados/Itahum, KM 12, caixa postal 241, 79804-970, Dourados-MS, Brasil.
wedsonfernandes@ufgd.edu.br

³Laboratório de Ecologia, Centro Integrado de Análise e Monitoramento Ambiental, Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul. Rodovia Dourados/Itahum, KM 12, caixa postal 351, 79804-970, Dourados-MS, Brasil.
e-mail: williamantionalli@yahoo.com.br

SUMMARY

ARCHITECTONIC MODEL OF NESTS, COLONY PRODUCTIVITY AND DURATION OF THE IMMATURE STAGE IN SOCIAL WASP *MISCHOCYTTARUS CONSIMILIS* ZIKÁN, 1949 (HYMENOPTERA, VESPIDAE) - This work had for objective to study the architectonic model of nests, the colonial productivity and the duration of the immature stage of the wasp social *Mischocyttarus consimilis*. The observations were led at the own nidification places. The nests of *M. consimilis* presented an only discovered comb that is arrested to the substratum by an only petiole. Architectural data of the nest showed a correlation significantly positive between the size of the comb and diameter of the petiole, and still between the length and width of the cells. The nidification happened in substrata of plan horizontal, vertical and tilted, without seemingly to exist any preference for either specific orientation. The colonies produced 72.85 cells and 40.71 adults on average. The medium frequency of productive cells was of 33.27% and the maximum number of

maximal number of cell utilization was on average 2.07 times. The medium duration of the all immature stage was of 69.73 days, and the stage of egg, larva and pupa had medium duration of 14.86, 36.03 and 18.84 days, respectively. The duration of each immature stage was significantly smaller in the hot-humid station, and the stage of larva and pupa were only smaller during the colonial stage of pre-emergence.

KEYWORDS: Bionomy, Polistinae, Mischocyttarini, Independent foundation, Wasp Neotropical.

RESUMO

Este trabalho teve por objetivo estudar o modelo arquitetônico de ninhos, a produtividade colonial e a duração dos estágios imaturos da vespa social *Mischocyttarus consimilis*. As observações foram conduzidas nos próprios locais de nidificação. Os ninhos de *M. consimilis* apresentaram um único favo descoberto que se prende ao substrato por um único pedicelo. Dados arquitetônicos do ninho mostraram existir uma correlação significativamente positiva entre o tamanho do favo e diâmetro do pedicelo, e ainda entre o comprimento e largura das células. As nidificações ocorreram em substratos de plano horizontal, vertical e inclinado, sem existir aparentemente qualquer preferência por uma ou outra orientação específica. As colônias produziram em média 72,85 células e 40,71 adultos. A frequência média de células produtivas foi de 33,27% e o número máximo de reutilizações foi em média 2,07 vezes. A duração média de todo o estágio imaturo foi de 69,73 dias, sendo que os estágios de ovo, larva e pupa tiveram duração média de 14,86, 36,03 e 18,84 dias, respectivamente. A duração de cada estágio imaturo foi significativamente menor na estação quente-úmida, e somente os estágios de larva e pupa foram menores durante o estágio colonial de pré-emergência.

PALAVRAS-CHAVE: Bionomia, Polistinae, Mischocyttarini, Fundação independente, Vespa Neotropical.

INTRODUÇÃO

A construção de ninhos expostos tem sido uma das principais características da vida social para a maioria dos polistine (Starr, 1991). Como material de construção do ninho as vespas em grande parte utilizam uma mistura de fibra vegetal triturada e água, e provavelmente secreção salivar, o que resulta em um produto final semelhante ao papel, o qual pode variar consideravelmente em espessura e textura entre os diversos grupos de vespas (Richards & Richards, 1951). Os ninhos de vespa Polistinae apresentam em vários aspectos um arranjo arquitetônico relativamente variável (Wenzel, 1991). Essas variações, principalmente no que se refere à presença ou não do envelope de cobertura em favos com ou sem pedicelo, constituem considerável valor taxonômico, e substancialmente tem ajudado na classificação das vespas desse grupo (Richards, 1978; Wenzel, 1991). Hunt & Carpenter (2004) destacam ainda, que além do valor taxonômico a arquitetura dos ninhos em vespas sociais pode ser utilizada sob perspectiva filogenética, comportamental, ecológica e evolutiva. Para grupos mais derivados dentro de Polistinae, como por exemplo, *Polybia*, o ninho é formado por vários favos envelopados sendo o primeiro fixo ao substrato sem a presença do pedicelo (Wilson, 1971). Ao contrário, em grupos menos derivados, como por exemplo, *Mischocyttarus*, o ninho é formado por um único favo descoberto, que se fixa ao substrato por um único pedicelo (Wilson, 1971). Com poucas exceções, todas as vespas que não fecham seus favos com envelope os suspendem por um fino pedicelo e todas aquelas que constroem células presas diretamente ao substrato fecham-nas com um envelope para se protegerem (Jeanne, 1975).

O sucesso colonial obtido por meio do investimento na produção de indivíduo e na capacidade de sobrevivência da colônia pode ser influenciado em vespas sociais por fatores sociais e ambientais (Lorenzi & Turillazzi, 1986; Reeve, 1991). Entre os fatores sociais que influenciam o sucesso colonial o padrão de fundação de colônias, que pode ser por ambas as formas solitária e associação em vespas de fundação independente tem recebido maior destaque. Sobre esse aspecto, Gamboa (1978) observou que colônias de *P. metricus* fundadas por associação são significativamente mais produtivas que colônia iniciada por uma fêmea. Da mesma forma, Gamboa *et al* (1992) e Tibbetts & Reeve (2003) observaram para *P. fuscatus* e *P. dominulus* respectivamente, que as colônias iniciadas por associação tem maior chance de resistir a predadores e vespas co-específica por apresentarem maior potencial de defesa. Entre os fatores ambientais, a temperatura que apresenta variações ao longo do ano, principalmente em regiões temperadas, tem recebido maior atenção. Sobre esse aspecto, Inagawa *et al*, (2001) e Nadeau & Stamp (2003) mostraram que a produtividade colonial em *P. snelleni* e *P. fuscatus* respectivamente, foi maior para colônias nidificadas em locais com temperaturas mais elevadas. Nesse trabalho objetivou-se descrever o modelo arquitetônico de ninhos, a produtividade colonial e a duração dos estágios imaturos em *Mischocyttarus consimilis*.

MATERIAIS E MÉTODOS

Local de estudo e caracterização climática

O estudo foi realizado numa área de aproximadamente 20.000 mts² no campus da Universidade Federal da Grande Dourados, no município de Dourados (latitude 22°13'16''S; longitude: 54°48'20''W), estado de Mato Grosso do Sul, região Centro-Oeste do Brasil. A caracterização climática dessa região foi feita segundo a classificação de Zavatini (1992), o qual afirma que o estado de Mato Grosso do Sul possui clima subtropical úmido, tendo este

como características principais maior precipitação e temperaturas mais elevadas nos meses de setembro a fevereiro (estação quente-úmida) e baixa precipitação e temperaturas mais amenas nos meses de março a agosto (estação fria-seca).

Coleta de dados

A coleta de dados foi feita para um total de trinta e três colônias, durante o período de Maio de 2007 à Junho de 2008. As observações foram realizadas nos próprios locais de nidificação. Todas as colônias utilizadas no estudo foram encontradas nas instalações prediais da Universidade Federal da Grande Dourados. Para o estudo da arquitetura, foram utilizados oito ninhos, dos quais foram retirados as medidas referentes as seguintes variáveis: comprimento e diâmetro do pedicelo; comprimento e largura do ninho e comprimento e largura das células. Para o estudo da produtividade foram utilizados quatorze ninhos, por meio da análise dos seguintes parâmetros: duração das colônias, em dias; número de células construídas; número de adultos produzidos; número máximo de gerações (a partir da reutilização de células) e número de células produtivas (células que produziram adultos). Para determinar a duração dos estágios imaturos foi acompanhado o desenvolvimento de um total de oitocentos e oitenta e cinco indivíduos. Para uma maior confiabilidade, no caso do estágio de ovo, foram utilizados somente os dados daqueles ovos que foram mantidos numa mesma posição dentro da célula, desde a ovipostura até a eclosão larval.

Análise estatística

Foi aplicada uma análise de Regressão Linear entre o diâmetro do pedicelo e o número total de células construídas, e ainda entre o diâmetro e a altura das células. As variáveis foram consideradas quando o coeficiente de regressão resultante tornou significativo ao nível de $p < 0,05$. Para verificar se havia uma possível diferença na duração dos estágios imaturos entre

as estações do ano e entre os estágios coloniais, foi aplicado o *t*-teste para duas amostras independentes, considerando $p < 0,05$.

RESULTADOS

Modelo arquitetônico de ninhos

Os ninhos de *M. consimilis* são constituídos basicamente por um único favo descoberto que se prende ao substrato por um único pedicelo. Para oito ninhos pós-emergente, o comprimento e o diâmetro médio do pedicelo foi de $4,09 \pm 0,79$ e $1,63 \pm 0,74$ mm, respectivamente (Tabela 1). O comprimento e a largura média das células foi de $11,07 \pm 3,29$ e $4,01 \pm 0,32$ mm, respectivamente (Tabela 1). O comprimento e a largura média do ninho foi de $27,25 \pm 13,59$ e $26,15 \pm 11,97$ mm, respectivamente (Tabela 1).

A adição de células ocorreu concomitantemente com o engrossamento do pedicelo, com uma correlação significativamente positiva entre o diâmetro do pedicelo e o número de células do favo ($r^2=0,87$; $t=6,45$; $p=0,00$; $n=8$) (Fig. 1A). Além disso, as células apresentaram um diâmetro progressivamente maior no sentido distal, com uma correlação significativamente positiva entre o diâmetro e a altura ($r^2=0,31$; $t=9,37$; $p=0,00$; $n=191$) (Fig. 1B).

Substratos em plano horizontal, vertical e inclinado foram utilizados por *M. consimilis* como estrutura para o estabelecimento das colônias (Fig. 2), sem existir aparentemente qualquer preferência por uma ou outra orientação específica. Todos os ninhos em substrato de plano horizontal tendem a formar um ângulo aproximadamente reto entre o pedicelo e o substrato (Fig. 2A), e em ambos os substratos de plano vertical e inclinado, um ângulo agudo de aproximadamente 45° tende a ser formado (Fig. 2B e 2C).

Tabela 1 - Dados morfométricos (mm) de oito ninhos pós-emergentes de *Mischocyttarus consimilis*

Ninhos	CP	DP	CN	LN	CC	LC
A01	4,43	2,275	29,81	44,05	10,52	4,09
A02	4,98	2,525	51,29	21,46	12,53	4,04
A04	4,94	2,615	40,98	42,96	12,02	3,97
A06	3,73	1,045	9,49	17,47	9,72	3,94
A07	3,23	0,785	22,57	15,27	8,61	3,81
A09	2,80	1,655	26,10	32,59	11,86	4,15
A11	4,62	1,095	23,50	17,00	11,24	4,03
A14	4,03	1,045	14,28	18,45	7,43	3,59
Média	4,09	1,63	27,25	26,15	11,07	4,01
Desvio Padrão	0,79	0,74	13,59	11,97	3,29	0,32

CP, comprimento do pedicelo; DP, diâmetro do pedicelo; CN, comprimento do ninho; LN, largura do ninho; CC, comprimento médio da célula; LC, largura média da célula.

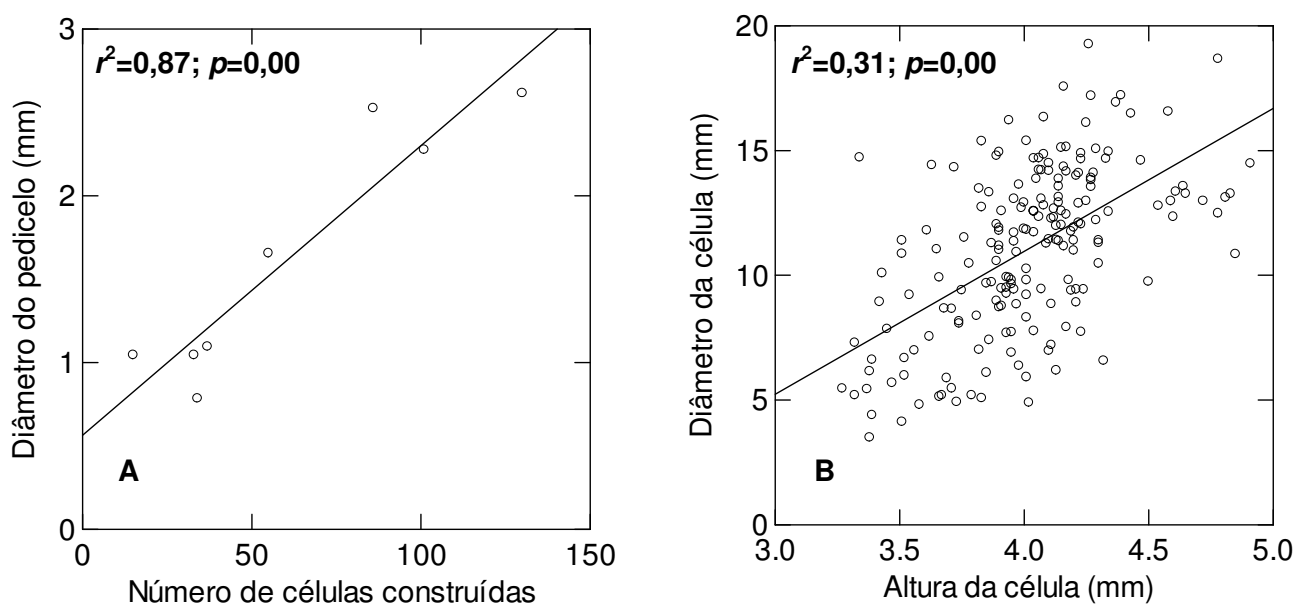


Figura 1 – Regressão linear em ninhos pós-emergentes de *Mischocyttarus consimilis*: (A) diâmetro do pedicelo e número de células construídas e (B) diâmetro e altura das células.

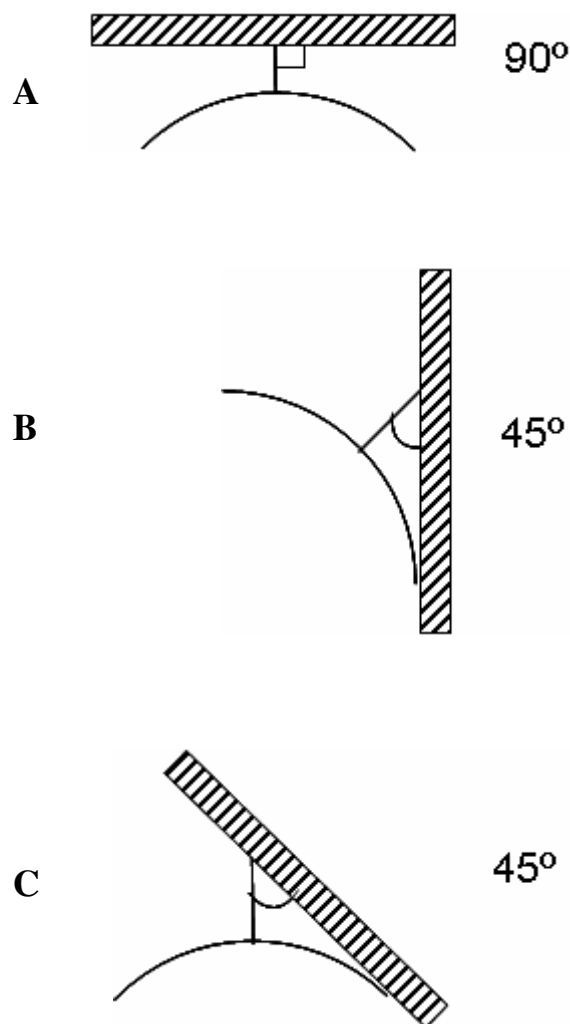


Figura 2 – Padrões de nidificação de colônias em *Mischocyttarus consimilis* de acordo com a orientação do substrato e ângulo formado entre o substrato e pedicelo: (A) substrato de plano horizontal; (B) substrato de plano vertical; (C) substrato de plano inclinado.

Produtividade colonial

O tempo médio de duração das colônias de *M. consimilis* foi de $231,36 \pm 84,02$ dias (Tabela 2). As colônias que atingiram ao menos a fase de pós-emergência produziram uma quantidade média de $72,85 \pm 39,42$ células, sendo que a menor e a maior colônia produziu 37 e 159 células, respectivamente (Tabela 2). Cada colônia produziu em média $40,71 \pm 52,51$ adultos (Tabela 2). A frequência média de células produtivas foi de $33,27 \pm 18,51\%$, o

número médio de células reutilizadas foi de $19,43 \pm 18,24\%$ e o número máximo de reutilizações de células foi em média $2,07 \pm 1,38$ vezes (Tabela 2). Dados da utilização de células mostraram que células centrais do favo foram mais produtivas que células da periferia. Essa condição conduziu a um gradiente quase constante de menor produtividade em direção às células periféricas (Fig. 3). Os resultados mostraram ainda que a cada duas células construídas aproximadamente um adulto emerge, e que uma colônia produz em média um adulto a cada seis dias e uma célula a cada três dias.

Tabela 2 - Produtividade de quatorze colônias pós-emergente de *Mischocyttarus consimilis*

Ninhos	Duração (dia)	NCC	NAP	NCP	NCR	NMR	FCP	FCR	RAC	RAD	RCD
01	198	74	20	17	3	2	22,97	17,64	0,27	0,10	0,37
06	184	41	4	3	1	2	9,75	25	0,09	0,02	0,22
07	227	55	20	16	4	2	31,37	25	0,36	0,08	0,24
08	236	53	15	15	1	2	28,3	7,14	0,28	0,06	0,22
12	149	34	3	3	0	0	8,82	0	0,88	0,02	0,22
15	295	159	201	118	61	5	74,21	51,69	1,26	0,68	0,53
A01	-----	101	60	47	12	3	46,53	25,53	0,59	-----	-----
A02	234	86	36	29	3	3	33,72	10,34	0,41	0,15	0,36
A03	-----	51	9	8	1	2	15,68	12,5	0,17	-----	-----
A04	386	130	75	63	10	3	48,46	15,87	0,57	0,19	0,33
A07	114	34	5	5	0	0	14,7	0	0,14	0,04	0,29
A08	-----	52	27	27	0	0	51,92	0	0,51	-----	-----
A11	169	37	18	15	3	2	40,54	20	0,48	0,10	0,21
A13	353	113	77	44	27	3	38,93	61,36	0,68	0,21	0,32
Médias	231,36	72,85	40,71	29,28	9	2,07	33,27	19,43	0,47	0,15	0,30
Desvio Padrão	84,02	39,42	52,51	31,25	16,65	1,38	18,51	18,24	0,31	0,18	0,09

NCC – número de células construídas; NAP – número de adultos produzidos; NCP – número de células produtivas; NCR – número de células reutilizadas; NMR – número máximo de reutilizações; FCP – frequência de células produtivas; FCR – frequência de células reutilizadas; RAC – razão adulto/célula; RAD – razão adulto/dia e RCD – razão célula/dia.

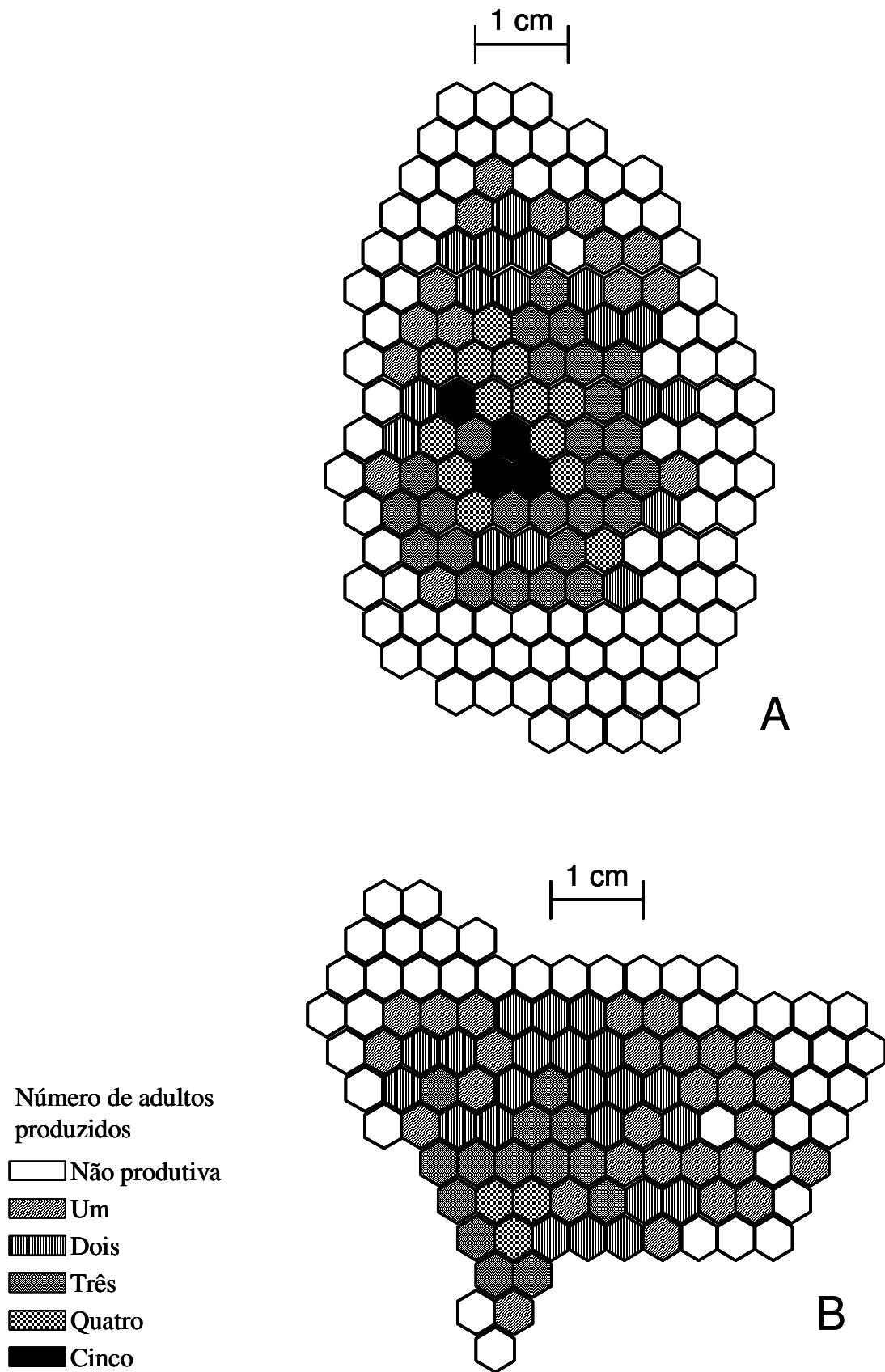


Figura 3 - Células produtivas e reutilizadas referentes a dois ninhos de *Mischocyttarus consimilis* monitorados desde a fundação ao abandono: (A) colônia 15 e (B) colônia 22.

Duração dos estágios imaturos

A duração média do estágio de ovo, larva e pupa foi de $14,86 \pm 6,37$ (6-42 n=357), $36,03 \pm 12,68$ (16-81 n=267) e $18,84 \pm 6,23$ (7-46 n=261) dias respectivamente, portanto, o tempo médio de desenvolvimento desde a postura do ovo até emergência do adulto foi de 69,73 dias (Tabela 3). O tempo médio de duração de cada estágio imaturo foi significativamente maior durante a estação fria-seca quando comparada a estação quente-úmida (Tabela 4). Comparando-se as duas fases do ciclo colonial, o tempo de duração do estágio larval e pupal foram significativamente menores para colônias em pré-emergência do que colônias em pós-emergência (Tabela 5).

Tabela 3 – Duração média dos estágios imaturos em *Mischocyttarus consimilis*. N=número de indivíduos utilizados. DP=desvio padrão. Amplit.=Amplitude.

Estágio	N	Média	DP	Amplit.
Ovo	357	14,86	6,37	6 - 42
Larva	267	36,03	12,28	16 - 81
Pupa	261	18,84	6,23	7 - 46
Total	-----	69,73	-----	-----

Tabela 4 - Duração média do desenvolvimento dos estágios imaturos (dias) em *Mischocyttarus consimilis* durante as estações climáticas quente-úmida e fria-seca e os valores do *t*-teste entre as duas estações. *N*=número de indivíduos utilizados. DP=desvio padrão. Amplit.=Amplitude.

Estágio	Estação quente-úmida				Estação fria-seca				<i>t</i>	<i>p</i>
	<i>N</i>	Média	DP	Amplit.	<i>N</i>	Média	DP	Amplit.		
Ovo	158	12,68	4,38	6 - 42	199	16,59	7,14	6 - 42	6,35	<0,00
Larva	126	31,16	9,83	16 - 68	141	40,38	12,65	19 - 81	6,68	<0,00
Pupa	94	16,13	5,87	7 - 37	167	20,36	5,92	12 - 46	5,56	<0,00

Tabela 5 - Duração média do desenvolvimento dos estágios imaturos (dias) em *Mischocyttarus consimilis* durante os estágios coloniais de pré-emergência e pós-emergência e os valores do *t*-teste entre os dois estágios. *N*=número de indivíduos utilizados. DP=desvio padrão. Amplit.=Amplitude.

Estágio	Estágio de Pré-emergência				Estágio de Pós-emergência				<i>t</i>	<i>p</i>
	<i>N</i>	Média	DP	Amplit.	<i>N</i>	Média	DP	Amplit.		
Ovo	14	12,28	3,60	6 - 18	15	14,20	2,14	11 - 18	-----	>0,09
Larva	10	29,60	8,14	14 - 38	12	42,83	7,19	31 - 52	-4,00	<0,00
Pupa	8	18,50	3,66	14 - 24	21	23,33	8,29	12 - 37	-2,17	<0,04

DISCUSSÃO

Modelo arquitetônico de ninhos

De forma geral, a arquitetura dos ninhos de *M. consimilis* é semelhante ao que tem sido descrito para outros grupos de fundação independente dentro de Polistinae, podendo dessa forma ser classificados como giminódomos-estelocítaros (Jeanne, 1975). Nossos

resultados mostraram que os ninhos de *M. consimilis* apresentam como padrão geral um único favo descoberto e um único pedicelo que se posiciona invariavelmente na região central do favo, e que forma um ângulo preferencialmente reto a esse. A característica de inserção do pedicelo ao favo em *M. consimilis* difere de outras espécies similares que ocorrem na mesma área de estudo, como por exemplo, *M. cerberus* que apresenta pedicelo periférico (Giannotti, 1999).

Os ninhos de *M. consimilis* que atingiram o estágio de pós-emergência apresentaram uma quantidade média de célula maior que a média de 42,75 células encontrado por Giannotti (1998) para os ninhos de *M. cerberus styx*. Entretanto, os ninhos de *M. consimilis* em pós-emergência localizados em áreas menos antropizadas tendeu a ser maior do que o tamanho médio apresentado nesse estudo (observação pessoal). O arranjo final do favo para ninhos situados em locais totalmente abertos foi preferivelmente elíptico e fora disso o arranjo estava ajustado ao espaço disponível nos locais de nidificação. A adição de células ao favo ocorreu de forma aleatória, o que não possibilitou prever o arranjo do ninho durante seu crescimento, contudo, as células foram acrescidas preferencialmente em regiões do favo onde a necessidade de material parecia ser menor. As células ao serem adicionadas ao favo apresentavam seus contornos externos arredondados, tornando-se hexagonais à medida que foram sendo envolvidas por outras células.

A relação encontrada entre o diâmetro do pedicelo e o número de células no favo foi similar aos resultados apresentados por Downing & Jeanne (1986) para *P. fuscatus* e *P. instabilis*. Downing & Jeanne (1986) destacam que em grupos de fundação independente o aumento no diâmetro do pedicelo está associado à aplicação de polpa de madeira. Entretanto, esses autores afirmam que o espessamento do pedicelo pela polpa de madeira ocorre somente em grupos de fundação independente de regiões temperadas. Contrariamente, esse mesmo fenômeno foi observado em nosso estudo, sugerindo que a capacidade de acrescentar polpa de

madeira ao pedicelo possa também ser uma característica de espécies tropicais e possivelmente está relacionada para as espécies de ambas as regiões climáticas à necessidade de estabilização do favo durante o crescimento da colônia.

Em adição, o engrossamento do pedicelo para vários grupos de vespas deve-se à aplicação de uma substância glandular produzida por fêmeas adultas. Essa substância tem sido identificado em outros grupos de fundação independente como uma secreção glandular produzida pelo sexto esternito metassomal (Jeanne, 1970). Em *M. consimilis* a identificação dessa secreção pode ser feita indiretamente, a partir do comportamento de raspagem do abdome ao pedicelo executado em várias ocasiões. Jeanne (1975) e Post & Jeanne (1980) destacam que a presença dessa secreção no pedicelo aumenta o potencial de defesa da colônia contra predadores. Em geral, essa substância apresenta poder repelente e são utilizadas principalmente contra o ataque de formigas (Jeanne, 1975; Downing, 1991). Dessa forma, a substância quando aplicada, além de aumentar o potencial de defesa da colônia promove o engrossamento do pedicelo.

A relação encontrada em *M. consimilis* entre a altura e a largura da célula sugere que o alargamento celular ocorre nessa espécie de acordo com desenvolvimento da larva e principalmente ao número de utilização da célula. Conforme observado, a cada emergência uma nova camada de mecônio era depositada no fundo da célula utilizada. Em adição, foi observado que células mais centrais em ninhos abandonados tinham tamanho relativamente maiores que células da periferia. Dados semelhantes foram descritos por Downing & Jeanne (1986) para oito espécies de *Polistes* e por Yamane (1972) em ninhos declinantes de *P. chinensis*.

Aparentemente, a escolha do local de fundação de colônia em *M. consimilis* ocorre independentemente da orientação do substrato, sendo esse comportamento diferente do que ocorre em *P. biglumis*, que apresenta preferência de fundações para substratos orientados

verticalmente, e *P. snelleni* que nidifica exclusivamente em substratos de orientação horizontal (Yamane, 1969). Em adição, a variação do menor ângulo formado entre o substrato e o pedicelo em *M. consimilis* ficou entre 45° e 90°, a qual foi superior a variação encontrada por Smith (2004) para ninhos de *M. collarellus*.

Produtividade colonial

Em *M. consimilis* a produtividade em termos de adição de células e produção de adultos, ocorreu em nível populacional durante todo o ano. Essa produção constante é resultado do assincronismo no ciclo colonial da espécie, na qual colônias em fases distintas ocorriam simultaneamente na população em qualquer período do ano. Nossos resultados mostraram que as colônias de *M. consimilis* apresentam uma duração média, superior a duração de $131,81 \pm 102,9$ e $216,7 \pm 140,6$ dias citados por (Rocha *et al.* 2007) e (Penna *et al.* 2007a) para *M. cearensis* e *M. drewseni*, respectivamente. Entretanto, o número médio de células construídas e de adultos produzidos foi similar ao resultado de 59,15 células e 44,3 adultos, encontrado por Penna *et al.* (2007b) para a produtividade média em colônias de *M. cassununga*, porém, inferior aos valores de 125,7 células e 89,4 adultos, encontrado por Penna *et al.* (2007a) como o resultado médio da produtividade de *M. drewseni*. Giannotti (1997) destaca a produtividade em grupos relacionados que ocorrem nas mesmas condições ambientais pode ser influenciado mais por fatores sociais intrínsecos das espécies do que por fatores externos que agem sobre as colônias.

A frequência média de células produtivas em *M. consimilis* foi inferior à frequência de 52,20% encontrado por Giannotti (1997) para colônias de *Polistes (Epicnemius) cinerascens*, entretanto, deve-se considerar que são espécies de grupos diferentes. Em *M. consimilis*, as células improdutivas não necessariamente estiveram sempre vazias, ou seja, houve para a maioria dessas células, várias tentativas para o desenvolvimento da prole. Além disso, a

produtividade em *M. consimilis*, esteve baseada, quase que exclusivamente em células centrais do favo. Esses dados sugerem que células centrais, principalmente em grupos que constroem ninhos com favos expostos, devem proporcionar melhores condições físicas para o desenvolvimento dos imaturos, além disso, a prole que se desenvolve na área central do favo deva receber maior cuidado quando comparado àqueles da periferia. Teoricamente é esperado que a prole que se desenvolve centralmente esteja menos propensas a ataques de predadores, devido à constante presença de adultos nessa região do favo.

O número máximo de cinco reutilizações de células em *M. consimilis* foi o resultado encontrado em uma única colônia, entretanto, um máximo de três reutilizações foi o número mais comum, sendo esses valores similares aos registrados por Penna *et al.* (2007b) para *M. cerberus* e *M. cassununga*. Além disso, a reutilização em *M. consimilis* ocorreu com maior frequência em células centrais do favo, sugerindo que pode existir nessa espécie uma estratégia para a utilização dessas células. A reutilização de células em *Mischocyttarus* possivelmente ocorra como forma de ajustar a desvantagem produtiva atribuída ao pequeno tamanho dos favos e a baixa frequência de células produtivas. Entretanto, esse padrão parece não se confirmar para outras espécies de vespas de região tropical, e sobre essa questão Penna *et al.* (2007b) observaram que a reutilização de células em *M. cassununga* e *M. cerberus* foi positivamente correlacionada com a duração das colônias, e não citam para ambas as espécies quaisquer evidências para uma otimização da utilização de células.

Duração dos estágios imaturos

A duração do estágio do ovo em *M. consimilis* foi similar aos valores descritos para outras espécies de mesmo gênero. Litte (1979) descreveu uma duração média de 14,10 dias para *M. flavitarsis* e Giannotti & Fieri (1991) descreveram uma duração média de 13,18 dias para *M. cassununga*. Entretanto, a duração do estágio larval em *M. consimilis* foi maior do

que o descrito para outras espécies de mesmo gênero. Jeanne (1972) descreveu uma duração média de 20,20 dias para larvas de *M. drewseni*, Litte (1977) descreveu uma duração média de 24,80 dias para larvas de *M. mexicanus* e Silva & Oliveira (1989) descreveram um período médio de 25,10 dias para a larva em *M. atramentarius*. O tempo de duração do estágio de pupa foi similar aos descritos para outras espécies de mesmo gênero. Litte (1979) descreveu uma duração média de 19,70 dias para pupa de *M. flavitarsis* e Litte (1981) descreveu uma duração média de 16,30 dias para a pupa de *M. labiatus*. O completo desenvolvimento do estágio imaturo em *M. consimilis* tem sido em geral maior que a duração descrita para outras espécies de mesmo gênero. Portanto, baseado nos dados de cada estágio imaturo, a maior duração do estágio imaturo nesta espécie se deve ao maior tempo de duração do estágio de larva.

Giannotti (1997) sugere que entre outros fatores o desenvolvimento dos estágios imaturos pode ser afetado por fatores ambientais, alimentação, eficiência de forrageamento, ocorrência de predadores e parasitas. Nesse estudo foi constatado que o tempo de desenvolvimento da prole é maior na estação fria-seca do que na estação quente-úmida, o que sugere existir nesse caso uma ação direta das variáveis ambientais, sobre o desenvolvimento em todos os estágios imaturos. Entre os fatores ambientais que exerce influência sobre o desenvolvimento dos indivíduos imaturos, a temperatura tem recebido maior destaque na literatura (Jeanne, 1972). Estudos que abordam o efeito da temperatura no desenvolvimento de insetos sugerem que as altas temperaturas causam uma aceleração nos processos metabólicos, como resultado o tempo de desenvolvimento diminui em indivíduos nessas condições (Howe, 1967; Gilbert & Raworth, 1996; Whitfield & Richards, 1992). Dados desse trabalho reforçam o efeito da variação negativa de temperatura na duração dos imaturos em vespas sociais.

Jeanne (1972), Mead *et al.* (1994) e O' Donnell & Joyce (2001) destacam que a duração do estágio larval, diferentemente dos outros estágios imaturos, está condicionada ainda à quantidade de alimento recebido nessa fase. Esses autores destacam que a capacidade de nutrição influencia diretamente o tempo de desenvolvimento da larva, sugerindo que larvas que são pobremente alimentadas tendem a aumentar seu tempo de desenvolvimento quando comparadas a àquelas bem alimentadas. Larvas mal alimentadas, para receber uma quantidade suficiente de alimento que permita a pupação, devem em média permanecer mais tempo na célula. Diante disso, o desenvolvimento larval em vespas sociais pode estar susceptível a ação indireta da temperatura na medida em que as baixas temperaturas promovem uma diminuição na atividade de forrageamento colonial (Giannotti, 1997) e na oferta de recursos no ambiente.

Em adição, foi constatado em *M. consimilis* uma menor duração do estágio larval em colônias pré-emergentes, sendo esse resultado similar aos encontrados por Clouse (2001) para *M. mexicanus*. Esse autor observou que o tempo de desenvolvimento larval é menor em colônias pré-emergentes iniciadas por pequenos grupos, e que esse tempo aumenta significativamente a partir do aumento no número de fundadoras. Sendo assim, é provável que quanto maior o número de adulto maior será a capacidade per-capita de busca de recursos. Esses dados sugerem existir, através da total dependência nutritiva da larva, a capacidade de manipulação do desenvolvimento larval pelos adultos. Sobre essa questão, Gamboa (1980) mostrou existir aceleração no desenvolvimento larval em *P. metricus* durante o estágio colonial de pré-emergência, contudo, esse autor não observou existir evidências para uma ação sinergista dos adultos para tal aceleração. A ausência de ação sinergista também foi constatada para *M. consimilis*.

Outras abordagens sugerem que a o desenvolvimento larval em colônias pré-emergentes em vespas primitivamente eussociais pode ser influenciada indiretamente pela incidência de predação nos locais de ocorrência dos ninhos. Como forma de aumentar o

número de adultos e conseqüentemente aumentar o potencial de defesa da colônia, as fundadoras aceleram o desenvolvimento dos imaturos nessa fase. Gamboa (1980); Gamboa *et al.*, (1992) e Itô & Itioka (2008), mostraram que a susceptibilidade de colônias iniciais em grupos de fundação independente a ataques de predadores ou vespas co-específicas está intimamente associada ao número de adultos na colônia. Sendo assim, colônias que são iniciadas por um número menor de fundadoras, por estarem mais susceptível ao ataque de predadores, devem em média diminuir o tempo de produção de suas primeiras operárias (Gamboa, 1978; Itô & Itioka, 2008 e Clouse, 2001). Durante nosso estudo houve pouca incidência de predação, e diante disso, nós sugerimos que a aceleração no desenvolvimento larval em colônias pré-emergentes de *M. consimilis* esteja mais relacionada à necessidade de força de trabalho em colônias iniciais do que a fatores relacionados a predação. Conforme destacado por Litte (1977) os primeiros indivíduos que emergem em grupos de fundação independente, são fêmeas operárias ativamente dedicadas às tarefas da colônia.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Prof. Dr. Yzel Rondon Suárez (Laboratório de Ecologia; CInAM; Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul; Dourados-MS) pelo auxílio nas análises estatísticas e ao CNPq pelo suporte financeiro (Processo Bolsa CNPq – 132211/2008-4) concedido ao primeiro autor, durante o curso de mestrado.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Clouse, R. 2001. Some effects of group size on the output of beginning nests of *Mischocyttarus mexicanus* (Hymenoptera: Vespidae). **Florida Entomologist**, **84**: 418-425.

- Downing, H. A. 1991. The function and evolution of exocrine glands. *In* K.G. Ross & R.W. Matthews (editors), **The social biology of wasps**, pp. 540–569. Ithaca, NY: Cornell University Press, xvii+678pp.
- Downing, H. A. & Jeanne, R. L. 1986. Intra- and interspecific variation in nest architecture in the paper wasp *Polistes* (Hymenoptera, Vespidae). **Insectes Sociaux**, **33**: 422-443.
- Gamboa, G. J. 1978. Intraspecific Defense: Advantage of Social Cooperation Among Paper Wasp Foundresses. **Science**, **199**: 1463-1465.
- Gamboa, G. J. 1980. Comparative timing of brood development between multiple- and single-foundress colonies of the paper wasp, *Polistes metricus*. **Ecological Entomology**, **5**: 221-225.
- Gamboa, G. J., T. L. Wacker, K. G. Duffy, S. W. Dobson and T. G. Fishwild. 1992. Defence against intraspecific usurpation by paper wasp cofoundresses (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera: Vespidae). **Canadian Journal of Zoology** **70**: 2369-2372.
- Giannotti, E. 1997. Biology of the wasp *Polistes (epicnemius) cinerascens* Sausure (Hymenoptera: Vespidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, **26**: 61-67.
- Giannotti, E. 1999. Arquitetura de ninhos de *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Zoociências**, **1**: 7-18.
- Giannotti, E. & Fieri, S. R. 1991. On the brood of *Mischocyttarus (Monocyttarus) cassununga* (Ihering 1903) (Hymenoptera. Vespidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, **35**: 263-267.
- Gilbert, N. & Raworth, D. A. 1996. Insects and temperature: A general theory. **The Canadian Entomologist**, **128**: 1-13.
- Gobbi, N. & Zucchi, R. 1985. On the ecology of *Polistes versicolor* (Oliver) in southern Brazil. II: Colony productivity. **Naturalia**, **10**: 21-25.

- Howe, R. 1967. Temperature effects on embryonic development in insects. **Annual Review of Entomology**, **12**: 15–42.
- Hunt, J. H. & Carpenter, J. M. 2004. Intra-specific nest form variation in some neotropical swarm-founding wasps of the genus *Parachartergus* (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini). **Journal of the Kansas Entomological Society**, **77**: 448-456.
- Inagawa, K., Kojima, J., Sayama, K. & Tsuchida, K. 2001. Colony productivity of the paper wasp *Polistes snelleni*: Comparison between cool-temperate and warm-temperate populations. **Insectes sociaux**, **48**: 259–265.
- Itô, Y. & Itioka, T. 2008. Demography of the Okinawan eusocial wasp *Ropalidia fasciata* (Hymenoptera: Vespidae) II. Effects of foundress group size on survival rates of colonies and foundresses, and production of progeny. **Entomological Science**, **11**: 17-30.
- Jeanne, R. L. 1970. Chemical defense of brood by a social wasp. **Science**, **168**: 1465-1466.
- Jeanne, R. L. 1972. Social biology of the neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, **144**: 63-150.
- Jeanne, R. L. 1975. The adaptiveness of social wasp nest architecture. **The quarterly Review of Biology**, **50**: 267-287.
- Klahn, J. E. 1988. Intraspecific comb usurpation in the social wasp *Polistes fuscatus*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **23**: 1-8.
- Litte, M. 1977. Behavioral ecology of the social wasp *Mischocyttarus mexicanus*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **2**: 229-246.
- Litte, M. 1979. *Mischocyttarus flavitarsis* in Arizona: Social and nesting biology of a polistine wasp. **Zeitschrift für Tierpsychologie**, **50**: 282-312.

- Litte, M. 1981. **Social biology of the Polistine wasp *Mischocyttarus labiatus*: Survival in a Colombian Rain Forest.** Washington, Smithsonian Contributions to Zoology, n° 327, iv+27p.
- Lorenzi, M. C. & Turillazzi, S. 1986. Behavioral and ecological adaptations to the high mountain environment of *Polistes biglumus bimaculatus*. **Ecological Entomology**, **11**: 199-204.
- Mead, F., Habersetzer, C., Gabouriaut, D., & Gervet, J. 1994. Dynamics of colony development in the paper wasp *Polistes dominulus* Christ (Hymenoptera, Vespidae): The influence of prey availability. **Journal of Ethology**, **12**: 43-51.
- Nadeau, H. & Stamp, N. 2003. Effect of prey quantity and temperature on nest demography of social wasps. **Ecological Entomology**, **28**: 328-339.
- O' Donnell, S. & Joyce, F. J. 2001. Seasonality and colony composition in a Montane Tropical eusocial wasp. **Biotropica**, **33**: 727-732.
- Penna, M. A. H., Gobbi, N. & Giacomini, H. C. 2007a. An Evaluation of the productivity of *Mischocyttarus drewseni* in a semi-urban environment (Hymenoptera: Polistinae). **Sociobiology**, **50**: 113-120.
- Penna, M. A. H., Gobbi, N., Giacomini, H. C., Prezoto, F. & Gonçalves, F. M. F. 2007b. Comparative productivity of *Mischocyttarus cerberus styx* (Richards, 1940) and *Mischocyttarus cassununga* Saussure (von Ihering, 1903) in an anthropic environment as evaluation for differences in ecological strategies. **Zoociências**, **9**: 205-212.
- Post, D. C. & Jeanne, R. L. 1980. Morphology of the sternal glands of *Polistes fuscatus* and *P. canadensis* (Hymenoptera: Vespidae). **Psyche**, **87**: 49-58.
- Reeve, H. K. 1991. *Polistes*. In K.G. Ross & R.W. Matthews (editors), **The social biology of wasps**, pp. 99–148. Ithaca, NY: Cornell University Press, xvii+678pp.

- Richards, O. W. 1978. **The social wasps of the Americas, excluding the Vespinae**. London, British Museum (Natural History), vii+580pp.
- Richards, O. W. & Richards, M. J. 1951. Observations on the social wasps of South America (Hymenoptera, Vespidae). **Transactions of the Royal Entomological Society**, **102**: 1-170.
- Rocha, A. A., Santos, G. M. M., Bichara Filho, C. C., Resende, J. J., Melo, A. C. & Cruz, J. D. 2007. Population fluctuations of *Mischocyttarus cearensis* (Hymenoptera: Vespidae) in Feira de Santana, Bahia, Brazil. **Sociobiology**, **50**: 803-811.
- Silva, M. N. & Oliveira, S. M. C. 1989. Variação no tamanho do corpo e no desenvolvimento de *Mischocyttarus atramentarius* (Hymenoptera, Vespidae), durante o ciclo de desenvolvimento das colônias. **Boletim do Instituto de Ciências Biológicas e Geociências**, **42**: 25-36.
- Smith, E. F. 2004. Nest sites of the paper wasp *Mischocyttarus collarellus* (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae) in a lowland tropical rain forest. **Journal of the Kansas Entomological Society**, **77**: 457-469.
- Starr, C. K. 1991. The nest as the locus of social life. In K.G. Ross & R.W. Matthews (editors), **The social biology of wasps**, pp. 520–539. Ithaca, NY: Cornell University Press, xvii+678pp.
- Tibbetts, E. A. & Reeve, H. K. 2003. Benefits of foundress associations in the paper wasp *Polistes dominulus*: increased productivity and survival, but no assurance of fitness returns. **Behavioral Ecology**, **14**: 510-514.
- Wenzel, J. W. 1991. Evolution of nest architecture. In K.G. Ross & R.W. Matthews (editors), **The social biology of wasps**, pp. 480 - 519. Ithaca, NY: Cornell University Press, xvii+678pp.

- Whitfield, G. & Richards, K. 1992. Temperature-dependent development and survival of immature stages of the alfalfa leafcutter bee *Megachile rotundata* (Hymenoptera; Megachilidae). **Apidologie**, **23**: 11-23.
- Wilson, E. O. 1971. **The insect societies**. Cambridge, Belknap Press, x+548p.
- Yamane, S. 1969. Preliminary Observations on the life history of two polistine wasps, *Polistes Snelleni* and *P. biglumis* in Sapporo Northearn Japan. **Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Series VI, Zoology**, **17**: 78-105.
- Yamane, S. 1972. Life cycle and nest architecture of *Polistes* wasps in the Okushiri Island, northern Japan (Hymenoptera, Vespidae). **Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Series VI, Zoology**, **18**: 440-458.
- Zavatini, J. A. 1992. Dinâmica climática no Mato Grosso do Sul. **Geografia**, **17**: 65-91.

Capítulo III

**Ciclo colonial da vespa social *Mischocyttarus*
consimilis Zikán, 1949 (Hymenoptera, Vespidae)**

**CICLO COLONIAL DA VESPA SOCIAL *MISCHOCYTTARUS CONSIMILIS* ZIKÁN,
1949 (HYMENOPTERA, VESPIDAE)**

THIAGO DOS SANTOS MONTAGNA¹, VIVIANA DE OLIVEIRA TORRES¹, WEDSON
DESIDÉRIO FERNANDES^{1,2} & WILLIAM FERNANDO ANTONIALLI-JUNIOR^{1,3}

¹Programa de Pós-graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade,
Universidade Federal da Grande Dourados. Rodovia Dourados/Itahum, KM 12, caixa postal
241, 79804-970, Dourados-MS, Brasil.
e-mail: thiagomontag@yahoo.com.br
e-mail: vivianabio@yahoo.com.br

²Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais, Universidade Federal da Grande Dourados.
Rodovia Dourados/Itahum, KM 12, caixa postal 241, 79804-970, Dourados-MS, Brasil.
e-mail: wedsonfernandes@ufgd.edu.br

³Laboratório de Ecologia, Centro Integrado de Análise e Monitoramento Ambiental,
Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul. Rodovia Dourados/Itahum, KM 12, caixa
postal 351, 79804-970, Dourados-MS, Brasil.
e-mail: williamantonialli@yahoo.com.br

SUMMARY

**COLONIAL CYCLE OF THE SOCIAL WASP *MISCHOCYTTARUS CONSIMILIS*
ZIKÁN, 1949 (HYMENOPTERA, VESPIDAE)** - This work had for objective to study the
colonial cycle of the social wasp *Mischocyttarus consimilis*. The observations were led at the
own nidification places. The foundation periodicity and abandonment's of colonies in this
species followed a pattern asynchrony. Most of the abandonment's happened for natural
causes and they were more frequent in the pre-emergence colonial stage. The through colonial
cycle had medium duration of eight months, however, some colonies had duration above one
year. The colonies were found rather in human constructions and in sheltered places, without
direct incidence of solar light and water of the rain. The foundations of colonies happened so
much for haplometrosis as for pleometrosis, being the first the predominant pattern. In the
foundations pleometrotics the foundress number varied among two and six.

KEYWORDS: Phenology, Bionomy, Polistinae, Mischocyttarini, Independent foundation Neotropical wasp.

RESUMO

Este trabalho teve por objetivo estudar o ciclo colonial da vespa social Neotropical *Mischocyttarus consimilis*. As observações foram conduzidas nos próprios locais de nidificação. A periodicidade de fundação e abandonos de colônias nesta espécie seguiu um padrão assincrônico. A maior parte dos abandonos ocorreu por causas naturais e foram mais freqüentes no estágio colonial de pré-emergência. O ciclo colonial teve uma duração média próxima de oito meses, entretanto, algumas colônias tiveram duração acima de um ano. As colônias foram encontradas preferencialmente em edificações humanas e em locais abrigados, sem incidência direta de luz solar e água da chuva. As fundações de colônias ocorreram tanto por haplometrose quanto por pleometrose, sendo a primeira o padrão predominante. Nas fundações pleometróticas o número de fundadoras variou entre duas e seis.

PALAVRAS-CHAVE: Fenologia, Aspectos bionômicos, Polistinae, Vespa Neotropical.

INTRODUÇÃO

Estudos sobre a fenologia colonial em vespas polistine têm mostrado que a periodicidade de fundações e abandonos de ninhos é relativamente variável entre as espécies de clima tropical e temperado (Reeve, 1991; Gadagkar, 1991). Em regiões temperadas o ciclo colonial de vespas é sincrônico com as estações do ano, com as fundações em geral ocorrendo em meados da primavera e o abandono ao final do outono e início do inverno (West Eberhard, 1969). Nessas condições o período que se estende desde o abandono das colônias até a início de novas fundações é conhecido como fase de hibernação (Yoshikawa, 1963). Essa fase é

caracterizada pela formação de agregados, que é inicialmente constituída por machos, que após abandonarem o ninho maternal migram para locais abrigados ou ninhos velhos abandonados (Spradbery, 1973). Posteriormente, as fêmeas potencialmente reprodutivas associam-se a esses locais (Spradbery, 1973). Em geral, o acasalamento das fêmeas que darão início a uma nova colônia na próxima estação ocorre nos próprios agregados e durante o inverno (Yoshikawa, 1963; Spradbery, 1973).

Ao contrário, as colônias de vespas sociais que ocorrem em região de clima tropical apresentam ciclos relativamente mais longos, sendo possível nesses locais às colônias permanecerem ativas por um período até superior a um ano (Giannotti, 1997). Também nessas condições, é possível verificar comportamentos de fundações e abandonos de ninhos em qualquer época do ano (Gobbi & Zucchi 1980). Dessa forma, colônias em diferentes fases de desenvolvimento podem coexistir numa mesma população, sendo esse comportamento do ciclo colonial classificado como assincrônico (Wilson, 1971). Entretanto, quando há condições climáticas adversas (i. e. temperaturas baixas no inverno), o ciclo colonial das vespas tropicais pode ser facultativamente interrompido e apresentar características semelhante ao ciclo de vespas de região temperada (González *et al.*, 2002; Tannure-Nascimento *et al.*, 2005; Gobbi *et al.*, 2006).

Em polistine a fundação de colônia ocorre em geral, por uma das formas, independente ou enxameagem (Jeanne, 1980). Em grupos com fundação independente, uma ou mais rainhas não acompanhadas por operárias iniciam uma nova colônia, que pode ocorrer por ambas às formas haplométrica ou pleométrica (Jeanne, 1991). Em fundação haplométrica, uma única fêmea fecundada inicia uma nova colônia, sendo que essa realiza todas as tarefas relacionadas à construção, manutenção e defesa da colônia até o surgimento das operárias (Jeanne, 1991). Nas fundações por pleometrose, várias fêmeas participam na fase de fundação, entretanto, depois de estabelecida a colônia, uma única fêmea torna-se a dominante

e realiza todo o trabalho reprodutivo (Jeanne, 1991). As colônias de fundação independente, em geral apresentam poucos indivíduos e os ninhos não possuem um envelope de cobertura (Gadagkar, 1991). Esse padrão de fundação pode ser encontrado em quatro gêneros de Polistinae (*Polistes*, *Mischocyttarus*, *Belonogaster* e *Parapolybia*) e em algumas espécies de *Ropalidia* (Gadagkar, 1991). Dessa forma, o objetivo deste trabalho foi descrever a fenologia colonial, a duração dos estágios coloniais e a densidade de prole e adulto e os padrões de fundação e sucesso colonial da vespa social *Mischocyttarus consimilis*.

MATERIAIS E MÉTODOS

Local de estudo e caracterização climática

As colônias de *Mischocyttarus consimilis* foram estudadas nos próprios locais de nidificação. Todas as colônias utilizadas no estudo foram encontradas nas instalações prediais da Universidade Federal da Grande Dourados, no município de Dourados (latitude 22°13'16''S; longitude: 54°48'20''W), Estado de Mato Grosso do Sul, região Centro-Oeste do Brasil. A caracterização climática dessa região foi feita segundo a classificação de Zavatini (1992), o qual afirma que o estado de Mato Grosso do Sul possui clima subtropical úmido, tendo como características principais maior precipitação e temperaturas elevadas nos meses de setembro a fevereiro (estação quente-úmida) e um período de menor precipitação com temperaturas mais amenas nos meses de março a agosto (estação fria-seca).

Coleta de dados

Para o estudo da fenologia foi utilizado um total de noventa e quatro colônias. As fundações e os abandonos foram acompanhados por meio de censo semanal na área de estudo entre os meses de setembro de 2007 a agosto de 2008. A duração dos estágios coloniais e a densidade de adultos e imaturos foram acompanhados durante quatorze meses, por meio de

mapeamento diário das colônias, seguindo a classificação dos estágios e subestágios sugerido por Jeanne (1972). O padrão de fundação e sucesso colonial foi realizado para um total de cinquenta e nove colônias que atingiram ao menos o estágio de pós-emergência, isto é, aquela colônia que produziu pelo menos um indivíduo adulto. Para efeito dessa análise foi considerado o substrato escolhido para a nidificação e o número de fêmeas que participaram na fase de fundação da colônia ou que se associaram ainda nessa fase.

Análise estatística

Utilizou-se a análise de Regressão Linear, como o objetivo de avaliar se as variáveis climáticas (temperatura do ar e umidade relativa do ar) estariam exercendo influência sobre o número de fundações e abandonos. A variável foi considerada quando o coeficiente de regressão resultante tornou-se significativo ao nível de $p < 0,05$.

RESULTADOS

Fenologia colonial

Observou-se que a periodicidade de fundação e abandonos de colônias em *M. consimilis* é assíncrona em relação aos meses do ano (Fig. 1). Nessas condições, colônias em diferentes estágios ocorrem simultaneamente na população em qualquer período do ano. As fundações foram ligeiramente constantes ao longo de todo o período de estudo, sendo que do total de fundações a maior e menor frequência foram registradas respectivamente, nos meses de agosto/08 (15,5%), início da estação chuvosa e maio/08 (2,2%), em meados da estação seca (Fig. 1). Da mesma forma o número de abandonos ocorreram durante todo o período de estudo, sendo mais frequente no mês de novembro/07 (14,2%), na estação chuvosa e menos frequente no mês de junho/08 (2,0%), estação seca (Fig. 1).

Os principais motivos para os abandonos foram na seguinte ordem: causas naturais (63,26%), considerada quando não foi identificada a causa do abandono, ação humana (20,40%), por perturbação direta ou indireta da colônia e predação/usurpação (16,32%), neste caso quando o ninho estava parcial ou totalmente destruído ou quando havia outra vespa social ocupando o ninho (Tabela 1). Os abandonos alcançaram uma frequência de 50,98% no estágio de pré-emergência, de 33,33% no estágio de pós-emergência e de 15,68% no estágio de declínio (Tabela 1). Os ataques de formigas e a usurpação do ninho por vespas co-específicas, mesmo sendo pouco comum, foram mais frequentes em colônias pré-emergentes e ocorreram quando essas apresentavam em média $19,7 \pm 15,1$ células e $1,5 \pm 1,0$ adultos (Tabela 1). Nos abandonos por causas naturais as colônias apresentavam uma quantidade média de $37,2 \pm 48,2$ células e $1,6 \pm 1,1$ adultos (Tabela 1). Levando-se em consideração os estágios coloniais, as colônias abandonadas apresentaram em média $13,1 \pm 10,1$ células e $1,3 \pm 0,8$ adultos no estágio de pré-emergência, $29,9 \pm 18,2$ células e $1,6 \pm 0,6$ adultos no estágio de pós-emergência e $110,1 \pm 48,6$ células e $3,2 \pm 1,4$ adultos no estágio de declínio (Tabela 1).

Observou-se uma correlação significativamente positiva entre o valor médio mensal de temperatura e número médio mensal de abandonos ($r^2=0,75$; $t=3,69$; $p=0,00$; $n=12$) (Fig. 2B), entretanto, não houve influência significativa dessa variável sobre as fundações ($r^2=0,39$; $t=1,37$; $p>0,19$; $n=12$) (Fig. 2A). A umidade relativa do ar não influenciou significativamente para ambos, o número de fundações ($r^2=0,18$; $t=-0,59$; $p>0,56$; $n=12$) (Fig. 2C), e abandono ($r^2=0,46$; $t=-1,64$; $p>0,13$; $n=12$) (Fig. 2D).

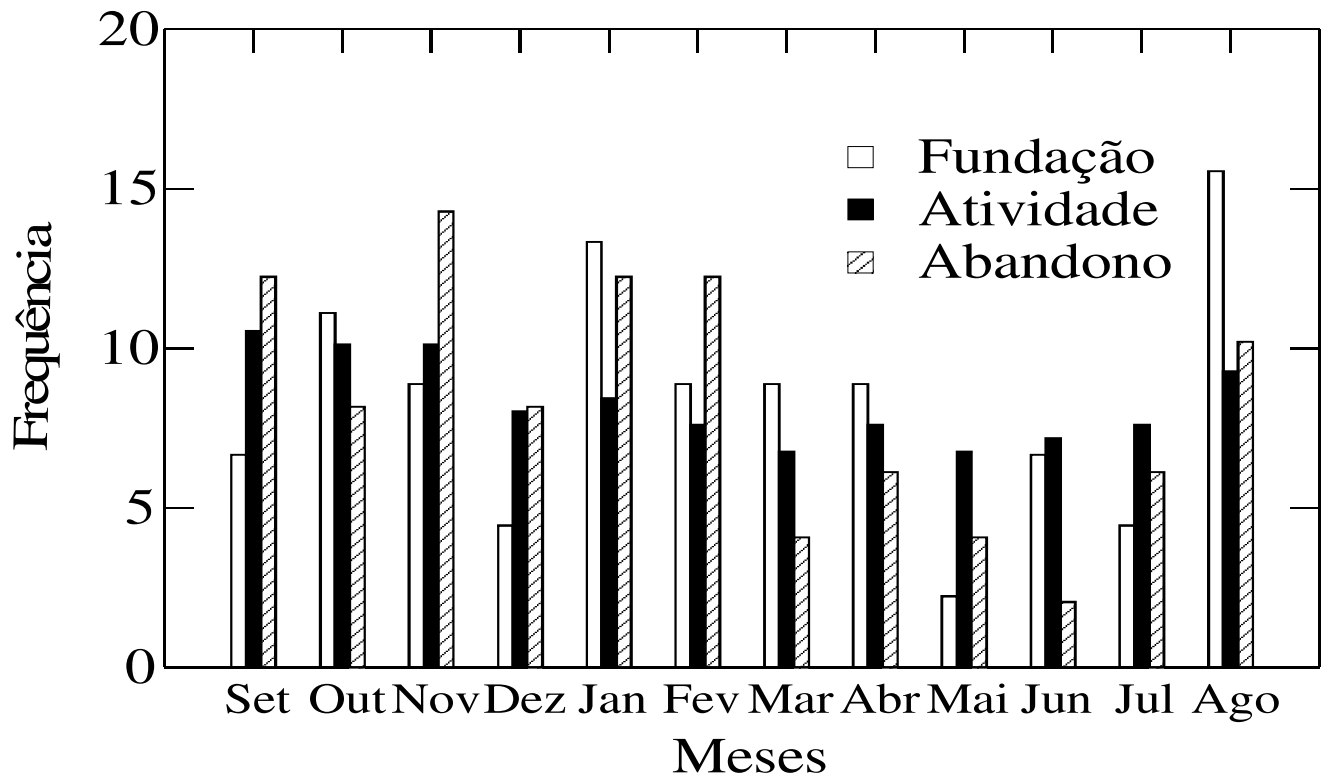


Figura 1 – Frequência de fundação, atividade e abandonos de noventa e quatro colônias de *Mischocyttarus consimilis* estudadas entre setembro/2007 a agosto/2008.

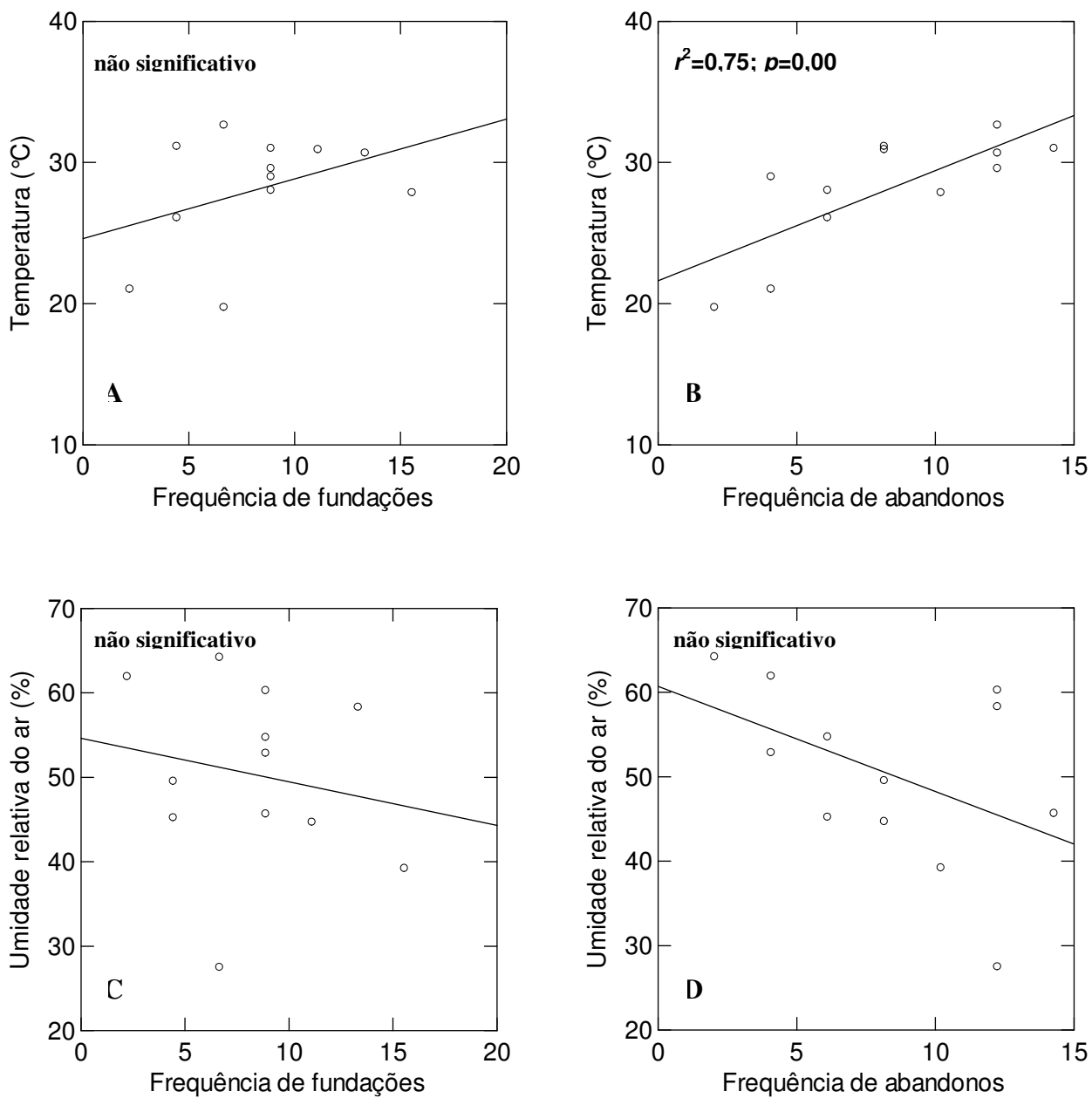


Figura 2 - Correlação linear entre fatores físicos e comportamentos de fundação e abandonos de noventa e quatro colônias de *Mischoctytarus consimilis*: (A) Frequência de fundações x Temperatura; (B) Frequência de abandonos x Temperatura; (C) Frequência de fundações x Umidade Relativa do ar e (D) Frequência de abandonos x Umidade Relativa do ar.

Tabela 1 – Frequência de abandonos durante os diferentes estágios coloniais e causas principais de acordo com o número de células e adultos presentes no ninho em *Mischocyttarus consimilis*.

	Abandonos					
	Causas			Estágio		
	Predação/ Usurpação	Ação Humana	Causas Naturais	Pré- emergência	Pós- emergência	Declínio
Frequência	16,32%	20,40%	63,26%	50,98%	33,33%	15,68%
Número de Células	19,7±15,1 (7 – 52) n=9	41,7±35,2 (8 – 100) n=8	37,2±48,2 (4 – 215) n=30	13,1±10,1 (4 – 44) n=25	29,9±18,2 (8 – 70) n=14	110,1±48,6 (52 – 215) n=8
Número de Adultos	1,5±1,0 (1 – 4) n=9	2,5±0,9 (1 – 4) n=8	1,6±1,1 (1 – 5) n=30	1,3±0,8 (1 – 4) n=25	1,6±0,6 (1 – 3) n=14	3,2±1,4 (1 – 5) n=8

Duração dos estágios coloniais e densidade de prole e adulto

A duração média do estágio de pré-emergência foi de 66,6 dias, sendo que, os subestágios de ovo, larva e pupa tiveram uma duração média de $14,0 \pm 5,2$ (9 – 22); $31,7 \pm 10,4$ (14 – 46) e $22,1 \pm 5,3$ (14 – 28) dias, respectivamente (Tabela 2). O estágio de pós-emergência correspondeu à maior parte do ciclo colonial, tendo duração média de $148,6 \pm 70,5$ (72 – 211) dias (Tabela 2). Ao contrário, o estágio de declínio apresentou a menor duração entre os diferentes estágios coloniais, sendo em média $18,5 \pm 9,8$ (8 – 30) dias (Tabela 2). O ciclo colonial completo de *M. consimilis* teve duração média de 233,8 dias (Tabela 2), entretanto, algumas colônias tiveram duração acima de um ano.

No estágio de pré-emergência a prole média da colônia era constituída por 51,5% de ovos, 35,9% de larvas e 12,6% de pupas, sendo que esses diferentes estágios ocupavam em

média 90,7% do favo (Tabela 3). No estágio de pós-emergência a prole média das células era constituída por 35,7% de ovos, 50,5% de larvas e 13,8% de pupas, ocupando em média 93,1% das células do favo (Tabela 3). Já no estágio de declínio a prole média da colônia era constituída por 34,3% de ovos, 48,6% de larvas e 17,1% de pupas, com uma ocupação média de 50,1% do favo (Tabela 3).

As colônias apresentaram em média $2,07 \pm 1,6$ (1 – 7) adultos no estágio de pré-emergência, $6,4 \pm 4,5$ (2 – 16) no estágio de pós-emergência e $5,0 \pm 5,6$ (1 – 13) no estágio de declínio (Tabela 3). Em relação ao tamanho, os favos apresentaram em média 20,6 células no estágio de pré-emergência, 65,1 no estágio de pós-emergência e 74,2 no estágio de declínio (Tabela 3).

Tabela 2 – Duração média do desenvolvimento dos estágios e subestágios coloniais (dias) em quatorze colônias de *Mischocyttarus consimilis*.

	Pré-emergência			Pós-emergência	Declínio
	Ovo	Larva	Pupa		
Duração	$14,0 \pm 5,2$ (9 – 22) n=7	$31,7 \pm 10,4$ (14 – 46) n=7	$22,1 \pm 5,3$ (14 – 28) n=7	$148,6 \pm 70,5$ (72 – 211) n=3	$18,5 \pm 9,8$ (8 – 30) n=4
	66,6				
				234,9	

Tabela 3 – Frequência de ocupação de células por imaturos e número de adultos de acordo com o estágio colonial em vinte e quatro colônias de *Mischocyttarus consimilis*.

		Imaturo			Célula		Adulto
		Ovo	Larva	Pupa	Ocupada	Vazia	
Estágio de Pré-emergência	Frequência	51,5%	35,9%	12,6%	90,7%	9,3%	-----
	Quantidade	9,6±8,9 (1 – 29) n=11	6,7±4,6 (1 – 18) n=11	2,3±2,4 (1 – 8) n=11	18,7±13,5 (5 – 47) n=11	1,9±2,2 (0 – 6) n=11	2,7±1,6 (1 – 7) n=11
	Total	18,7			20,6		-----
Estágio de Pós-emergência	Frequência	35,7%	50,5%	13,8%	93,1%	6,9%	-----
	Quantidade	22,0±9,0 (7 – 35) n=9	31,2±22,1 (12 – 85) n=9	8,5±5,7 (3 – 17) n=9	60,6±28,8 (23 – 123) n=9	4,4±4,7 (0 – 11) n=9	6,4±4,5 (2 – 16) n=9
	Total	61,7			65,1		-----
Estágio de Declínio	Frequência	34,3%	48,6%	17,1%	50,1%	49,9%	-----
	Quantidade	12,5±5,1 (5 – 16) n=4	17,7±13,8 (8 – 38) n=4	6,2±9,1 (1 – 20) n=4	37,2±27,4 (15 – 77) n=4	37,0±28,4 (19 – 79) n=4	5,0±5,6 (1 – 13) n=4
	Total	36,5			74,2		-----

Padrões de fundação e sucesso colonial

As colônias de *M. consimilis* foram iniciadas tanto por haplometrose quanto por pleometrose. Entretanto, das cinquenta e nove fundações acompanhadas, a maior parte foi para fundações haplométricas (68,09%) (Fig. 3A). Em fundação pleométrica o número de fundadoras variou entre duas a seis, sendo duas (17,02%) o número mais frequente (Fig. 3A).

Além disso, não foi registrado em pleometrose fundação com cinco fêmeas. A frequência de sucesso das colônias iniciadas por uma fêmea foi de 43,75%, entretanto, a frequência de sucesso sempre foi igual ou superior a 50,00% nos casos por associação de duas ou mais fêmeas, sendo que todas as colônias fundadas por quatro e seis fêmeas obtiveram 100,00% de sucesso (Fig. 3B).

Todas as colônias foram encontradas em edificações humanas, especialmente em locais abrigados sem incidência direta de luz solar e água da chuva. As nidificações ocorreram numa frequência de 45,76% em estruturas de metais, 49,15% em substrato de concreto e 5,08% em telhas de amianto (Fig. 3C). A frequência de sucesso foi similar para os diferentes substratos, sendo 66,66% em telhas de amianto, 65,52% em substrato de concreto e 59,26% em estruturas de metal (Fig. 3D).

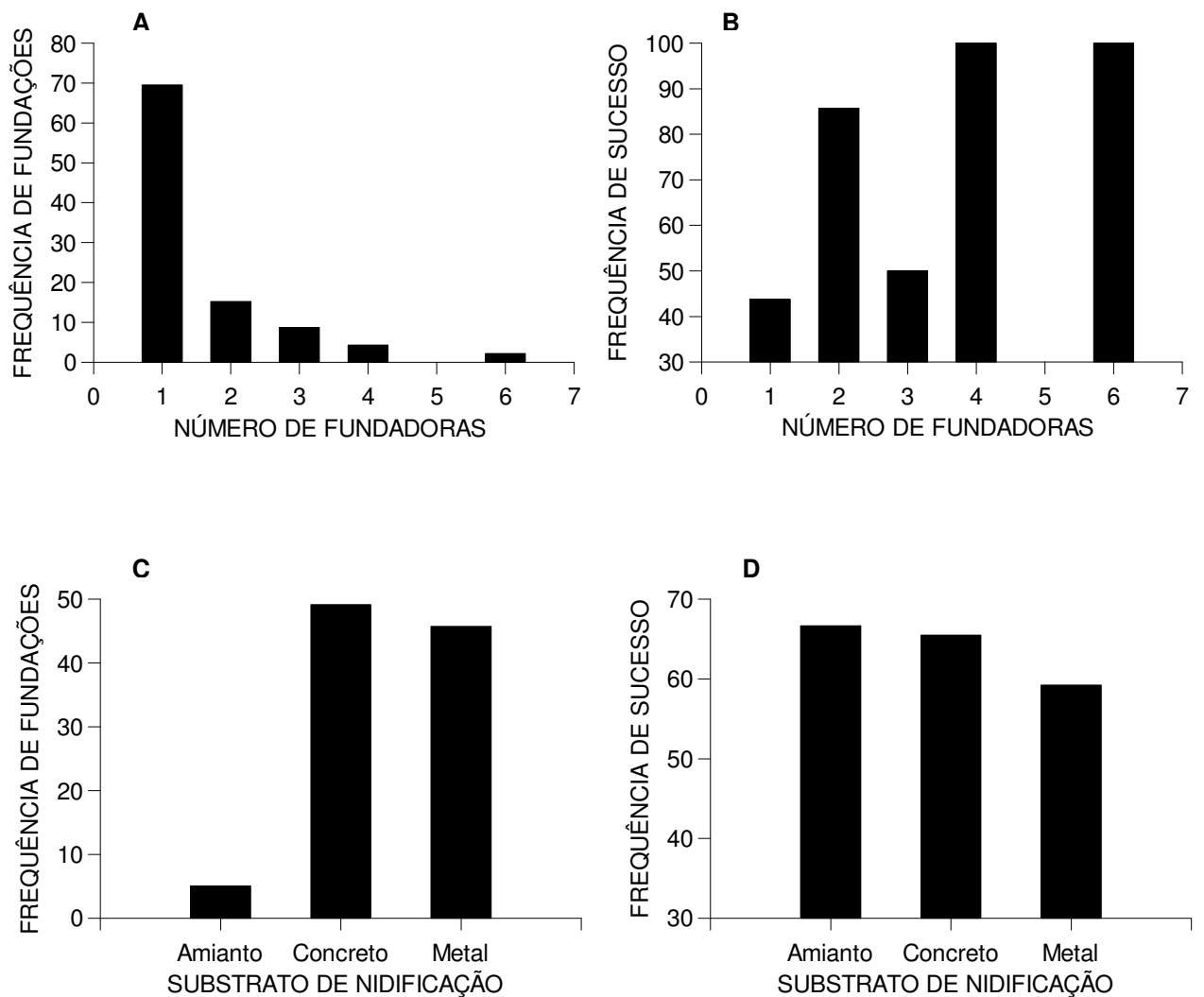


Figura 3 – Frequência de fundações (A e C) e sucesso colonial (B e D), de acordo com o número de fêmeas presentes na fase de fundação e substrato de nidificação.

DISCUSSÃO

Fenologia colonial

A periodicidade de fundação e abandonos de colônias ao longo de todo período de estudo mostrou existir um padrão assincrônico no ciclo colonial de *M. consimilis*, ou seja, colônias em fases distintas podem ocorrer simultaneamente na população em qualquer período do ano. O assincronismo colonial tem sido uma condição marcante em vespas de região tropical, na qual as variáveis climáticas não impõem restrições ao ciclo de atividade

das colônias nessas condições (Gobbi & Zucchi, 1980). Outros trabalhos com vespas co-específica tropical corroboram com o assincronismo colonial observado em *M. consimilis*, como por exemplo, *M. drewseni* (Jeanne, 1972; Penna *et al.*, 2007), *M. mastigophorus* (O'Donnell & Joyce, 2001), *M. cassununga* (Poltronieri & Rodrigues 1976) e *M. cerberus* (Giannotti, 1998). Um aspecto importante do assincronismo colonial em vespas tropicais é a constante presença de machos na população, que assim garante a fecundação de fêmeas potencialmente reprodutivas durante todo o ano (Hunt, 1999).

A maior frequência de fundações ocorridas no mês de agosto (Fig. 1) ocorre justamente com o fim da estação fria-seca e início da estação quente-úmida. Entretanto, não foi constatado nesse período ou em qualquer outro período do ano influência significativa da temperatura e umidade relativa do ar sobre esse comportamento. Esses dados sugerem que em função da pouca variação extrema das variáveis ambientais em regiões tropicais, principalmente no que se refere à variação de temperatura, o comportamento de fundação tende a permanecer quase constante durante todo o ano.

No entanto, o comportamento de abandono foi influenciado positivamente pela temperatura e foi mais frequente ao final da estação quente-úmida. A relação encontrada para *M. consimilis* entre o número de abandonos e elevação de temperatura mostra existir em regiões tropicais, para o comportamento de abandono, uma condição contrária do que ocorre em regiões temperadas, no qual esses são motivados pela queda acentuada na temperatura (West Eberhard, 1969). Esses dados contribuem para destacar a temperatura como principal fator que promove o abandono de ninhos em vespas sociais que ocorrem em ambas as regiões temperada e tropical.

Os abandonos motivados por predação ocorrem principalmente por ataque de formiga. Esses dados estão de acordo com Jeanne (1975) e Downing (1991) que destacam esse grupo

como principal predador de vespas sociais que constroem ninhos pedunculados e sem envelope.

Duração dos estágios coloniais e densidade de prole e adulto

O ciclo colonial médio de *M. consimilis* foi similar às durações de oito meses estimadas por Litte (1977) para *M. mexicanus* e Litte (1979) para *M. flavitarsis*, entretanto, superior às durações médias de 160 dias encontrado por Jeanne (1972) para *M. drewseni* e 181 dias encontrado por Gobbi & Simões (1988) para *M. cassununga*.

O estágio de pré-emergência em *M. consimilis* teve uma duração inferior aos 73,5 dias encontrado por Giannotti (1998) para *M. cerberus*. Nós observamos que a duração do estágio de pré-emergência foi maior em colônias iniciadas por associação e, que esse aumento deve-se principalmente ao período de estabelecimento da dominante entre as fundadoras associadas. No caso de *M. consimilis*, o estabelecimento de dominância se deu por atos antagonista e principalmente por canibalismo diferencial de ovos, sendo esse fato semelhante ao encontrado por Giannotti (1998) para *M. cerberus*.

O estágio de pós-emergência em geral corresponde à maior parte do ciclo colonial e é caracterizado pelo forte crescimento da colônia, tanto em adição de células quanto em produção de adultos (West Eberhard, 1969). A duração do estágio de pós-emergência em *M. consimilis* foi inferior a duração de 182,8 dias, descrita por Giannotti (1998) para *M. cerberus*. Nesse estágio em *M. consimilis* os primeiros indivíduos que emergiram foram sempre fêmeas, sendo essas operárias que ativamente estiveram empenhadas na manutenção e defesa da colônia. Os machos, mesmo sendo pouco comum durante o período de estudo, emergiram quando as colônias apresentavam uma grande densidade de adultos. Foi registrado nesse estágio colonial o maior índice de ocupação do favo, no qual as larvas ocupavam a maior

parte (ver resultados), sendo que as poucas células que não estavam ocupadas por imaturos localizavam-se na periferia do favo e foram usadas principalmente para o estoque de néctar.

O estágio de declínio corresponde em geral à menor parte do ciclo colonial e caracteriza-se pela pouca ou nenhuma adição de célula ao favo e pela redução irreversível na quantidade de adultos e imaturos da colônia (Jeanne, 1972). A duração do estágio de declínio em *M. consimilis* foi levemente inferior à duração de 23,08 dias descrita por Giannotti (1998) para *M. cerberus*. Em *M. consimilis* a maior parte das células ocupadas no estágio de declínio apresentavam larva. Entretanto, nesse estágio as larvas pareciam ter uma dieta deficiente. West Eberhard (1969) demonstrou que o estágio de declínio no ciclo colonial de vespas sociais, por terem em geral baixo número de adultos e imaturos, caracteriza-se por uma progressiva disfunção da organização social da colônia até o completo abandono do ninho, fato esse também observado nesse estudo.

Padrões de fundação e sucesso colonial

As colônias de *M. consimilis* foram preferencialmente fundadas por uma fêmea, sendo esse resultado diferente dos resultados encontrados por Itô (1984) para as espécies *M. angulatus* e *M. basimacula*. Entretanto, foi similar ao descrito por Tindo *et al.* (1997) para *Belonogaster juncea juncea*. Nas fundações pleométricas a associação de fêmeas ocorreu na maioria dos casos depois de uma fêmea ter iniciado o ninho, corroborando ao que foi observado por Tindo *et al.* (1997) em colônias de *B. j. juncea*. Apesar das fundações pleométricas em vespas de fundação independente serem em geral formadas por fêmeas aparentadas, ou seja, fêmeas oriundas de uma mesma colônia maternal (Litte, 1977; Pfenning *et al.*, 1983; Tindo *et al.*, 1997; Ruther *et al.*, 1998), não foi investigado nesse estudo o grau de parentesco entre as fundadoras. O estabelecimento da dominante nas fundações associativas em *M. consimilis* se deu por meio de interações antagonistas, com ocorrência principalmente

de oofagia diferencial. Em colônias onde a associação ocorreu depois do ninho ter sido fundado, a dominante foi, na maioria dos casos, aquela que iniciou o ninho.

Diante da necessidade de estabelecimento da dominância por meio de interações antagonistas em fundações pleométricas, uma preferência por fundações haplométrica em *M. consimilis*, provavelmente ocorra como forma de preservar a integridade física da fundadora e aumentar as chances de sucesso da colônia. A eliminação desses confrontos poderia ser mais vantajosa para a espécie mesmo que a colônia iniciada por uma única fêmea fique mais susceptível ao ataque de predadores (Gamboa *et al.*, 1992). Essa hipótese pode ser sustentada por ter ocorrido durante todo o período de estudo, relativamente pouca incidência de predadores e ataque de vespas co-específica.

Apesar da maior parte das fundações em *M. consimilis* terem sido realizadas por uma fêmea, o sucesso nesse tipo de fundação foi menor do que em fundação associativa, sendo esse fato similar ao descrito por Itô (1984) para *M. angulatus* e *M. basimacula*, nas quais todas as colônias iniciadas por uma fêmea apresentaram insucesso. Liebert *et al.* (2005) e Tibbetts & Reeve (2003) sugeriram que colônias com maior número de fêmeas na fase inicial têm maior potencial de defesa e por estarem menos susceptíveis ao ataque de predadores e vespas co-específicas são menos susceptíveis ao abandono. Entretanto, em *M. consimilis* parece existir um paradoxo entre o sucesso e o padrão de fundação das colônias, já que as fundações haplométricas mesmo apresentando os menores índices de sucesso, ocorreram com maior frequência.

As fundações ocorreram preferencialmente em estruturas de metal e concreto em detrimento de telhas de amianto, apesar de esse último material ter sido da mesma forma abundante no local de estudo. A baixa procura por telhas de amianto pode ser, em parte explicada pelo fato da maior parte das telhas estarem expostas ao sol e, dependendo da incidência da luz essas provavelmente apresentaram maior variação de temperatura se

comparadas aos outros tipos de material, proporcionando possivelmente um ambiente desfavorável à manutenção das colônias nesses locais. Além disso, todas as colônias que obtiveram sucesso nesse local, as telhas de amianto estavam protegidas da incidência direta de luz. Esses dados sugerem que locais que proporcionam menor variação de fatores físicos, principalmente no refere-se à variação de temperatura, devem ser preferencialmente escolhidos para a nidificação, e nesse sentido o tipo do substrato e a disposição desses em relação à incidência da luz são critérios importantes para a escolha do local de nidificação.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Prof. Dr. Yzel Rondon Suárez (Laboratório de Ecologia; CInAM; Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul; Dourados-MS) pelo auxílio nas análises estatísticas e ao CNPq pelo suporte financeiro (Processo Bolsa CNPq – 132211/2008-4) concedido ao primeiro autor, durante o curso de mestrado.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Downing, H. A. 1991. The function and evolution of exocrine glands. *In* K.G. Ross & R.W. Matthews (editors), **The social biology of wasps**, pp. 540–569. Ithaca, NY: Cornell University Press, xvii+678pp.
- Gadagkar, R. 1991. *Belonogaster*, *Mischocyttarus*, *Parapolybia*, and independent founding *Ropalidia*. *In* K.G. Ross & R.W. Matthews (editors), **The social biology of wasps**, pp. 149–190. Ithaca, NY: Cornell University Press, xvii+678p.
- Gamboa, G. J. 1978. Intraspecific defense: Advantage of social cooperation among paper wasp foundresses. **Science**, **199**: 1463-1465.

- Gamboa, G. J., T. L. Wacker, K. G. Duffy, S. W. Dobson and T. G. Fishwild. 1992. Defence against intraspecific usurpation by paper wasp cofoundresses (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera: Vespidae). **Canadian Journal of Zoology** **70**: 2369-2372.
- Giannotti, E. 1997. Biology of the wasp *Polistes (epicnemius) cinerascens* Sausure (Hymenoptera: Vespidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, **26**: 61-67.
- Giannotti, E. 1998. The colony cycle of the social wasp, *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, **41**: 217-224.
- Gobbi, N. & R. A. Zucchi. 1980. On the ecology of *Polistes versicolor* (Olivier) in southern Brazil (Hymenoptera, Vespidae, Polistini). I: Phenological account. **Naturalia**, **5**: 97-104.
- Gobbi, N. & Simões, D. 1988. Contribuição ao entendimento do ciclo básico de colônias de *Mischocyttarus (Monocyttarus) cassununga* von Ihering, 1903 (Hymenoptera, Vespidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, **17**: 421-436.
- Gobbi, N., Noll, F. B. & Penna, M. A. H. 2006. “Winter” aggregations, colony cycle, and seasonal phenotypic change in the paper wasp *Polistes versicolor* in subtropical Brazil. **Naturwissenschaften**, **93**: 487-494.
- González, J. A., Nascimento, F. S. & Gayubo, S. F. 2002. Observations on the winter aggregates of two polistine paper wasps (Hymenoptera Vespidae Polistinae). **Tropical Zoology**, **15**: 1-4.
- Hunt, J. H. 1999. Trait mapping and salience in the evolution of eusocial vespid wasps. **Evolution**, **53**: 225-237.
- Itô, Y. 1984. Social behaviour and social structure of Neotropical paper wasps *Mischocyttarus angulatus* (Richards) and *M. basimacula* (Cameron). **Journal of Ethology**, **2**: 17-29.

- Itô, Y. & Itioka, T. 2008. Demography of the Okinawan eusocial wasp *Ropalidia fasciata* (Hymenoptera: Vespidae) II. Effects of foundress group size on survival rates of colonies and foundresses, and production of progeny. **Entomological Science**, **11**: 17-30.
- Jeanne, R. L. 1972. Social biology of the Neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, **144**: 63-150.
- Jeanne, R. L. 1975. The adaptiveness of social wasp nest architecture. **The quarterly Review of Biology**, **50**: 267-287.
- Jeanne, R. L. 1980. Evolution of social behavior in the Vespidae. **Annual Review of Entomology**, **25**: 371-396.
- Jeanne, R. L. 1991. The swarm-founding Polistinae. In K.G. Ross & R.W. Matthews (editors), **The social biology of wasps**, pp. 191–231. Ithaca, NY: Cornell University Press, xvii+678pp.
- Liebert, A. E., Nonacs, P. & Wayne, R. K. 2005. Solitary nesting and reproductive success in the paper wasp *Polistes aurifer*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **57**: 445-456.
- Litte, M. 1977. Behavioral ecology of the social wasp *Mischocyttarus mexicanus*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **2**: 229-246.
- Litte, M. 1979. *Mischocyttarus flavitarsis* in Arizona: Social and nesting biology of a polistine wasp. **Zeitschrift für Tierpsychologie**, **50**: 282-312.
- O' Donnell, S. & Joyce, F. J. 2001. Seasonality and colony composition in a Montane Tropical eusocial wasp. **Biotropica**, **33**: 727-732.
- Penna, M. A. H., Gobbi, N. & Giacomini, H. C. 2007. An evaluation of the productivity of *Mischocyttarus drewseni* in a semi-urban environment (Hymenoptera: Polistinae). **Sociobiology**, **50**: 113-120.

- Pfenning, D. W., Gamboa, G. J., Reeve, H. K., Shellman-Reeve, J. & Ferguson, D. 1983. The mechanism of nestmate discrimination in social wasp, *Polistes fuscatus* (Polistes, Hymenoptera: Vespidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **31**: 299-305.
- Poltronieri, H. S. & Rodrigues, V. M. 1976. Vespídeos sociais: estudos de algumas espécies de *Mischocyttarus* Saussure, 1853 (Hymenoptera.Vespidae. Polistinae). **Dusenía**, **9**: 99-105.
- Reeve, H. K. 1991. *Polistes*. In K.G. Ross & R.W. Matthews (editors), **The social biology of wasps**, pp. 99–148. Ithaca, NY: Cornell University Press, xvii+678pp.
- Ruther, J., Sieben, S. & Schricker, B. 1998. Role of cuticular lipids in nestmate recognition of the European hornet *Vespa crabro* L. (Hymenoptera, Vespidae). **Insectes Sociaux**, **45**: 169-179.
- Spradbery, J. P. 1973. **Wasps: an account of the biology and natural history of solitary and social wasps**. London, Sidgwick & Jackson. 408p.
- Tannure-Nascimento, I. C., Nascimento, F. S. & Zucchi, R. 2005. Size and colony cycle in *Polistes satan*, a Neotropical paper wasp (Hymenoptera Vespidae). **Ethology Ecology & Evolution**, **17**: 105-119.
- Tibbetts, E. A. & Reeve, H. K. 2003. Benefits of foundress associations in the paper wasp *Polistes dominulus*: increased productivity and survival, but no assurance of fitness returns. **Behavioral Ecology**, **14**: 510-514.
- Tindo, M., D'Agostino, P., Francescato, E., Dejean, A. & Turillazzi, S. 1997. Associative colony foundation in the tropical wasp *Belonogaster juncea juncea* (Vespidae, Polistinae). **Insectes sociaux**, **44**: 365-377.
- West Eberhard, M. J. 1969. **The social biology of Polistine wasps**. Michigan, Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan, nº 140, 101p.
- Wilson, E. O. 1971. **The insect societies**. Cambridge, Belknap Press, x+548p.

- Yoshikawa, K. 1963. Introductory studies on the life economy of polistine wasps. V. Three stages relating to hibernation. **Journal Biology Osaka. City University, 14:** 87 – 96.
- Zavatini, J. A. 1992. Dinâmica climática no Mato Grosso do Sul. **Geografia, 17:** 65-91.