

UNIVERSIDADE FEDERAL DE JUIZ DE FORA  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
COMPORTAMENTO E BIOLOGIA ANIMAL

ETOLOGIA DE *Polistes simillimus* ZIKÁN, 1951 (HYMENOPTERA: VESPIDAE)

DANIELLE JENEVAIN GRAZINOLI

Juiz de Fora - Minas Gerais

Fevereiro - 2006

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE JUIZ DE FORA**  
**INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**  
**COMPORTAMENTO E BIOLOGIA ANIMAL**

**ETOLOGIA DE *Polistes simillimus* ZIKÁN, 1951 (HYMENOPTERA: VESPIDAE)**

**DANIELLE JENEVAIN GRAZINOLI**

Dissertação apresentada ao Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade Federal de Juiz de Fora, como parte dos requisitos para obtenção do Título de Mestre em Ciências Biológicas (Área de Concentração em Comportamento e Biologia Animal).

Juiz de Fora – Minas Gerais

Fevereiro – 2006

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE JUIZ DE FORA**  
**INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**  
**COMPORTAMENTO E BIOLOGIA ANIMAL**

**ETOLOGIA DE *Polistes simillimus* ZIKÁN, 1951 (HYMENOPTERA: VESPIDAE)**

**Danielle Jenevain Grazinoli**

Orientador: **Prof. Dr. FÁBIO PREZOTO**

Co-Orientador: **Prof. Dr. FÁBIO SANTOS NASCIMENTO**

Dissertação apresentada ao Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade Federal de Juiz de Fora, como parte dos requisitos para obtenção do Título de Mestre em Ciências Biológicas (Área de Concentração em Comportamento e Biologia Animal).

Juiz de Fora – Minas Gerais

Fevereiro – 2006

Grazinoli, Danielle Jenevain

Etologia de *Polistes simillimus* Zikán, 1951 (Hymenoptera: Vespidae) / Danielle Jenevain Grazinoli. -- 2006.  
46f.

Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas – Comportamento e Biologia Animal) – Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Juiz de Fora.

I. Vespas. I. Título.

CDU: 595.798

**ETOLOGIA DE *Polistes simillimus* ZIKÁN, 1951 (HYMENOPTERA:  
VESPIDAE)**

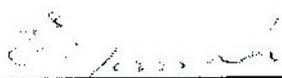
**DANIELLE JENEVAIN GRAZINOLI**

**Orientador: Prof. Dr. FÁBIO PREZOTO**

**Co-Orientador: Prof. Dr. FÁBIO SANTOS NASCIMENTO**

Dissertação apresentada ao Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade Federal de Juiz de Fora, como parte dos requisitos para obtenção do Título de Mestre em Ciências Biológicas (Área de Concentração em Comportamento e Biologia Animal).

Aprovada em Fevereiro de 2006.



---

Prof. Dr. Edilberto Giannotti

Universidade Estadual Paulista – UNESP – Rio Claro



---

Prof. Dr. Fábio Santos Nascimento

Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto – USP



---

Prof. Dr. Fábio Prezoto

Universidade Federal de Juiz de Fora (Orientador)

**Amanhã**

Amanhã, será um lindo dia, da mais louca alegria  
Que se possa imaginar  
Amanhã, redobrada força pra cima, que não cessa  
Há de vingar

Amanhã, mais nenhum mistério, acima do ilusório  
O astro-rei vai brilhar  
Amanhã a luminosidade, alheia a qualquer vontade  
Há de imperar

Amanhã está toda esperança por menor que pareça  
Existe, e é pra vicejar  
Amanhã, apesar de hoje, será a estrada que surge  
Pra se trilhar

Amanhã, mesmo que uns não queiram  
será de outros que esperam  
Ver o dia raiar  
Amanhã, ódios aplacados,  
temores abrandados, será pleno.

**GUILHERME ARANTES**

**DEDICO,**

Minha querida

**Vovó Clea** (*in memoriam*),  
que tanto amo. Vovó, você é  
para mim, sinônimo de  
aconchego e carinho,  
de dedicação  
e luta.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço a **Deus** que sempre está ao meu lado protegendo e dando força para continuar sempre!  
Nunca conseguiria essa vitória sozinha... Obrigada!

Agradeço muito a **todos** que me ajudaram direta ou indiretamente na execução deste trabalho.  
Vocês foram essenciais na realização deste sonho. A vitória não é só minha. É nossa!

Ao meu amado pai **Paulo Luiz Grazinoli** que nunca mediu esforços para me ajudar. Prestativo e presente acompanhou todo meu trabalho de campo, com muito bom humor. Sei do orgulho que sente por mais este passo em minha vida, mas sei também que herdei de você o espírito guerreiro e lutador.

A minha amada mãe **Maria de Lourdes Jenevain Grazinoli** a quem só tenho a agradecer.  
Esteve envolvida em todos os momentos deste percurso. Sempre com uma palavra amiga, escutando e tentando ajudar nas horas difíceis. Quero que saiba o quanto fico feliz por ter uma mãe como você.

Agradeço a minha irmã **Paula** que é minha amiga-confidente, linda e pura. Com quem tanto desabafo e desabo. É para mim sinônimo de proteção, amor e carinho. O mundo ficaria muito chato sem ela. Obrigada por existir!

Ao meu noivo **Alexandre** que tanto amo. Agradeço por todo o seu apoio e carinho. Além de toda ajuda (que não foi pouca), sempre entendeu minha ausência e, apesar disso, nunca deixou de me incentivar a continuar em busca do meu sonho. Só alguém tão especial seria capaz dessa generosidade.

Agradeço meu orientador **Fábio Prezoto**. Admiro muito seu trabalho, sempre foi um profissional muito competente, presente e atencioso. Obrigada por me ensinar, incentivar e acreditar em meu trabalho.

A todos meus **professores** que contribuíram para esta conquista e que me fizeram admirar o mundo de forma diferente. Em especial, ao **Professor Artur** pelas dicas na execução do trabalho.

Aos meus **colegas da Pós** que irão sempre fazer parte de minha vida. Obrigada pelos momentos juntos.

A **Marlu** tão querida e prestativa Sempre sorrindo e com prazer em ajudar. Você é um anjo Marluzinha!

À minha querida **Juliane Floriano Lopes** (a Juzinha) que tanto admiro! Garra e inteligência, alegria e carinho. Nunca estava sem tempo para tudo que precisei. Você é fofa!

Ao grupo de **Insetos Sociais (Dani-Cuca, Thiago, Cleber, Rosângela, André)** que são tão sempre companheiros.

Ao **Fábio Nascimento, Ivelize e Raul** que receberam de braços abertos na visita à Ribeirão Preto, além de sempre estarem bem dispostos a qualquer ajuda. Muito obrigada!

A querida **Helba**, pessoa meiga e inteligente. Dona de uma simpatia singular. Ajudou muito em todas as fases do meu trabalho com idéias de extrema relevância. Obrigada Helba.

Aos meus **tios, tias e primos**: todos merecem agradecimentos. Citar todos ficaria difícil, mas saibam o quanto tenho de gratidão por tudo que fizeram por mim.

Ao meus sogros Maria Amélia e Pedro que estavam sempre tão solícitos.

Ao meu amigo **Gui** que foi o grande responsável por tudo isso. Porquê? Porque me fez acreditar que eu era capaz. Grande amigo: honesto, sincero e carinhoso. Agradecer tudo que já fez por mim e por este trabalho gastaria minha vida. Abração Gui!

Às minhas queridas amigas **Iara e Lê** que são tão especiais para mim. Desde o começo eu sabia que sempre poderia contar com elas. Não só por tudo que fizeram por este trabalho, mas pelo simples fato de me fazerem acreditar que eu nunca estaria sozinha, obrigada. Amo vocês!

Ao meu amigo-irmãozinho **Jonas**. Que sempre cuida tão bem de mim, mesmo com a distância.

A **Dona Maria** e sua linda e querida família (Francisco, Seu Henrique, Igor, Suly e Isabela) por terem me recebido sempre tão bem em todas visitas em trabalho de campo.

A **Érica** e ao **Alexandre (Sítio)** que não mediram esforços para ajudar no trabalho de campo.

Ao **André Rodrigues** que se desdobrou para ajudar na conclusão do trabalho de campo.

Aos meus colegas de trabalho, em especial **Cláudio Henrique** e **Sérgio Medeiros** pela ajuda.

Aos meus **alunos** que sempre acreditaram em mim.

As **vespas** que me propiciaram aprender e por quem tanto me encantei.

A **CAPES, Cnpq e FAPEMIG** pelo apoio financeiro para a realização do trabalho.

**SUMÁRIO**

LISTA DE TABELAS	x
LISTA DE FIGURAS	xiii
RESUMO	xv
ASBTRACT	xvii
INTRODUÇÃO E REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	01
CAPÍTULO I	05
CAPÍTULO II	22
CONSIDERAÇÕES FINAIS	38
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	40

## LISTA DE TABELAS

- Tabela 1** - Registro parcial dos atos comportamentais exibidos por vespas adultas de *Polistes simillimus* durante as 19 sessões de observações (de A até S), com 95 minutos de duração cada, totalizando 37 horas de registros. 16
- Tabela 2** - Classificação do repertório comportamental exibido por vespas adultas de *Polistes simillimus* em tarefas (= categorias) e subtarefas (= atos comportamentais). 17
- Tabela 3** - Classificação dos atos comportamentais (= subtarefas) exibidos por vespas adultas de *Polistes simillimus* em categorias (tarefas). 18
- Tabela 4** - Colônias de *Polistes simillimus* em pré-emergência, estudadas em Juiz de Fora, MG: tempo de observação (horas), nº de indivíduos e estágio de desenvolvimento das colônias. 24

- Tabela 5** - Número total de interações de dominância registradas para quatro colônias de *Polistes simillimus* em pré-emergência, estudadas em Juiz de Fora, MG, com as respectivas porcentagens de interações exibidas pelas fêmeas da primeira e segunda posição do *rank* de cada colônia. 26
- Tabela 6** - Número de interações de dominâncias (colunas) e subordinações (linhas), observadas entre os dois indivíduos da colônia D4 de *Polistes simillimus*, em estágio de pré-emergência, num total de 10h de registros. 28
- Tabela 7** - Número de interações de dominâncias (colunas) e subordinações (linhas), observadas entre os quatorze indivíduos da colônia D5 de *Polistes simillimus*, em estágio de pré-emergência, num total de 10h de registros. 28
- Tabela 8** - Número de interações de dominâncias (colunas) e subordinações (linhas), observadas entre os oito indivíduos da colônia D6 de *Polistes simillimus*, em estágio de pré-emergência, num total de 10h de registros. 29
- Tabela 9** - Número de interações de dominâncias (colunas) e subordinações (linhas), observadas entre os onze indivíduos da colônia D7 de *Polistes simillimus*, em estágio de pré-emergência, num total de 10h de registros. 29
- Tabela 10**- Média, desvio padrão e amplitude, do número de registros para a posição ocupada por fêmeas dominantes (n= 4) e subordinadas (n= 4) em quatro colônias de *Polistes simillimus* em fase de pré-emergência, em Juiz de Fora, MG. 31

**Tabela 11-** Média, desvio padrão e frequência dos atos comportamentais exibidos por fêmeas dominantes (n=4) e subordinadas (n=7) de *Polistes simillimus*, com resultado do teste de Mann-Whitney.

33

## LISTA DE FIGURAS

### Figura 1

#### Figura 1: *Vespa Polistes simillimus*

**A**= *Vespa P.simillimus*; **B**= Ninho de *P.simillimus* em fase de pós-emergência: frente do ninho; **C**= Ninho de *P.simillimus* em fase de pós-emergência: atrás do ninho; **D**= Ato comportamental: ovipositar; **E**= Ato comportamental: Alarme de defesa; **F**= Ninho de *P.simillimus* em fase de pré-emergência: dominante posiciona-se na frente do ninho e subordinada na lateral do ninho; **G**= Filmadora posicionada em campo; **H**= Marcação; **I**= Ato comportamental: Macerar presa.

12

### Figura 2

#### Figura 2: *Vespa Polistes simillimus*

**A e B** = Verificar células com as antenas; **C**= Posição dos indivíduos no ninho(frente e lateral) **D**= Ato comportamental: Macerar presa; **E**= Ato comportamental: Dividir presa; **F**= Ato comportamental: Reforçar pedúnculo; **G**= Ato comportamental: Dividir presa (interação entre três indivíduos); **H**= Ato comportamental: Trofaláxis adulto-adulto; **I**= Ato comportamental: Trofaláxis larva-adulto; **J**= Interação de dominância; **K**= Ato comportamental: Verificar células com as antenas ; **L**= Ato comportamental: Dominar fisicamente.

13

- Figura 3 - Figura 3: Vespa *Polistes simillimus***  
**A** = Verificar células com as antenas; **B**= Alarme contra parasitóides; **C**= Posição da fêmea dominante (marcação com tinta branca) na frente do ninho em pré-emergência; **D**= Posição dos indivíduos marcados em ninho pré-emergência (frente, lateral e fora do ninho); **E**= Ato comportamental: Verificar células com as antenas; **F**= Ato comportamental: Dividir presa; **G**= Ato comportamental: Defecar; **H**= Ato comportamental: Ventilar o ninho; **I**= Ato comportamental: Regurgitar líquido; **J**= Vibrar asas. 14
- Figura 4 -** Relação entre o número de interações de dominância apresentadas por quatro colônias de *Polistes simillimus* em fase de pré-emergência e o número total de indivíduos adultos de cada colônia. 30
- Figura 5-** Percentual das posições ocupadas por fêmeas Dominantes e Subordinadas em quatro colônias de *Polistes simillimus* em fase de pré-emergência. 31

## RESUMO

A espécie de vespa social *Polistes simillimus* Zikán, 1951 possui uma ampla distribuição pelo território brasileiro, porém existem poucas informações sobre sua organização social. Parte dessa carência pode ser investigada através de um estudo etológico. Desta forma, o presente trabalho visou buscar o aprofundamento acerca dos comportamentos básicos apresentados pela espécie, assim como aspectos de sua organização social e hierárquica. Para a elaboração do etograma básico da espécie e classificação dos atos comportamentais foram conduzidas 37 horas de filmagens em colônias em pós-emergência do ciclo biológico da colônia. A avaliação da hierarquia de dominância, da posição no ninho e da frequência comportamental das fêmeas dominantes e subordinadas, foi realizada com base em 40 horas de registros em quatro colônias em pré-emergência. O repertório comportamental de *P. simillimus* apresentou 43 atos comportamentais, incluindo o registro inédito de três comportamentos. As tarefas individuais tiveram uma maior porcentagem (**46,52%**) em comparação com as demais: grupo (**27,90%**), parcionada (**13,95%**) e time (**6,98%**), sugerindo que a espécie estudada apresenta uma baixa complexidade na divisão e organização de trabalho. A hierarquia de dominância se manifesta em uma estrutura do tipo linear, onde a primeira fêmea do *rank* é responsável pela maior parte das interações de dominância. A fêmea dominante foi registrada na maior parte do tempo na frente do favo, enquanto que as subordinadas permaneceram mais tempo fora da colônia. Os atos comportamentais diretamente ligados às atividade de dominância e subordinação demonstraram-

se diferentes significativamente entre fêmeas dominantes e subordinadas. Os resultados encontrados nesse estudo revelam que a organização social de *P. simillimus*, durante a fase de pré-emergência, se assemelha muito a estrutura social apresentada pelas demais espécies de *Polistes* estudadas. Desta forma, estudos mais aprofundados devem ser conduzidos durante a fase de pós-emergência, cujo crescimento populacional e físico do ninho poderão acarretar a presença de mais de uma fêmea dominante.

*Palavras chave:* Repertório comportamental, etograma, comportamento, *rank*, castas, subtarefas, *score*, *Polistes*.

## ABSTRACT

The species of social wasp *Polistes simillimus* Zikán, 1951 has a wide distribution throughout Brazil, but there is little information available about its social organization. Part of this deficiency can be made good by an ethological study. In that way the present work sought to deepen the understanding of the basic behaviour of the species as well as its social and hierarchical organization. In order to elaborate the basic ethogram of the species and to classify its behavioural aspects 37 hours of recordings were made in the post-emergence phase of the biological cycle of the colony. The evaluation of the dominance hierarchy, of the position in the nest and of the behavioural frequency of dominant and subordinate females was developed in 40 hours of registers in the colony in the pre-emergence phase. The behavioural repertory of *P. simillimus* showed 43 behavioural acts including the unknown register of three behaviours. The individual tasks had a greater percentage (46,52%) than in the other categories: group (27,90%), partitioning (13,95%) and team (6,98%), suggesting that the species studied has a low degree of complexity in the division and organization of work. The hierarchy of dominance shows itself in a structure of the linear type, where the highest female of the ranking is responsible for most of the dominance interactions. The dominant female was registered on the front of the honeycomb during most of the time, while the subordinates spent more time outside of the colony. The behavioural traits directly linked to the activities of the dominance and subordination exhibited

significant differences between the dominant and subordinate females. The results encountered in this study revealed that the social organization of *P. simillimus* during the pre-emergence phase was very similar to the social structure exhibited by the other species of *Polistes* studied. Accordingly, studies in greater depth should be carried out in the post-emergence phase, in which the growth of the population and of the nest could involve the presence of more than one dominant female.

*Key words:* behavioural repertory, ethogram, behavioural, ranking, castes, subtasks, *score*, *Polistes*.

## **INTRODUÇÃO & REVISÃO BIBLIOGRÁFICA**

A ordem Hymenoptera é um dos grupos mais diversificados de insetos, com mais de 120 mil espécies entre vespas, abelhas e formigas (GALLO *et al.*, 2002).

As vespas estão incluídas na família Vespidae que de acordo com os estudos cladísticos de CARPENTER (1993, 2004) e ARÉVALO *et al.* (2004), está subdividida em seis subfamílias: Stenogastrinae, Vespinae e Polistinae, representadas por vespas com diferentes graus de socialidade e Masarinae, Eumeninae e Euparigiinae, compreendendo espécies de vida solitária e/ou pré-social.

A subfamília Polistinae possui mais de 943 espécies descritas e é composta por quatro tribos: Polistini, Mischocyttarini, Ropalidiini e Epiponini, que são encontradas com maior diversidade nas regiões tropicais, especialmente na Região Neotropical (CARPENTER & MARQUES, 2001; ARÉVALO *et al.*, 2004; CARPENTER, 2004). No Brasil estão presentes mais de 302 espécies de Polistinae, das quais 104 são endêmicas, ocorrendo em quase toda a extensão do território brasileiro, da floresta Amazônica até o Pantanal e Mata Atlântica (RICHARDS, 1978, CARPENTER & MARQUES, 2001).

### -SOBRE O GÊNERO *POLISTES*

O gênero *Polistes* Latreille, 1802 está incluído na tribo Polistini, apresentando uma ampla distribuição zoogeográfica e abundância de espécies. No Brasil existem 39 espécies descritas, o que fornece uma excelente oportunidade para estudos ecológicos e etológicos (RICHARDS, 1978).

Este gênero se revela como uma fonte significativa de pesquisas por apresentar um sistema social hierarquicamente primitivo que o torna um “gênero-chave” para o entendimento da evolução da socialidade em vespas (EVANS, 1958; WEST-EBERHARD, 1969; EVANS & WEST-EBERHARD, 1970; WILSON, 1971, 1975; REEVE, 1991).

### - ASPECTOS BIOLÓGICOS

Por serem amplamente distribuídos, o ciclo biológico das espécies de *Polistes* pode apresentar variações em diferentes latitudes, permitindo comparações efetivas das múltiplas adaptações do ciclo biológico e de sua organização social (PARDI, 1996).

O desenvolvimento de colônias em *Polistes* é sincrônico em regiões temperadas, com fases bem definidas do ciclo biológico ocorrendo com uma forte dependência dos fatores climáticos (WEST-EBERHARD, 1969; SPRADBERY, 1973; REEVE, 1991; PARDI, 1996; YAMANE, 1996). Em regiões tropicais, o ciclo de *Polistes* é assincrônico, ou seja, independente das condições climáticas, o que já foi verificado por vários autores (GOBBI, 1977; GOBBI & ZUCCHI, 1980; GOBBI & SIMÕES, 1988; GIANNOTTI, 1992, 1997; GIANNOTTI & MACHADO, 1994; YAMANE, 1996; REEVE, 1991; LIMA *et al.*, 2000; PREZOTO, 2001; SINZATO, 2002; ANDRADE, 2004; TANNURE-NASCIMENTO *et al.*, 2005).

O ciclo biológico de vespas com fundação independente compreendem três estágios básicos segundo JEANNE (1972): Pré-emergência (da fundação da colônia à emergência dos primeiros filhos adultos); Pós-emergência (da emergência do primeiro adulto até o declínio da colônia); Declínio (do início da redução irreversível da população da cria até o abandono total do ninho).

O ninho típico de *Polistes* é composto de um favo simples, descoberto, preso ao substrato por um pedúnculo (SAUSSURE, 1853 *apud* RICHARDS, 1971) cuja função principal parece ser a de restringir a entrada de formigas por estar repleto de repelentes (JEANNE, 1980). Segundo RODRIGUES (1968), os ninhos são sempre construídos com material de origem vegetal triturado (fato que atribui o nome “vespa-papel” para as vespas deste gênero) e seu pedúnculo é resinoso.

Existe uma correlação positiva entre o tamanho do favo e a largura do pedúnculo, assim como a altura das células e o número de gerações produzidas para as espécies de vespas do gênero *Polistes* (GIANNOTTI, 1997; PREZOTO, 2001; ANDRADE, 2004).

Os substratos utilizados para a fixação das colônias são os mais variados, sendo encontrados colônias fixadas em folhas, galhos, raízes, rochas e ninhos abandonados de outras espécies de vespas sociais. Em ambiente urbano, semi-urbanizados ou agrários, observa-se o uso intensivo de edificações ou de recipientes produzidos pelo homem como substratos adequados à fixação das colônias como já foi visto por vários autores (RODRIGUES, 1968; REED & VINSON, 1979; FOWLER, 1983; MARQUES, 1989; GIANNOTTI, 1992; SINZATO & PREZOTO, 2000; LIMA *et al.*, 2000; PREZOTO, 2001; SINZATO, 2002; ANDRADE, 2004). A sinantropia por edificações humanas parece estar relacionada ao fato deste ambiente oferecer uma menor pressão de predação do que o ambiente natural e uma maior segurança em relação às intempéries (JEANNE, 1975; PREZOTO, 2001; SINZATO, 2002).

#### - ESTUDOS DO COMPORTAMENTO EM *POLISTES*

Estudos relacionados com comportamento no gênero *Polistes* abrangem os seguintes assuntos:

#### ESTUDOS DOS COMPORTAMENTOS BÁSICOS EM VESPAS DO GÊNERO *POLISTES*:

Estudos que descrevem o repertório comportamental desempenham um papel significativo para o entendimento da evolução da organização social em diversas espécies, incluindo as vespas sociais (SANTOS *et al.*, 2003). Trabalhos com este enfoque comportamental já foram realizados para algumas espécies de vespas de regiões temperadas (KASUYA, 1983; POST *et al.*, 1988) e de regiões tropicais (GIANNOTTI & MACHADO, 1999; SINZATO & PREZOTO, 2000; ZARA & BALESTIERI, 2000; SINZATO, 2002; TANNURE- NASCIMENTO, 2002; SINZATO *et al.*, 2003), contudo o etograma básico de *Polistes simillimus* continua desconhecido.

#### ESTUDOS SOBRE DOMINÂNCIA E HIERARQUIA EM *POLISTES*:

No gênero *Polistes*, os indivíduos apresentam pouca ou nenhuma diferenciação morfológica de castas (PARDI & CAVALCANTI, 1951; DELEURANCE, 1948; THERAULAZ *et al.*, 1991; CARNEIRO, 1991). O rank hierárquico neste gênero se estabelece através de diferenciação de atividades e pela oofagia diferencial, na qual uma das fêmeas torna-se a dominante, enquanto que as demais fêmeas associadas passam a agir como subordinadas ou abandonam a colônia

(PARDI & CAVALCANTI, 1951; GERVET, 1964; WEST, 1967; WEST-EBERHARD, 1969; SPPRADBERY, 1973; GOBBI, 1977).

O desenvolvimento ovariano é considerado por PARDI (1948), WEST-EBERHARD (1969), TURILLAZZI (1980), STRASSMANN (1981), RÖSELER (1991) como um importante fator no estabelecimento da hierarquia de dominância, no qual fêmeas com maior grau de desenvolvimento dos ovários são aquelas que ocupam posições mais elevadas na hierarquia (dominantes).

Dentre as espécies do gênero *Polistes* da região neotropical, destaca-se *Polistes simillimus* Zikán, 1951 que possui ampla distribuição pelo território brasileiro (RICHARDS, 1978). Esta espécie constrói ninhos grandes e populosos (PREZOTO, 2001), que representam um desafio para a manutenção da dominância por parte da principal fêmea poedeira da colônia, uma vez que sua posição no rank é mantida por interações de dominância sobre as demais companheiras do ninho.

As estruturas física e populacional apresentadas por *P. simillimus* geram uma série de questões sobre como as vespas dominantes (= rainhas) mantêm o controle hierárquico da reprodução sobre um grande número de subordinadas (=operárias). Parte dessas questões pode ser respondida através de um estudo etológico detalhado.

Dessa forma, o objetivo desta dissertação foi analisar e descrever os comportamentos básicos apresentados pela *P. simillimus*, visando gerar subsídios para a melhor compreensão da organização social da espécie.

## Capítulo I

### ETOGRAMA BÁSICO E COMPLEXIDADE DAS TAREFAS DA VESPA SOCIAL *POLISTES SIMILLIMUS* ZIKÁN, 1951 (HYMENOPTERA, VESPIDAE)

#### RESUMO

A vespa social *Polistes simillimus* Zikán, 1951 possui uma ampla distribuição pelo território brasileiro, porém existem poucas informações sobre sua organização social. Parte dessa carência pode ser mitigada por meio de um estudo etológico. Desta forma, o objetivo do presente trabalho foi aprofundar os conhecimentos acerca dos comportamentos básicos apresentados por *P. simillimus*. Foram realizadas 37 horas de registros comportamentais para a elaboração do etograma básico e para a classificação dos atos comportamentais em tarefas e subtarefas. O estudo revelou que o repertório comportamental de *P. simillimus* apresentou um número maior de atos comportamentais (total de 43 atos) quando comparado a outras espécies do mesmo gênero. As tarefas individuais tiveram uma maior porcentagem (**46,52%**) em comparação com as demais: grupo (**27,90%**), parcionada (**13,95%**) e time (**6,98%**), sugerindo que a espécie estudada apresenta uma baixa complexidade na divisão e organização de trabalho, já que possui menor número de tarefas que exigem grande coordenação e cooperação de parte ou todo o grupo.

Palavras chave: Repertório comportamental, subtarefas, *score*, *Polistes*.

#### INTRODUÇÃO

Os estudos etológicos desempenham um papel relevante para o entendimento da evolução da organização social de vespas. Dentre as vespas sociais, o gênero *Polistes* Latreille, 1802, é considerado por muitos autores, como um “gênero-chave” para a investigação dos aspectos evolutivos do comportamento social, pois as espécies deste gênero apresentam uma organização social primitiva, cuja compreensão pode auxiliar no entendimento das demais organizações sociais apresentadas pelas vespas da subfamília Polistinae (EVANS, 1958; WEST-EBERHARD, 1969, EVANS & WEST-EBERHARD, 1970, WILSON, 1971, 1975, REEVE, 1991)

Existem mais de 150 espécies de vespas do gênero *Polistes* distribuídas em todo o mundo, das quais 84 ocorrem nas Américas e 39 no Brasil (RICHARDS, 1978; CARPENTER & MARQUES, 2001). Apesar desta ampla distribuição em regiões neotropicais, ainda existe uma carência de estudos que abordem o comportamento das espécies deste gênero.

A literatura apresenta alguns estudos sobre repertório comportamental que já foram realizados para diversas espécies de *Polistes*: KASUYA (1983) elaborou um etograma comparativo entre rainhas e operárias de *Polistes chinensis antennalis* Perez, 1905 durante o estágio ergonômico da colônia; POST *et al.* (1988) avaliaram o comportamento de fêmeas subordinadas em *Polistes fuscatus variatus* Linnaeus, 1761; GIANNOTTI & MACHADO (1999) descreveram e quantificaram os comportamentos das castas em *Polistes lanio* Fabricius, 1775; SINZATO & PREZOTO (2000) realizaram um estudo do repertório comportamental em fêmeas dominantes e subordinadas de *Polistes versicolor* Olivier, 1791; ZARA & BALESTIERI (2000) apresentaram um repertório comportamental para colônias em pós-emergência de *P. versicolor*; SINZATO (2002) estudou o comportamento em diferentes fases do ciclo biológico em colônias de *Polistes ferreri* Saussure, 1853; TANNURE- NASCIMENTO (2002) descreveu os padrões comportamentais e sua relação com o estágio de desenvolvimento ovariano em fêmeas de *Polistes satan* Bequaert, 1940 e SINZATO *et al.* (2003) realizaram um estudo sobre o comportamento de machos em *P. ferreri*.

Um aspecto recentemente enfatizado por alguns autores (ANDERSON & FRANKS, 2001, ANDERSON *et al.*, 2001 e ANDERSON & MCSHEA, 2001) é a aplicação de uma classificação dos atos comportamentais de acordo com o grau de complexidade, que é medido através de escores. Esta medida dá uma dimensão hierárquica que leva em consideração a organização social e coordenação dentro da colônia, bem como a ocorrência de subtarefas (conjunto de comportamentos necessários para completar uma tarefa) dentro da tarefa (item da divisão de trabalho) e as várias possibilidades de relações tarefa-subtarefa. Este enfoque dentro do estudo de comportamento permite uma análise do grau de especialização de uma dada espécie para o cumprimento das atividades.

Dentre as espécies do gênero *Polistes* da região neotropical, *Polistes simillimus* Zikán, 1951 possui ampla distribuição pelo território brasileiro ocorrendo desde a Bahia até o Rio Grande do Sul e, ainda, no Paraguai e parte da Argentina e Bolívia (RICHARDS, 1978). Esta espécie constrói os maiores ninhos dentro do gênero, podendo uma colônia alcançar facilmente cerca de 2 mil células e mais de 500 adultos (PREZOTO, 2001). As estruturas física e populacional apresentadas por *P. simillimus* geram uma série de questões sobre como as vespas dominantes (= rainhas) mantêm o controle hierárquico da reprodução sobre um grande número de subordinadas

(=operárias). Parte dessas questões pode ser respondida com a realização de um estudo etológico detalhado.

Desta forma, o objetivo do presente trabalho foi a elaboração do etograma básico da vespa social *P. simillimus*, agrupando-se os atos comportamentais registrados de acordo com o grau de complexidade, cooperação e a coordenação na execução de tarefas, visando gerar subsídios para o entendimento da organização hierárquica dentro da colônia.

## MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi realizado no período de fevereiro e março de 2005, no Bairro de São Pedro, município de Juiz de Fora (21°46'S, 43°21'W, altitude média de 678m), Minas Gerais, sudeste do Brasil, região caracterizada por clima tropical de altitude.

Foi efetuado um total de 37 horas de registros comportamentais, no horário compreendido entre 9 e 16 horas, em três colônias de *P. simillimus* em estágio de pós-emergência, de acordo com a terminologia proposta por JEANNE (1972). Decidiu-se estudar colônias em pós-emergência pelo fato do número de atos comportamentais exibidos pelas vespas nessa fase ser maior quando comparado com as demais fases de desenvolvimento, fato já relatado por vários autores para outras espécies do gênero (KASUYA, 1983; SINZATO & PREZOTO, 2000; SINZATO, 2002).

A fim de facilitar a identificação, à medida que as colônias foram localizadas, estas receberam uma numeração em ordem crescente de acordo com o encontro dos ninhos (D1, D2, D3). Todas as vespas adultas foram marcadas individualmente, com pontos coloridos na região dorsal do mesossoma, utilizando-se tinta plástica ACRILEX®, seguindo-se a metodologia proposta por SINZATO (2002) (Figura 1F, 1H).

Os atos comportamentais foram registrados com uma de filmadora digital, para posterior análise no Laboratório de Ecologia Comportamental no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da UFJF, com auxílio de televisor e videocassete (Figura 1G). Todos os atos comportamentais exibidos pelos indivíduos adultos foram qualificados e quantificados através de observações diretas, seguindo-se o método *ad libitum* proposto por ALTMANN (1974), resultando na confecção do etograma básico da espécie.

Para determinar se o número de horas de registros foi suficiente para a elaboração do etograma foi realizado o teste do valor da cobertura da amostra ("sample coverage"), que de acordo com FANGEN & GOLDMAN (1977) e LEHNER (1996) pode ser calculado por meio da

expressão:  $\theta = 1 - (N_1 / i)$ , na qual “ $N_1$ ” é o número de comportamentos observados apenas uma vez e, “ $i$ ” é o número total de atos comportamentais.

Após a confecção do etograma básico, cada ato comportamental foi analisado e classificado de acordo com as definições de tarefa e subtarefa propostas por ANDERSON *et al.* (2001). De acordo com o autor, tarefa é um item da divisão de trabalho e subtarefa é um conjunto de comportamentos necessários para completar uma tarefa.

As tarefas foram classificadas em quatro classes: individual, grupo, time e parcionada de acordo com o proposto por ANDERSON & FRANKS (2001), ANDERSON *et al.* (2001) E ANDERSON & MCSHEA (2001). Considerou-se como tarefa individual (**I**) aquela que pode ser concluída por um indivíduo, não requerendo cooperação ou coordenação do grupo. Uma tarefa de grupo (**G**) foi identificada quando vários indivíduos realizam uma mesma tarefa ao mesmo tempo, sem que houvesse divisão de trabalho. A tarefa foi classificada como de time (**T**) quando composta por duas ou mais subtarefas diferentes, realizadas ao mesmo tempo, exigindo a cooperação dos indivíduos e conseqüentemente divisão de trabalho. E a tarefa foi classificada como parcionada (**P**) quando as subtarefas eram seqüenciais envolvendo transferência de material entre os indivíduos.

Utilizando estas definições de tipos de tarefas, o repertório comportamental apresentado por *P. simillimus* foi analisado e medido através de escores, como proposto por ANDERSON *et al.* (2001). Tarefas individuais, consideradas de baixa complexidade, foram pontuadas com *score* 1. Tarefas de grupo com *score* 2 e tarefas de time e parcionadas, avaliadas como de alta complexidade, receberam *score* 3.

Assim, o nível hierárquico de *P. simillimus* pode ser investigado por meio dos pontos de complexidade atribuídos para a tarefa principal e subtarefas realizadas. Ao se realizar a soma dos pontos de complexidade considerados, pode ser obtido um *score* total (ANDERSON *et al.*, 2001).

## RESULTADOS & DISCUSSÃO

Foram identificados 43 atos comportamentais exibidos por adultos de *P. simillimus*:

- 1- **Permanecer imóvel (PI)**: o indivíduo permanece aparentemente em repouso no ninho.
- 2- **Auto-limpeza (AL)** (= “*autogrooming*”): utiliza o primeiro par de pernas para esfregar as antenas, cabeça e tórax e o terceiro para esfregar as asas e o gáster. Por fim, o animal esfrega uma perna contra a outra e limpa as pernas anteriores com as mandíbulas.
- 3- **Deslocar (D)**: o indivíduo se desloca sobre o ninho ou substrato;

4- **Defecar (Df):** expelir fezes (Figura 3G).

5- **Limpar companheira (LC)** (= “*alograming*”): uma vespa utiliza seu aparelho bucal para efetuar movimentos de limpeza, principalmente nas asas e cabeça de outro indivíduo que se encontra imóvel.

6- **Antenar companheira do ninho (At):** tocar com as antenas partes do corpo de outro indivíduo.

7- **Trofaláxis adulto-larva (T A-L):** após retornar do forrageio com néctar, a vespa alimenta as larvas introduzindo a cabeça em uma ou mais células do ninho (Figura 2I).

8- **Trofaláxis adulto-adulto (T A-A):** após o retorno do forrageio, a vespa transfere o material obtido para outro indivíduo, geralmente de posição hierárquica superior (Figura 2H).

9- **Trofaláxis larva- adulto (T L-A):** transferência de alimento líquido para os adultos.

10- **Forrageio (F):** o indivíduo se encontra fora do ninho, envolvido na atividade de busca de recursos. Este termo foi utilizado quando houve saída da vespa do ninho, ou quando o indivíduo se encontrava ausente no momento da observação.

11- **Retorno com polpa de madeira (RPM):** o animal retorna do forrageio com uma porção de polpa de madeira, que é identificada pela coloração acinzentada.

12- **Transferir polpa de madeira (TPM):** após o retorno ao ninho, a vespa repassa a porção de polpa de madeira para outro indivíduo do ninho.

13- **Procurar local para acrescentar polpa de madeira (APM):** a vespa procura local adequado para acrescentar a polpa no ninho, geralmente na construção ou alongamento de células.

14- **Retorno com presa (RPr):** ao regressar do forrageio, a vespa traz entre suas mandíbulas uma porção de carga protéica, geralmente lagarta (Figura 1I).

15- **Procurar companheira para dividir presa (PPr):** com a presa entre as mandíbulas, a vespa desloca-se no ninho procurando outro (s) indivíduo (s) para transferir parte ou toda carga de presa.

16- **Dividir presa (DP):** quando a vespa transfere toda ou parte da carga de presa adquirida no forrageio para um ou mais indivíduos (Figura 1F, 2G).

17- **Macerar presa (M):** a vespa utiliza o primeiro par de pernas e as mandíbulas para macerar uma porção de presa (Figura 2D, 2E).

18 - **Oferecer Presa Macerada (OM):** após macerado, o alimento é oferecido a um indivíduo imaturo.

- 19- **Retorno com néctar (RN):** ao regressar do forrageio, a vespa retorna ao ninho sem nada visível entre as mandíbulas, efetua trofaláxis com uma ou mais co-específicas (subordinadas e/ou dominantes) ou com larvas.
- 20- **Retorno infrutífero(R):** retorno do forrageio sem nenhuma carga aparente (não transfere e nem deposita material).
- 21- **Construir célula nova (CN):** a vespa adiciona material nas paredes do ninho com intuito de construir uma nova célula.
- 22- **Alongar célula (AC):** o animal acrescenta material de construção nas bordas das células com a finalidade de alongá-la.
- 23- **Reforçar pedúnculo (RP):** ao retornar do forrageio com uma carga de polpa de madeira, a vespa se desloca em direção ao pedúnculo acrescentando material de reforço (Figura 2F).
- 24- **Limpeza de célula (Li):** quando emerge um adulto de uma pupa, a célula é vistoriada e limpa por uma vespa adulta que remove parte da seda que reveste o interior da mesma.
- 25- **Alarme de defesa (AD):** todos os indivíduos, ou a maioria deles, ao perceberem a aproximação de objetos ou mesmo do observador do ninho, tomam uma postura defensiva, suspendendo o primeiro par de pernas e batendo as asas rapidamente (Figura 1E).
- 26- **Alarme contra parasitóides (AP):** movimentos bruscos com o corpo, alternados por batidas rápidas das asas no momento em que a fêmea detecta a presença de algum parasitóide no ninho.
- 27- **Ventilar o ninho (VN):** comportamento observado nas horas mais quentes do dia. As vespas se posicionam em locais estratégicos no ninho, elevando-se nos primeiros pares de pernas e movimentando as asas para a refrigeração (Figura 3H).
- 28- **Vôo de reconhecimento (VR):** comportamento realizado por animais jovens que voam nos arredores do ninho com a finalidade de ganhar habilidade para as atividades de forrageio.
- 29- **Verificar células com as antenas (VA):** as vespas deslocam-se sobre as células do ninho tocando-as com suas as antenas (Figura 2A, 2B).
- 30- **Esfregar o gáster (EG):** o animal se desloca esfregando o gáster na superfície do ninho.
- 31- **Bater o gáster no ninho (BG):** movimento perpendicular ao ninho com leves batidas enquanto se desloca.
- 32- **Vibração lateral do gáster (VG):** balançar lateralmente o gáster em movimentos paralelos ao ninho, como um pêndulo.
- 33- **Regurgitar líquido (RL):** o indivíduo regurgita uma quantidade de substância líquida para fora do ninho (Figura 3I).

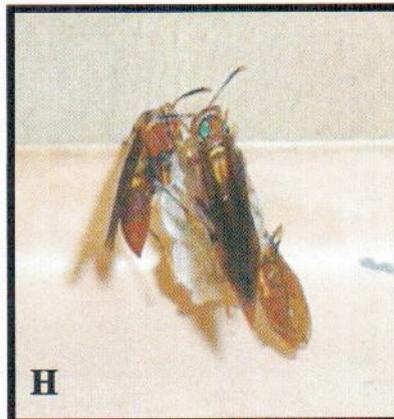
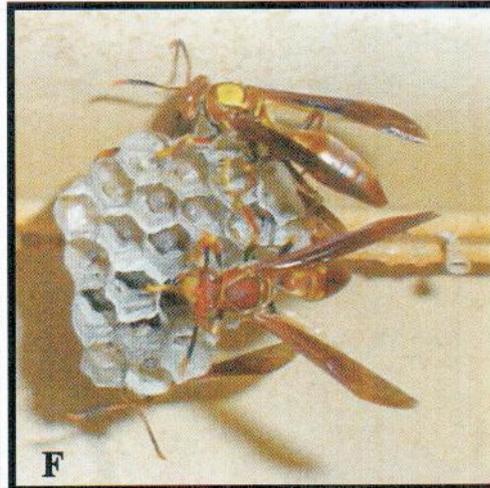
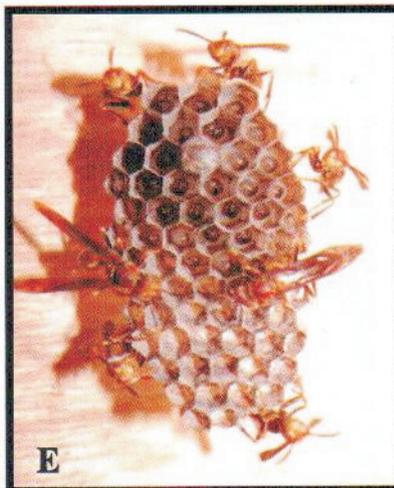
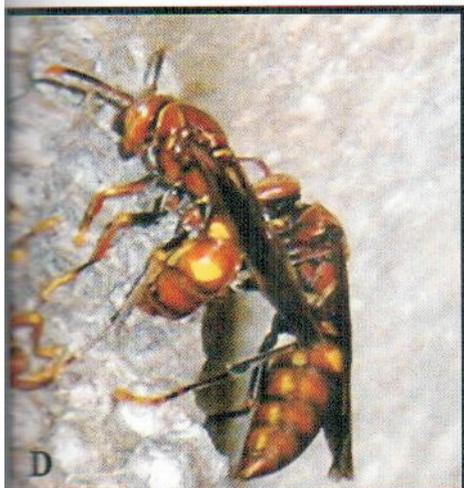
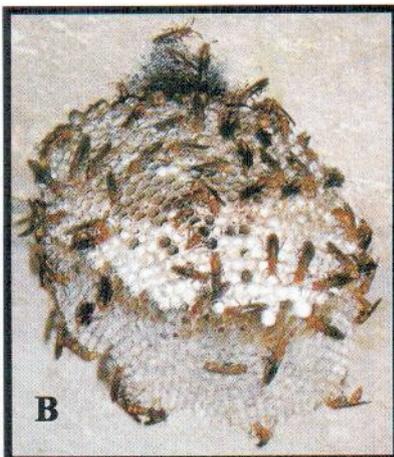
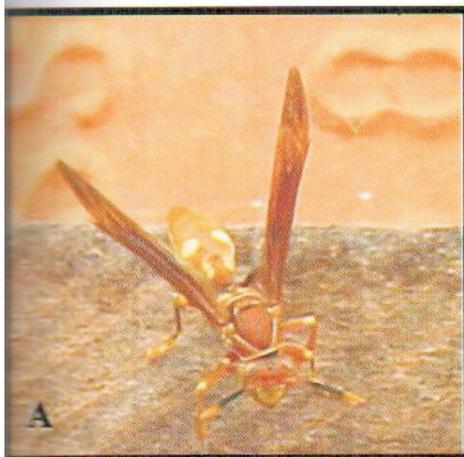
- 34- **Vibrar asas (V)**: comportamento muito comum em jovens que se encontram imóveis no ninho batendo as asas, ato provavelmente relacionado com o ganho de habilidade para o vôo (Figura 3J).
- 35- **Ovipositar (Ov)**: a fêmea inspeciona uma célula vazia, recém construída ou desocupada, e na seqüência introduz o gáster em seu interior para realizar a postura de um ovo (Figura 1D).
- 36- **Dominar fisicamente (DF)**: a vespa assume uma postura dominante, imobilizando e subjugando uma companheira de ninho (Figura 2J).
- 37- **Avançar na companheira de ninho (Av)**: a vespa se move no sentido de uma companheira do ninho, sem chegar a tocá-la.
- 38- **Esquiva (E)**: o indivíduo desvia de uma postura agressiva dirigida por uma companheira.
- 39- **Oofagia (O)**: quando a vespa se alimenta de um ovo contido em uma célula do ninho.
- 40- **Larvifagia (L)**: quando a vespa se alimenta de uma larva do ninho.
- 41- **Pupofagia (P)**: quando a vespa se alimenta de uma pupa do ninho.
- 42- **Tentar copular (TC)**: o macho se aproxima da fêmea cortejando-a, tocando o tórax, a cabeça e o dorso com suas antenas.
- 43- **Copular (C)**: após o cortejo de uma fêmea, o macho sobe aos poucos em seu dorso alcançando o órgão genital e realiza a cópula.

O número de atos comportamentais descritos neste trabalho foi superior aos registrados para outras espécies do gênero *Polistes*: KASUYA (1983) descreveu 36 categorias comportamentais para *P. ch. antennalis*; POST *et al.* (1988), citaram 37 atos para *P. f. variatus*; GIANNOTTI & MACHADO (1999) relataram 28 categorias para *P. lanio*; SINZATO & PREZOTO (2000) catalogaram 19 atos comportamentais para colônias de *P. versicolor*, em pré-emergência; ZARA & BALESTIERI (2000) descreveram 18 categorias comportamentais para colônias de *P. versicolor*, em pós-emergência; TANNURE- NASCIMENTO (2002) catalogou 27 atos para *P. satan*.

Neste estudo foram descritos três comportamentos (pupofagia, defecar e esquivar), que não possuem relatos na literatura. Contudo, os comportamentos de forragear água, destruir célula e limpar área próximo ao ninho, que já foram descritos para outras espécies de *Polistes* (GIANNOTTI & MACHADO, 1999; SINZATO & PREZOTO, 2000; ZARA & BALESTIERI, 2000; SINZATO, 2002), não foram observados nesta etapa do trabalho.

**Figura 1: Vespa *Polistes simillimus***

**A=** Vespa *P.simillimus*; **B=** Ninho de *P.simillimus* em fase de pós-emergência: frente do ninho; **C=** Ninho de *P.simillimus* em fase de pós-emergência: atrás do ninho; **D=** Ato comportamental: ovipositar; **E=** Ato comportamental: Alarme de defesa; **F=** Ninho de *P.simillimus* em fase de pré-emergência: dominante posiciona-se na frente do ninho e subordinada na lateral do ninho; **G=** Filmadora posicionada em campo; **H=** Marcação; **I=** Ato comportamental: Macerar presa.



**Figura 2: Vespa *Polistes simillimus***

**A e B** = Verificar células com as antenas; **C**= Posição dos indivíduos no ninho(frente e lateral) **D**= Ato comportamental: Macerar presa; **E**= Ato comportamental: Dividir presa; **F**= Ato comportamental: Reforçar pedúnculo; **G**= Ato comportamental: Dividir presa (interação entre três indivíduos); **H**= Ato comportamental: Trofaláxis adulto-adulto; **I**= Ato comportamental: Trofaláxis larva-adulto; **J**= Interação de dominância; **K**= Ato comportamental: Verificar células com as antenas ; **L**= Ato comportamental: Dominar fisicamente.



**Figura 3: Vespa *Polistes simillimus***

**A** = Verificar células com as antenas; **B**= Alarme contra parasitóides; **C**= Posição da fêmea dominante (marcação com tinta branca) na frente do ninho em pré-emergência; **D**= Posição dos indivíduos marcados em ninho pré-emergência (frente, lateral e fora do ninho); **E**= Ato comportamental: Verificar células com as antenas; **F**= Ato comportamental: Dividir presa; **G**= Ato comportamental: Defecar; **H**= Ato comportamental: Ventilar o ninho; **I**= Ato comportamental: Regurgitar líquido; **J**= Vibrar asas.



A explicação para a diferença entre o número de atos comportamentais observados neste estudo em comparação com a literatura se deve ao fato de alguns autores descreverem vários atos comportamentais como uma única categoria, isso acaba por reduzir o número de atos registrados, por outro lado, outros autores são mais detalhistas em suas descrições, o que reflete um maior número de atos descritos no etograma.

Outro aspecto que deve ser levado em consideração em estudos comportamentais é o número de horas de registros utilizadas para a elaboração do etograma. Não existem informações claras na literatura no que se refere ao número mínimo de horas necessárias para a realização de estudos comportamentais. Nesse sentido a aplicação do teste do valor de cobertura da amostra ("sample coverage") como proposto por FANGEN & GOLDMAN (1977) e LEHNER (1996) parece fornecer uma boa avaliação do esforço amostral empregado. De acordo com este teste, quanto mais  $\theta$  se aproxima de 1,0 melhor a cobertura da amostra e maior a abrangência dos comportamentos da espécie estudada. Assim, a probabilidade de que o próximo ato comportamental amostrado seja um novo comportamento é relativamente baixa. O estudo é considerado completo quando  $\theta$  varia entre 0,90 e 0,99. O valor de cobertura da amostra encontrado para o presente estudo foi de 0,9544, isso significa que o esforço amostral empregado foi suficiente para o objetivo de elaboração do etograma básico da espécie na fase de pós-emergência.

A maioria dos comportamentos (n= 25 atos) registrados para *P. simillimus* foi observada com frequência na maior parte das sessões (Tabela 1), contudo os comportamentos pupofagia (P) e regurgitar líquido (RL) foram registrados uma única vez (Tabela 1).

O etograma de *P. simillimus* pode ser subdividido em sete categorias comportamentais (que também podem ser denominadas de tarefas), a saber: Atividades individuais (n= 5 atos comportamentais); Atividades sociais (n= 2); Atividades relacionadas à alimentação (n= 10); Atividades relacionadas ao ninho (n= 14); Atividades relacionadas à dominância (n= 7); Atividades relacionadas à reprodução (n= 2); Inatividade (n= 1) (Tabela 2).

Dois atos comportamentais, retorno infrutífero (R) e tentar copular (TC), equivalentes a 4,65% do etograma de *P. simillimus*, não foram considerados como subtarefas, por não contribuírem potencialmente para o sucesso da colônia.

**Tabela 1:** Registro parcial dos atos comportamentais exibidos por vespas adultas de *Polistes simillimus* durante as 19 sessões de observações (de A até S), com 95 minutos de duração cada, totalizando 37 horas de registros.

Atos	Sessões de Observações																		%	
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R		S
PI	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	100,00
AL	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	100,00
D	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	100,00
Df	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	10,53
LC	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	100,00
At	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	100,00
T A-L	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	100,00
T A-A	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	100,00
T L-A	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	100,00
F	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	100,00
RPM	-	+	+	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+	-	-	+	+	+	+	73,68
TPM	-	-	+	+	-	-	-	+	+	-	+	+	+	-	-	-	+	+	+	52,63
APM	-	-	+	+	-	-	-	+	+	-	-	+	+	-	-	-	+	+	-	42,11
RPr	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+	-	-	-	+	+	+	-	+	+	68,42
PPr	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+	-	-	-	+	+	+	-	+	+	68,42
DP	-	-	+	+	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	+	+	-	+	+	47,37
M	-	-	+	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	+	+	36,84
OM	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	31,58
RN	-	+	+	+	+	-	+	+	-	+	-	-	+	+	-	+	+	+	+	68,42
R	+	+	+	-	-	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+	78,95
CN	-	-	+	+	-	-	-	+	+	-	-	+	+	-	-	-	+	+	-	42,11
AC	-	-	+	+	-	-	-	+	+	-	-	+	+	-	-	-	+	+	-	42,11
RP	-	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	26,32
Li	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	31,58
AD	+	+	+	-	+	-	+	-	-	-	+	-	-	+	+	-	+	-	+	52,63
AP	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	21,05
VN	-	-	+	+	-	+	+	-	+	+	+	-	+	+	+	-	+	+	+	68,42
VR	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-	26,32
VA	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	100,00
EG	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	100,00
BG	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-	+	+	+	84,21
VG	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-	+	+	+	84,21
RL	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5,26
V	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	100,00
Ov	-	-	-	+	-	+	+	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-	-	31,58
DF	-	+	+	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+	-	+	+	-	+	73,68
Av	-	+	+	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+	-	+	+	-	+	73,68
E	-	+	+	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+	-	+	+	-	+	73,68
O	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-	26,32
L	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	15,79
P	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	5,26
TC	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	21,05
C	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	15,79

+ = observação do comportamento durante a sessão e - = ausência.

**Tabela 2:** Classificação do repertório comportamental exibido por vespas adultas de *Polistes simillimus* em tarefas (= categorias) e subtarefas (= atos comportamentais).

TAREFAS	SUBTAREFAS
Atividades individuais:	auto-limpeza, defecar, deslocar, vibrar asas, vôo de reconhecimento;
Atividades sociais:	limpar companheira, antenar companheira;
Atividades relacionadas à alimentação:	forrageio, retorno com presa, procurar companheira para dividir presa, retorno com néctar, dividir presa, trofaláxis adulto-larva, trofaláxis adulto-adulto, trofaláxis larva-adulto, macerar presa, oferecer presa macerada;
Atividades relacionadas ao ninho:	retorno com polpa de madeira, transferir polpa de madeira, construir célula nova, alongar célula, reforçar pedúnculo, limpeza de célula, ventilar o ninho, regurgitar líquido, acrescentar polpa de madeira, alarme de defesa, alarme contra parasitóides, verificar células com as antenas, larvifagia, pupofagia;
Atividades relacionadas à dominância:	esfregar gáster, esquiva, oofagia, vibração lateral do gáster, dominar fisicamente, bater gáster no ninho, avançar na companheira de ninho;
Atividades relacionadas à reprodução:	ovipositar, copular;
Inatividade:	permanecer imóvel.

Os atos comportamentais presentes no etograma básico de *P. simillimus*, foram analisados e classificados de acordo com as definições de tarefa e subtarefa propostas por ANDERSON & FRANKS (2001), ANDERSON *et al.* (2001) e ANDERSON & MCSHEA (2001) na qual tarefa é um item da divisão de trabalho e subtarefa é um conjunto de comportamentos necessários para completar uma tarefa. Foram realizadas as seguintes classificações:

- **INDIVIDUAL** (n=20 atos): auto-limpeza, procurar companheira para dividir presa, antenar companheira, bater gáster no ninho, defecar, deslocar, esfregar gáster, esquiva, oofagia, ovipositar, acrescentar polpa de madeira, permanecer imóvel, pupofagia, larvifagia, regurgitar líquido, vibrar asas, vibração lateral do gáster, vôo de reconhecimento, dominar fisicamente, avançar na companheira de ninho;

- **GRUPO** (n=12): retorno com presa, retorno com polpa de madeira, retorno com néctar, macerar presa, construir célula nova, alongar célula, reforçar pedúnculo, limpeza de célula, alarme de defesa, alarme contra parasitóides, ventilar o ninho, verificar células com as antenas;

- **TIME** (n=3): forrageio, copular, limpar companheira;

- **PARCIONADA** (n=6): dividir presa, transferir polpa de madeira, trofaláxis adulto-larva, trofaláxis adulto-adulto, trofaláxis larva- adulto, oferecer presa macerada.

Atribuindo os respectivos pontos de complexidade, obteve-se um *score* total de 71 pontos para o etograma básico apresentado por *P. simillimus* (Tabela 3).

**Tabela 3:** Classificação dos atos comportamentais (= subtarefas) exibidos por vespas adultas de *Polistes simillimus* em categorias (tarefas).

Tarefas	Número de atos	Score	Pontos
Individual	20	x 1	20
Grupo	12	x 2	24
Time	3	x 3	9
Parcionada	6	x 3	18
TOTAL	43	-	71

Pelos resultados apresentados na classificação dos comportamentos de *P. simillimus* em tarefas e subtarefas (Tabela 3), foi possível se verificar que as tarefas individuais tiveram uma maior porcentagem (**46,52%**) em comparação com as demais: grupo (**27,90%**), parcionada (**13,95%**) e time (**6,98%**), sugerindo que a espécie estudada apresenta uma baixa complexidade na divisão e organização de trabalho, já que possui menor número de tarefas que exigem grande coordenação e cooperação de parte ou todo o grupo.

Segundo SANTOS *et al.* (2003) a confecção de um repertório comportamental (= etograma) é uma ferramenta simples, eficiente e de grande valia para o conhecimento de uma determinada espécie.

Desta forma, o conhecimento dos atos comportamentais presentes no etograma de *P. simillimus* irá permitir o aprofundamento de futuros estudos que visem compreender aspectos ligados a dinâmica da divisão de trabalho e da organização social desta espécie.

### **REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFIAS**

ALTMANN, J. 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. **Behaviour**, **49**: 223-265.

ANDERSON, C. & N.R. FRANKS. 2001. Teams in animal societies. **Behavioural Ecology**, **12**: 534-540.

ANDERSON, C. & D. W. MCSHEA. 2001. Individual *versus* social complexity, with particular reference to ant colonies. **Biological Review**, **76**: 211-237.

ANDERSON, C.; N.R. FRANKS & D. W. MACSHEA. 2001. The complexity and hierarchical structure of tasks in insect societies. **Animal Behaviour**, **62**: 643-651.

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

CARPENTER, J.M. & O.M. MARQUES. 2001. **Contribuição ao estudo dos Vespídeos do Brasil (Insecta, Hymenoptera, Vespoidea, Vespidae)**. Cruz das Almas – BA, Brasil.

Universidade Federal da Bahia, Escola de Agronomia, Departamento de Fitotecnia / Mestrado em Ciências Agrárias: Série Publicações Digitais, 2. CD ROM.

EVANS, H.E. 1958. The evolution of social wasps. *In: Internacional Congress of Entomology*, **10**. Proceedings 10<sup>th</sup> Int. Congr. Ent. 2: 449-457.

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

FANGEN, R.M. & R.N. GOLDMAN. 1977. Behavioural catalogue analysis methods. **Animal Behaviour**, **25**: 261-274.

GIANNOTTI, E. & V.L.L. MACHADO. 1999. Behaviour castes in the primitively eusocial wasp *Polistes lanio* (Hymenoptera, Vespidae). **Rev. Bra. Ent.**, **43** (3/4): 185-190.

JEANNE, R.L. 1972. Social biology of the neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. **Bull. Mus. Comp. Zool.**, **144**(3): 63-150.

KASUYA, E. 1983. Behavioral ecology of Japanese paper wasps, *Polistes ssp.* IV. Comparison of ethograms between queens and workers of *P. chinensis antennalis* in the ergonomic stage. **J. Ethol.**, **1**: 34-45.

LEHNER, P.N. 1996. **Handbook of etological methods**. 2<sup>nd</sup> ed. Cambridge University Press. 672p.

POST, D.C.; R.L. JEANNE & E.H. ERICKSON JR. 1988. Variation in behaviour of the primitively social wasp *Polistes fuscatus variatus*. *In: Interindividual behaviour variability in social insects*. R.L. Jeanne (ed). Boulder, Colorado. Westview Press. 1988.p. 283-321

PREZOTO, F. 2001. **Estudos biológicos e etológicos de *Polistes simillimus* Zikan, 1951**. Rio Claro, Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", 112 p.

REEVE, H.K. 1991. *Polistes*. In: ROSS, K.G., MATTHEWS, R.W. (Ed.), **The social biology of wasps**. New York, Comstock/Cornell University Press: 99-148.

RICHARDS, O.W. 1978. **The social wasps of the Americas excluding the Vespidae**. London: British Museum (Natural History). 580p.

SINZATO, D.M.S. 2002. **Comportamento de *Polistes (Aphanilopterus) ferreri* Saussure, 1853 (Hymenoptera: Vespidae) durante o desenvolvimento do ciclo biológico da colônia**. Juiz de Fora. 2002. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas). Instituto de Ciências Biológicas, UFJF. 75p.

SINZATO, D.M.S. & F. PREZOTO. 2000. Aspectos comportamentais de fêmeas dominantes e subordinadas de *Polistes versicolor* Olivier, 1791 (Hymenoptera:Vespidae) em colônias na fase de fundação. **Revta. Etologia**, **2** (2): 121-127.

SINZATO, D.M.S., F. PREZOTO & K. DELCLARO. 2003. The role of males in a neotropical paper wasp *Polistes ferreri* Saussure, 1853 (Hymenoptera,Vespidae, Polistinae). **Rev. bras. Zociências**, **5**(1): 89-100.

TANNURE-NASCIMENTO, I.C. 2002. **Organização social e aspectos relacionados em colônias polidomicas de *Polistes (Aphanilopterus) satan* Bequaert, 1940 (Hymenoptera, Vespidae, Polistanae)**. Ribeirão Preto, Dissertação (Mestrado em Ciências) Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, 84p.

ZARA, F.J. & J.B.P. BALESTIERI. 2000. Behavioral catalogue of *Polistes versicolor* Olivier (Vespidae: Polistinae) post-emergent colonies. **Naturalia**, **25**: 301-319.

WEST-EBERHARD, M.J. 1969. The social biology of *Polistine* wasps. **Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.** **140**: 1-101.

WILSON, E.O. 1971. **The insect societies**. Cambridge: The Belknap, 548p.

WILSON, E.O. 1975. **Sociobiology: the new synthesis**. Cambridge: The Belknap, 697p.

## Capítulo II

### HIERARQUIA DE DOMINÂNCIA, POSIÇÃO NO NINHO E COMPORTAMENTOS DE FEMÊAS DOMINANTES E SUBORDINADAS DA VESPA SOCIAL *POLISTES SIMILLIMUS* ZIKÁN, 1951 (HYMENOPTERA, VESPIDAE)

#### RESUMO

As vespas sociais do gênero *Polistes*, apresentam pouca diferenciação morfo-fisiológicas de castas. A distinção entre fêmeas dominantes e subordinadas em uma colônia baseia-se, na maior parte das vezes, por interações entre os adultos. Desta forma, o estudo teve por objetivo aprofundar a compreensão da organização social em colônias de *Polistes simillimus*, a hierarquia de dominância, a posição e o etograma das fêmeas dominantes e subordinadas. Foram realizadas 40 horas de registros comportamentais em colônias na fase de pré-emergência. Os dados sugerem uma possível correlação entre o número de indivíduos no ninho e a quantidade de interações de dominância. A hierarquia de dominância se manifesta em uma estrutura do tipo linear, onde a primeira fêmea do *rank* é responsável pela maior parte das interações de dominância. A fêmea dominante foi registrada na maior parte do tempo na frente do favo, enquanto que as subordinadas permaneceram mais tempo fora da colônia. Os atos comportamentais diretamente ligados a atividades de dominância e subordinação demonstraram-se diferentes significativamente entre fêmeas dominantes e subordinadas. Os resultados encontrados nesse estudo revelam que organização social de *P. simillimus*, durante a fase de pré-emergência, se assemelha muito a estrutura social apresentada pelas demais espécies de *Polistes* estudadas.

**Palavras chave:** etograma, comportamento, *rank*, castas.

#### INTRODUÇÃO

As vespas do gênero *Polistes* apresentam um alto número de conflitos entre os membros da colônia (PARDI, 1948; REEVE, 1991; WEST-EBERHARD, 1986), o que resulta na definição de uma hierarquia linear, caracterizada pela ausência de castas morfológicas (EICKWORT, 1969; STRASSMANN & MEYER, 1983). Desta forma, os representantes deste gênero são uma excelente

fonte de estudos na busca da compreensão sociobiológica das interações de dominância e subordinação (TURILLAZZI & WEST-EBERHARD, 1996).

Em geral, a distinção de castas em *Polistes* é apenas comportamental, pois na maioria das espécies do gênero as fêmeas dominantes diferem pouco em morfologia das subordinadas (PARDI & CAVALCANTI, 1951; DELEURANCE, 1948; SPRADBERY, 1973; JEANNE, 1980; THERAULAZ *et al.*, 1991; CARNEIRO, 1991).

Porém, alguns estudos (SULLIVAN & STRASSMANN, 1984; DANL, 1994; O' DONNELL, 1998) demonstram que as fêmeas que ocupam as posições mais elevadas do *rank*, tendem a apresentar um maior tamanho do gáster.

Dentre os atos comportamentais exibidos pelas vespas, aqueles relacionados, principalmente, a agressão entre fêmeas dominantes (rainhas) e subordinadas (operárias) dentro da colônia, culminam no estabelecimento da posição na hierarquia de dominância (PARDI, 1948; PARDI & CAVALCANTI, 1951; RICHARDS, 1971; JEANNE, 1972; SPRADBERY, 1973; REEVE, 1991; JEANNE, 1991; NODA *et al.*, 2001; PREZOTO *et al.*, 2004; OLIVEIRA, 2005).

De uma maneira geral, a posição hierárquica em uma colônia de vespas do gênero *Polistes*, pode ser definida através da oofagia diferencial (= quando a fêmea dominante ingere os ovos das fêmeas subordinadas reconhecidos pelo odor específico) e pelas diferenças no desenvolvimento ovariano entre indivíduos dominantes e subordinados (PARDI, 1948; WEST-EBERHARD, 1969; TURILLAZZI, 1980; RICHARDS, 1971; JEANNE, 1972; SPRADBERY, 1973; STRASSMANN, 1981; RÖSELER, 1991; GERVET *et al.*, 1964).

A fêmea dominante é a principal poedeira de ovos e o comportamento de dominância é exibido principalmente em direção à fêmea imediatamente abaixo na ordem social e raramente em direção às fêmeas em posições inferiores na hierarquia (RICHARDS, 1971; SPRADBERY, 1973; NODA *et al.*, 2001; PREZOTO *et al.*, 2004; OLIVEIRA, 2005).

Após a determinação da fêmea dominante, as demais fundadoras associadas passam a agir como operárias ou abandonam a colônia (PARDI, 1948, PARDI & CAVALCANTI, 1951; GERVET *et al.*, 1964; WEST-EBERHARD, 1967, 1969; SPRADBERY, 1973; GOBBI, 1977).

A compreensão da manutenção do controle hierárquico por parte das vespas dominantes (=rainhas) sobre um grande número de subordinadas (=operárias), levanta uma série de questões que podem ser respondidas através de um estudo etológico detalhado.

As estruturas física e populacional apresentadas por *P. simillimus* representam um desafio no que diz respeito à compreensão da organização social e hierarquia linear na colônia. Assim, o

estudo das interações de dominância entre os indivíduos na referida espécie, poderá auxiliar no entendimento da sua organização social e hierárquica.

Desta forma, o objetivo deste estudo foi ampliar os conhecimentos sobre a determinação do *rank* hierárquico, bem como dos comportamentos básicos, apresentados por fêmeas dominantes e subordinadas de *P. simillimus* e, suas respectivas posições no ninho.

## MATERIAL E MÉTODOS

Este estudo ocorreu no período de setembro a dezembro de 2005 no Bairro de São Pedro, município de Juiz de Fora (21°46'S, 43°21'W, altitude média de 678m), Minas Gerais, sudeste do Brasil, região caracterizada por clima tropical de altitude.

Foram feitas observações em quatro colônias da *Polistes simillimus*, em estágio de pré-emergência (= terminologia proposta por JEANNE, 1972) (FIGURA 1F e 1H) . As colônias receberam uma numeração (D4, D5, D6 e D7). Os registros comportamentais foram feitos no horário compreendido entre 9 e 16 horas, por meio de uma filmadora digital, para posterior análise no Laboratório de Ecologia Comportamental no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da UFJF, com auxílio de televisor e videocassete, totalizando-se 40 horas de registros (Tabela 4).

**Tabela 4.** Colônias de *Polistes simillimus* em pré-emergência, estudadas em Juiz de Fora, MG: tempo de observação (horas), nº de indivíduos e estágio de desenvolvimento das colônias.

Colônias	Datas	Tempo de Observações (h)	Nº de Indivíduos
D4	Setembro de 2005	10	2
D5	Outubro de 2005	10	14
D6	Novembro de 2005	10	11
D7	Dezembro de 2005	10	7

Todos os adultos foram marcados individualmente de acordo com a metodologia proposta por SINZATO (2002), a fim de facilitar o registro das informações comportamentais (Figura 1H).

Para determinação do *rank* hierárquico utilizou-se a terminologia proposta por GIANNOTTI (1992) na qual:

. **Fêmea Dominante:** é a principal fêmea poedeira da colônia. Evitou-se o termo “rainha”, uma vez que para o gênero *Polistes*, cada fêmea é uma rainha em potencial, tendo condições de desenvolvimento ovariano (GOBBI, 1977).

. **Fêmea Subordinada:** é toda fêmea subordinada à fêmea dominante. Evitou-se o termo “operária”.

As interações de dominância entre as fêmeas foram quantificadas, tomando-se por base as definições propostas por JEANNE (1972), ITÔ (1985), WEST-EBERHARD (1986), RÖSELER (1991), PREZOTO *et al.* (2004) e OLIVEIRA (2005) como se segue:

. **Trofaláxis:** fêmeas dominantes são mais propensas a receber material das forrageadoras (O'DONNELL, 1998).

. **Aproximação:** a aproximação ou a simples presença da principal ovipositora constitui um sinal agressivo e as demais fêmeas se afastam ou movem-se para o lado oposto do favo.

. **Vibrações laterais:** fêmeas agressivas realizam vibrações audíveis do corpo contra o ninho. Essas vibrações podem provocar comportamento de ataque por parte de fêmeas mais dominantes.

. **Ataques físicos:** fêmeas dominantes sobem sobre o corpo de outras fêmeas e desferem mandibuladas em partes corporais destes indivíduos.

. **Oofagia diferencial:** fêmeas dominantes monopolizam diretamente a reprodução, ingerindo os ovos depositados por fêmeas subordinadas.

Após a determinação do *rank* de hierarquia, elaborou-se um etograma básico dos atos comportamentais exibidos por fêmeas dominantes ( $n= 4$ ) e subordinadas (segunda e terceira fêmeas do *rank*,  $n= 7$ ), através do método *scan* (ALTMANN, 1974) em intervalos regulares de seis minutos, 10 horas em cada colônia, num total de 40 horas de registros em pré-emergência.

Utilizando-se a mesma metodologia descrita acima, foram quantificadas as posições ocupadas pela primeira e segunda fêmeas do *rank* hierárquico, em cada uma das quatro colônias.

#### Análises Estatísticas:

Para se avaliar a normalidade dos dados foi empregado o teste de Kolmogorog-Smirnov. Já para a análise de significância entre os comportamentos apresentados pelas fêmeas dominantes

e subordinadas, bem como para a análise das posições ocupadas pelas fêmeas, aplicou-se o teste de Man-Whitney, para análise de duas variáveis independentes. O teste de correlação de Spearman foi utilizado para se analisar a existência de uma correlação entre o número de indivíduos na colônia e o número de atos comportamentais registrados. Todas as análises citadas foram realizadas utilizando-se o programa Biostat (versão 2.0).

## RESULTADOS & DISCUSSÃO

### HIERARQUIA DE DOMINÂNCIA EM *P. SIMILLIMUS*:

Em todas as colônias estudadas (D4, D5, D6 e D7), a primeira fêmea do *rank* exibiu a maioria dos comportamentos de dominância registrados, comparado com a segunda (Tabela 5).

**Tabela 5.** Número total de interações de dominância registradas para quatro colônias de *Polistes simillimus* em pré-emergência, estudadas em Juiz de Fora, MG, com as respectivas porcentagens de interações exibidas pelas fêmeas da primeira e segunda posição do *rank* de cada colônia.

COLÔNIAS	NÚMERO TOTAL DE INTERAÇÕES DE DOMINÂNCIA REGISTRADO	NÚMERO DE INTERAÇÕES E PORCENTAGEM PARA:	
		PRIMEIRA DO RANK	SEGUNDA DO RANK
D4	12	10; 83,4%	2; 16,6%
D5	185	48; 25,9%	38; 20,5%
D6	61	27; 44,2%	15; 24,5%
D7	87	19; 21,8%	16; 18,3%

De uma maneira geral observa-se uma redução na exibição de comportamentos de dominância em colônias de *P. simillimus* em pré-emergência, à medida que decresce a posição no *rank* hierárquico, demonstrando que quanto mais inferior a posição da fêmea no *rank*, menor o número de comportamentos agressivos exibidos (Tabelas 6, 7, 8 e 9).

Isso corrobora com estudos feitos por alguns autores como NODA *et al.* (2001) com a espécie de vespa *Mischocyttarus cerberus* Richards (1940), PREZOTO *et al.* (2004) com

*Mischocyttarus cassununga* Richards (1940), OLIVEIRA (2005) com *P. versicolor*, nos quais foi observado que o comportamento de dominância é exibido principalmente em direção à fêmea logo abaixo na ordem social e raramente em direção às fêmeas em posições inferiores na hierarquia.

Na colônia D5 (Tabela 7), os indivíduos das posições 5 e 7 no *rank*, exibiram menos interações de dominância do que as fêmeas 6 e 8. No entanto, a fêmea 5 dirigiu 50% dos seus comportamentos para a fêmea da posição 6. Já a fêmea 7, exibiu 60% de suas interações sobre indivíduos de posições mais elevadas que a sua no *rank*.

Para as quatro colônias de *P. simillimus* estudadas em fase de pré-emergência, foram registrados um total de 345 interações de dominância. Dividindo o número total de atos relacionados com interações de dominância pelo total de horas de observações conduzidas (n=40h), atingiu-se um índice de 8,62 interações de dominância/hora. Aplicando-se o mesmo procedimento para o trabalho de OLIVEIRA (2005) que também estudou o *rank* hierárquico em três colônias de *P. versicolor* em pré-emergência, num total de 51 h com o registro de 172 interações, obtêm-se o índice de 3,37 interações de dominância/hora. A comparação entre esses índices revela que *P. simillimus* exibe mais interações de dominância do que *P. versicolor*, durante a fase de pré-emergência.

Quando comparado os índices obtidos para a espécie *P. simillimus* com os resultados apresentados por colônias da vespa social *Mischocyttarus cassununga* (PREZOTO *et al.*, 2004) em fase de pré-emergência (total de 539 atos exibidos em 36 horas de registros) observa-se um índice de 14,9, superior ao exibido por *P. simillimus*.

Não foi possível a aplicação do teste de Correlação de Spearman, para verificar a possível correlação entre número total de vespas adultas na colônia e o número de interações de dominância registrados. Isso se deve provavelmente a amplitude dos dados obtidos. Porém o gráfico de dispersão (Figura 4), demonstra claramente a tendência para correlação entre esses conjuntos de dados, ou seja, quanto maior o número de vespas de *P. simillimus* em uma colônia em fase de pré-emergência maior será a quantidade de interações de dominância exibidas.

**Tabela 6:** Número de interações de dominâncias (colunas) e subordinações (linhas), observadas entre os dois indivíduos da colônia D4 de *Polistes simillimus*, em estágio de pré-emergência, num total de 10h de registros.

D o m i n â n c i a	Subordinação			
	Rank	1	2	Total
1	-	10	10	
2	2	-	2	
Total	2	10	12	

**Tabela 7:** Número de interações de dominâncias (colunas) e subordinações (linhas), observadas entre os quatorze indivíduos da colônia D5 de *Polistes simillimus*, em estágio de pré-emergência, num total de 10h de registros.

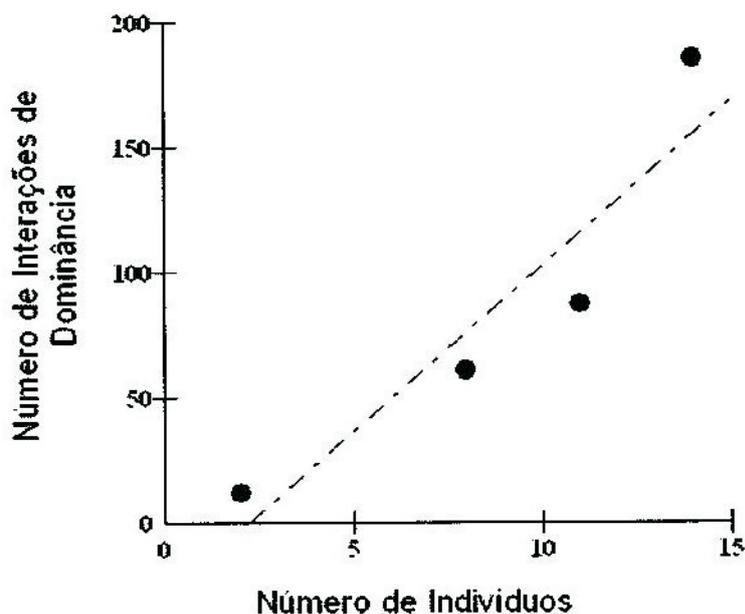
D o m i n â n c i a	Subordinação														Total
	Rank	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
1	-	6	8	4	0	5	3	5	0	0	6	7	3	1	48
2	0	-	4	5	0	3	5	6	3	5	2	5	0	0	38
3	0	3	-	0	0	6	4	6	0	2	3	8	0	0	32
4	0	0	0	-	0	4	3	6	0	0	0	4	3	0	20
5	0	0	0	0	-	3	1	1	0	0	0	0	0	1	6
6	0	0	0	0	0	-	3	3	0	0	3	0	0	1	10
7	0	1	0	1	0	1	-	0	1	0	0	1	0	0	5
8	0	4	0	1	0	0	1	-	1	0	0	0	0	0	7
9	0	0	0	0	0	0	4	3	-	0	0	0	0	0	7
10	0	0	0	0	0	3	1	1	0	-	0	0	0	1	6
11	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	-	0	0	0	3
12	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	-	1	0	2
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	-	0	1
14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0
Total	0	14	13	11	0	26	24	32	5	7	14	26	8	4	185

**Tabela 8:** Número de interações de dominâncias (colunas) e subordinações (linhas), observadas entre os oito indivíduos da colônia D6 de *Polistes simillimus*, em estágio de pré-emergência, num total de 10h de registros.

		Subordinação									
		Rank	1	2	3	4	5	6	7	8	Total
D o m i n a n c i a	1	-	4	7	5	0	4	3	4	27	
	2	1	-	2	4	0	3	0	5	15	
	3	0	0	-	3	2	1	0	2	8	
	4	0	0	0	-	0	1	1	2	4	
	5	0	0	0	0	-	0	0	3	3	
	6	0	0	0	0	0	-	0	2	2	
	7	0	0	0	1	0	0	-	0	1	
	8	0	0	0	0	1	0	0	-	1	
<b>Total</b>		1	4	9	13	3	9	4	18	61	

**Tabela 9:** Número de interações de dominâncias (colunas) e subordinações (linhas), observadas entre os onze indivíduos da colônia D7 de *Polistes simillimus*, em estágio de pré-emergência, num total de 10h de registros.

		Subordinação												
		Rank	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	Total
D o m i n a n c i a	1	-	2	1	2	2	1	4	1	1	2	3	19	
	2	0	-	2	1	1	1	3	1	4	1	2	16	
	3	0	0	-	1	1	2	0	1	2	1	2	10	
	4	0	0	1	-	0	1	3	1	1	2	0	9	
	5	0	0	1	0	-	0	3	0	2	2	1	9	
	6	0	0	0	0	0	-	1	1	1	3	2	8	
	7	0	0	1	1	0	0	-	0	1	2	2	7	
	8	0	0	0	0	0	1	0	-	0	1	1	3	
	9	0	0	0	0	0	0	1	0	-	1	1	3	
	10	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-	1	2	
	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	-	1	
<b>Total</b>		0	2	6	5	4	6	15	6	12	16	15	87	



**Figura 04:** Relação entre o número de interações de dominância apresentadas por quatro colônias de *Polistes simillimus* em fase de pré-emergência e o número total de indivíduos adultos de cada colônia.

OLIVEIRA (2005) aplicando o teste de correlação de Spearman em estudo com *P. versicolor*, demonstrou a existência de uma correlação positiva ( $r= 0,9429$ ,  $p= 0,0167$ ) entre o número total de indivíduos da colônia e número total de interações de dominância registradas. O que sugere que à medida em que a população aumenta, também aumentam as frequências de interações de dominância em na espécie, fato semelhante ao observado para *P. simillimus* nesse estudo.

#### POSIÇÃO DE FÊMEAS DOMINANTES E SUBORDINADAS DE *P. SIMILLIMUS* NO NINHO:

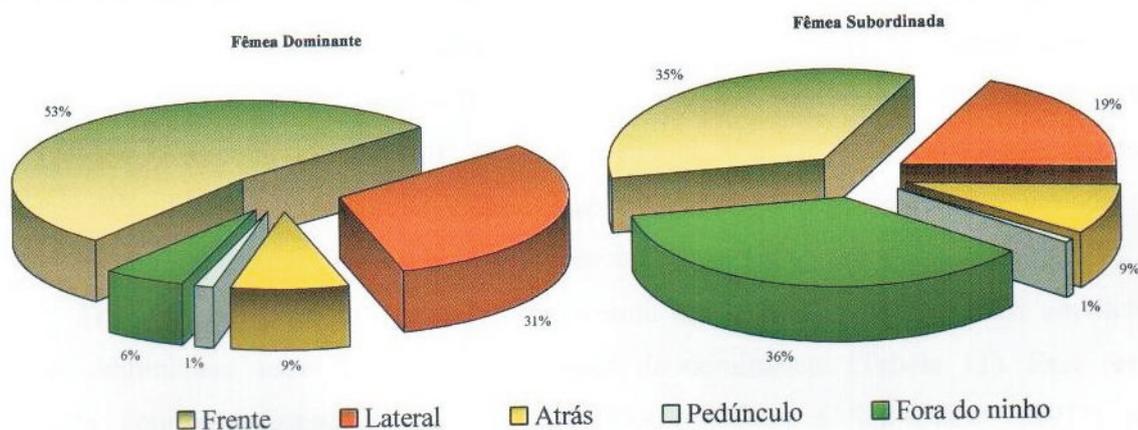
As fêmeas dominantes de *P. simillimus* foram registradas na maior parte das observações ocupando a frente e lateral do ninho (53 e 31%, respectivamente) (Tabela 10 e figura 05). A maior permanência das dominantes na frente do favo já foi relatada por GIANNOTTI (1992) em *P. lanio* e SINZATO (2002) para *P. ferreri*. Já as subordinadas apresentaram-se na maior parte do tempo no exterior e na frente do favo (36 e 35%, respectivamente) (Tabela 10 e figura 05).

Estes resultados concordam com as descrições feitas por RICHARDS (1971) e SPRADBERY (1973), sobre o posicionamento de fêmea dominante e subordinada.

**Tabela 10.** Média, desvio padrão e amplitude, do número de registros para a posição ocupada por fêmeas dominantes (n= 4) e subordinadas (n= 4) em quatro colônias de *Polistes simillimus* em fase de pré-emergência, em Juiz de Fora, MG.

Posição no Rank Hierárquico	Posição ocupada pelas fêmeas no ninho				
	Média $\pm$ Desvio Padrão (amplitude)				
	Frente	lateral	Atrás	Pedúnculo	Exterior
1ª (dominante)	<b>54,25 <math>\pm</math> 4,21</b> (48 – 59) <sup>a</sup>	31,75 $\pm$ 5,40 (25 – 40)	8,75 $\pm$ 5,49 (0 – 15)	1,25 $\pm$ 1,09 (0 – 3)	6,0 $\pm$ 3,94 (2 – 12)
2ª (subordinada)	35,5 $\pm$ 8,08 (28 – 49) <sup>a</sup>	19,25 $\pm$ 8,01 (9 – 31)	9,25 $\pm$ 12,09 (1 – 30)	0,75 $\pm$ 0,83 (0 – 2)	37,25 $\pm$ 19,82 (6 – 61)

Células com letras iguais diferem significativamente entre si (Teste de Mann Whitney)



**Figura 5:** Percentual das posições ocupadas por fêmeas Dominantes e Subordinadas em quatro colônias de *Polistes simillimus* em fase de pré-emergência.

O fato das fêmeas subordinadas passarem a maior parte do tempo fora do ninho (36 % dos registros, Figura 05), se deve provavelmente a execução de atividades ligadas ao forrageio, típicas de fêmeas subordinadas. Essa observação concorda com estudos feitos por GIANNOTTI *et al.* (1995) com a espécie *P. lanio* e SINZATO (2002) com *P. ferreri*.

Por outro lado a segunda maior parcela de registro para as fêmeas subordinadas foi a frente do favo (35%, Figura 05), isso pode ser explicado pelo fato das subordinadas ao retornarem do forrageio, dirigirem-se para a frente do favo, onde realizam a transferência de material forrageado para as fêmeas dominantes, bem como para a prole.

O teste de significância de Mann-Whitney, revelou a existência de uma diferença significativa ( $Z(U) = 2.0207$ ;  $p = 0.0433$ ) para a ocupação da frente do favo por dominantes e subordinadas.

Para todas as demais posições registradas não foi observada diferença estatística entre os locais ocupados por dominantes e subordinadas de *P. simillimus* de colônias em pré-emergência .

#### ETOGRAMA DE FÊMEAS DOMINANTES E SUBORDINADAS DE *P. SIMILLIMUS*.

A Tabela 11 apresenta os resultados das 40 horas de observações dos atos comportamentais apresentados por fêmeas dominantes e subordinadas de *P. simillimus*. Pelos valores obtidos foi possível constatar uma variação no etograma de fêmeas dominantes e subordinadas. Os comportamentos DF, Li, O, Ov e RP só foram executados por fêmeas dominantes. Já os comportamentos E, PPr, RPM, RPr, R, V e VR foram executados somente por fêmeas subordinadas. Os demais comportamentos, embora com frequência variada, foram exibidos tanto por fêmeas dominantes quanto por subordinadas.

Todos os comportamentos que tiveram uma maior frequência registrada em favor das fêmeas dominantes, estão ligados as atividades de dominância (Tabela 11). Esse resultado concorda com as afirmações feitas por RICHARDS (1971) e SPRADBERY (1973) para o comportamento de fêmeas dominantes do gênero *Polistes*.

Já para as fêmeas subordinadas, todos os comportamentos que tiveram uma frequência maior (Tabela 11), estão ligados as atividades de subordinação. Esse resultado concorda com as afirmações feitas por RICHARDS (1971) e SPRADBERY (1973) para o comportamento de fêmeas subordinadas do gênero *Polistes*.

**Tabela 11:** Média, desvio padrão e frequência dos atos comportamentais exibidos por fêmeas dominantes (n=4) e subordinadas (n=7) de *Polistes simillimus*, com resultado do teste de Mann-Whitney.

Atos	FÊMEA DOMINANTE	FÊMEA SUBORDINADA	TESTE DE MANN-WHITNEY	
	Media $\pm$ desvio padrão (Frequência)	Media $\pm$ desvio padrão (Frequência)	Z(U)	p
AP	0	0	-	-
AL	3,50 $\pm$ 1,73 (14)	2,86 $\pm$ 1,68 (20)	0,6614	0,5083
AD	0,50 $\pm$ 0,58 (2)	0,57 $\pm$ 0,79 (4)	0,0000	1,0000
AC	0,25 $\pm$ 0,50 (1)	0,14 $\pm$ 0,38 (1)	0,2835	0,7768
At	1,25 $\pm$ 1,26 (5)	0,57 $\pm$ 0,53 (4)	0,8504	0,3951
Av	2,75 $\pm$ 0,96 (11)	0,57 $\pm$ 0,79 (4)	2,4568	0,0140
BG	3,00 $\pm$ 0,82 (12)	0,43 $\pm$ 0,53 (3)	2,6458	0,0082
CN	1,50 $\pm$ 1,91 (6)	0,43 $\pm$ 0,43 (3)	0,7559	0,4497
C	0	0	-	-
Df	0	0	-	-
D	10,75 $\pm$ 4,19 (43)	5,14 $\pm$ 3,13 (36)	2,1733	0,0298
DF	0,50 $\pm$ 0,58 (2)	0	1,3229	0,1859
DP	1,25 $\pm$ 0,96 (5)	0,57 $\pm$ 0,53 (4)	1,2284	0,2193
EG	2,75 $\pm$ 0,96 (11)	0,29 $\pm$ 0,49 (2)	2,6458	0,0082
E	0	1,57 $\pm$ 1,27 (11)	1,8898	0,0588
F	6,00 $\pm$ 4,55 (14)	44,43 $\pm$ 18,88 (311)	2,2678	0,0233
L	0	0	-	-
LC	0	0	-	-
Li	0,25 $\pm$ 0,50 (1)	0	0,6614	0,5083
M	1,25 $\pm$ 0,96 (5)	1,14 $\pm$ 0,90 (8)	0,1890	0,8501
OM	0,75 $\pm$ 0,96 (3)	1,71 $\pm$ 1,50 (12)	1,0394	0,2986
O	0,50 $\pm$ 0,58 (2)	0	1,3229	0,1859
Ov	0,75 $\pm$ 0,96 (3)	0	1,3229	0,1859
APM	0	0	-	-
PPr	0	2,14 $\pm$ 2,19 (15)	1,8898	0,0588
PI	27,75 $\pm$ 10,47 (111)	9,14 $\pm$ 5,37 (64)	2,4568	0,0140
P	0	0	-	-
RP	0,25 $\pm$ 0,50 (1)	0	0,6614	0,5083
RPM	0	0,57 $\pm$ 0,79 (4)	1,1339	0,2568
RPr	0	1,57 $\pm$ 1,27 (11)	2,2678	0,0233
RL	0	0	-	-
RN	0,25 $\pm$ 0,50 (1)	1,86 $\pm$ 1,21 (13)	2,2678	0,0233
R	0	1,57 $\pm$ 1,51 (11)	1,8898	0,0588
TPM	0,25 $\pm$ 0,50 (1)	0,43 $\pm$ 0,79 (3)	0,1890	0,8501
TC	0	0	-	-
TA-L	2,00 $\pm$ 1,41 (8)	1,29 $\pm$ 0,76 (9)	1,1339	0,2568
TA-A	1,00 $\pm$ 0,82 (4)	1,43 $\pm$ 1,51 (10)	0,1890	0,8501
TL-A	0,75 $\pm$ 0,96 (3)	0,29 $\pm$ 0,76 (2)	0,8504	0,3951
V	0	0,14 $\pm$ 0,38 (1)	0,3780	0,7055
VN	1,00 $\pm$ 1,15 (4)	0,57 $\pm$ 0,53 (4)	0,5669	0,5708
VG	3,50 $\pm$ 2,08 (14)	0,71 $\pm$ 1,50 (5)	2,0788	0,0376
VR	0	0,29 $\pm$ 0,49 (2)	0,7559	0,4497
VA	18,25 $\pm$ 4,99 (73)	14,29 $\pm$ 6,58 (100)	1,1339	0,2568
NV	8,75 $\pm$ 6,34 (35)	5,29 $\pm$ 11,04 (37)	1,0394	0,2986

O teste de significância de Mann-Whitney, foi aplicado para se verificar a diferença estatística entre os comportamentos exibidos por fêmeas dominantes e subordinadas de *P. simillimus* e, revelou que os comportamentos Av, BG, D, EG, F, PI, RPr, RN e VG foram significativamente diferentes (Tabela 11).

Os comportamentos significativos para as fêmeas dominantes de *P. simillimus* corroboram com os resultados encontrados por SINZATO (2002) para fêmeas dominantes de *P. ferreri* em colônias fase de pré-emergência.

Desta forma os comportamentos Av, BG, D, EG, F, PI, RPr, RN e VG se prestam de maneira muito positiva para a determinação do *rank* hierárquico em *P. simillimus*.

Estudos mais aprofundados devem ser conduzidos em fase de pós-emergência de desenvolvimento de colônias da espécie *Polistes simillimus*.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALTMANN, J. 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. **Behaviour**, **49**: 223-265.
- CARNEIRO, A. 1991. Determinação do sistema de substituição de fêmeas dominantes em colônias de *Polistes* (Vespidae, Polistinae). Rio Claro. **Dissertação de Mestrado, do Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista**. 206p.
- DANI F.R. 1994. Caste size differences in *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera Vespidae). **Ethology Ecology & Evolution** **3**: 67-73.
- DELEURANCE, E.P. 1948. Sur le cycle biologique de *Polistes* (Hyménoptères: Vespides). **C. R. Hebd. Séances Acad. Sci.** **226**: 601-603.
- EICKWORT K. 1969. Separation of the castes of *Polistes exclamans* and notes on its biology (Hymenoptera, Vespidae). **Insectes Sociaux** **16**: 67-72.

GERVET, J. 1964. La ponte et sa régulation dans polygyne de *Polistes gallicus* L. **Ann. Sc. Nat. Zool.** **6**: 601-778.

GIANNOTTI, E. 1992. **Estudos biológicos e etológicos da vespa social neotropical *Polistes (Aphanilopterus) lanio lanio* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera; Vespidae)**. Tese. (Doutoramento em Ciências Biológicas). Instituto de Biociências, Rio Claro. UNESP. 212p.

GOBBI, N. 1977. **Ecologia de *Polistes versicolor* (Hymenoptera, Vespidae)**. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas). Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, USP. 229p.

GOBBI, N & D. SIMÕES. 1988. Contribuição ao entendimento do ciclo básico de colônias de *Mischocyttarus (Monocyttarus) cassununga* Von Ihering, 1903 (Hymenoptera, Vespidae). **An. Soc. Ent. Brasil.** **17(2)**:421-436.

ITÔ, Y. 1985. A comparison of intra-colony aggressive behaviours among five species of Polistine wasps (Hymenoptera: vespidae). **Z. tierpsychol.** **68**: 152-167.

JEANNE, R.L. 1972. Social biology of the neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. **Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.** **144**: 63-150.

JEANNE L.R. 1980. Evolution of social behavior in the Vespidae. **Annual Review of Entomology** **25**: 371-396.

JEANNE RL. 1991. The swarm-founding Polistinae. In: **The social Biology of Wasps Ithaca, NY: Cornell University Press.**

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

O'DONNELL, S. 1998. Dominance and polyethism in the eusocial wasp *Mischocyttarus mastigophorus* (Hymenoptera, Vespidae). **Behav. Ecol. Sociobiol.** **43**: 327-331.

OLIVEIRA, A. S. Biologia e comportamento da vespa social *Polistes versicolor* Olivier, 1853 (Hymenoptera: Vespidae). **Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Juiz de Fora, Minas Gerais.** 65p.

PARDI, L. 1948. Dominance order in *Polistes* wasps. **Physiol. Zool.** **21:** 1-13.

PARDI, L. & M. CAVALCANTI. 1951. Esperienze sul meccanismo della monoginia funzionale in *Polistes gallicus* L. (Hymenopt. Vesp.). **Boll. Zool.** **18:** 247-252.

PREZOTO, F., VILELA, A.P.P., LIMA, M.A.P., D'AVILA, S., SINZATO, D.S., ANDRADE, F.R., PREZOTO-SANTOS, H.H., GIANNOTTI, E. 2004. Dominance hierarchy in different stages of development in colonies of the primitively eusocial wasp *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology.** **44:( 2)** 379-390.

REEVE, H.K. 1991. *Polistes*. In: ROSS, K.G., MATTHEWS, R.W. (Ed.), **The social biology of wasps.** New York, Comstock/Cornell University Press: 99-148.

RICHARDS, O.W. 1971. The biology of the social wasps (Hymenoptera, Vespidae). **Biol. Rev.** **47:** 1-46.

RÖSELER, P. F. 1991. Reproductive competition during colony establishment. In Ross, K. G. & Matthews, R. W. (Ed.). **The social biology of wasps.** Ithaca: Cornell University Press: 309-335

SINZATO, D.M.S. 2002. **Comportamento de *Polistes (Aphanilopterus) ferreri* Saussure, 1853 (Hymenoptera: Vespidae) durante as diferentes fases de desenvolvimento do ciclo biológico da colônia.** Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Juiz de Fora, Minas Gerais. 75p.

SPRADBERY, J.P. 1973. **Wasps: an account of the biology and natural history of solitary and social wasps.** London: Sidgwick & Jackson, 408p.

STRASSMANN, J.E. 1981. Wasp reproduction and kin selection: reproductive competition and dominance hierarchies among *Polistes annularis* foundresses. **Florida Entomologist** **64 (1):** 74-88.

STRASSMANN, J.E. & D.C. MEYER. 1983. Gerontocracy in the social wasps *Polistes exclamans*. **Anim. Behav.** **31**: 431-438.

SULLIVAN J.D. & STRASSMANN J.E. 1984. Physical variability among nest foundresses in the polygynous social wasp, *Polistes annularis*. **Behavioral Ecology and Sociobiology** **15**: 249-256.

THERAULAZ et al 1991 . Self-organization of hierarchies expressing in animal societies: the case of the nest primitively eussocial wasp *Polistes dominulus* Chrit. **Theor. Biol.** **174**(3): 313-323

TURILLAZZI S. 1980. Seasonal variation in the size and anatomy of *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera Vespidae). **Monitore Zoologico Italiano (Nuova Serie)** **14**: 63-75.

TURILLAZZI S, WEST- EBERHARD MJ.1996. **Natural History and evolution of paper-wasps**. Oxford. Univ Press; 400p.

WEST-EBEHARD, M.J. 1969. The social biology of *Polistine* wasps. **Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.** **140**:1-101.

WEST-EBEHARD, M.J. 1986. Dominance relations in *Polistes canadensis* (L.), a tropical social wasp. **Monitore zool. Ital.** **20**: 263-281.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

As vespas sociais são motivo de entusiasmo sob o ponto de vista da pesquisa comportamental. Os benefícios provêm do fato de serem consideradas uma excelente fonte para compreensão e entendimento das interações de dominância e subordinação nesse grupo.

Buscando uma melhor elucidação da organização social da vespa *P. simillimus*, o presente estudo abordou a análise e descrição dos comportamentos básicos apresentados pela espécie visando classificar os atos comportamentais de acordo com os graus de complexidade, cooperação e a coordenação do grupo.

As tarefas individuais representaram dentro do repertório comportamental da espécie a maior porcentagem, o que sugere que *P. simillimus* apresenta uma baixa complexidade, já que possui menor número de tarefas que exigem grande coordenação e cooperação de parte ou todo o grupo.

A maior parte das interações de dominância observadas, foram executados pelas primeiras fêmeas do *rank* hierárquico e os resultados sugerem que quanto mais indivíduos presentes na colônia, maior o número de interações.

A análise dos atos comportamentais exibidos por fêmeas dominantes e subordinadas de *P. simillimus*, demonstrou que existem comportamentos que diferem significativamente na sua frequência, demonstrando que são típicos de fêmeas dominantes ou de subordinadas.

Os resultados encontrados revelam que a organização social de *P. simillimus*, durante a fase de pré-emergência, se assemelha muito a estrutura social apresentada pelas demais espécies de *Polistes* estudadas.

Muitos aspectos do comportamento social das vespas, especialmente do gênero *Polistes*, ainda não foram totalmente esclarecidos, fazendo-se necessária a condução de estudos sociobiológicos mais aprofundados, principalmente em outras fases do ciclo biológico.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANDRADE, F.R. 2004. Biologia e ecologia comportamental de *Polistes (Aphanilopterus) ferreri* Saussure, 1853 (Hymenoptera: Vespidae). **Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Juiz de Fora, Minas Gerais.** 55p.

ARÉVALO E.; ZHU Y.; CARPENTER J. M. AND STRASSMANN, J. E. **The phylogeny of the social wasp subfamily Polistinae: evidence from microsatellite flanking sequences, mitochondrial COI sequence, and morphological characters.** BMC Evolutionary Biology , **4.** 2004

CARNEIRO, A. 1991. Determinação do sistema de substituição de fêmeas dominantes em colônias de *Polistes* (Vespidae, Polistinae). Rio Claro. **Dissertação de Mestrado, do Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista.** 206p.

- CARPENTER, J.M. 1993. Biogeographic patterns in the Vespidae (Hymenoptera): two views of Africa and South America. In: GOLDBLATT, P. (ed.) **Biological relationships between Africa and South America**. New Haven: Yale University, p.139-155.
- CARPENTER, J.M. & O.M. MARQUES. 2001. Contribuição ao estudo dos Vespídeos do Brasil (Insecta, Hymenoptera, Vespoidea, Vespidae). Cruz das Almas – BA. **Universidade Federal da Bahia, Escola de Agronomia, Departamento de Fitotecnia / Mestrado em Ciências Agrárias: Série Publicações Digitais, 2**. CD ROM.
- CARPENTER, J.M. 2004. Synonymy of the Genus *Marimbonda* Richards, 1978, with *Leipomeles* Möbius, 1856 (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae), and a New Key to the Genera of Paper Wasps of the New World. **American Museum Novitates, 16**. 16 pp.
- DELEURANCE, E.P. 1948. Sur le cycle biologique de *Polistes* (Hyménoptères: Vespides). **C. R. Hebd. Séances Acad. Sci. 226**: 601-603.
- EVANS, H.E. 1958. The evolution of social wasps. In: International Congress of Entomology, 10. 1958. **Proceedings 2**: 449-457.
- EVANS, H.E. & M.J. WEST-EBERHARD. 1970. **The wasps**. Ann. Arbor: Univ. of Michigan. 265p.
- FOWLER, H.G. 1983. Human effects on nest survivorship of urban synanthropic wasps. **Urban. Ecol. 7**: 137-143.
- GALLO, D.; O. NAKANO; S.S. NETO; R.P.L. CARVALHO; G.C. BAPTISTA; E.B. FILHO; J.R.P. PARRA; R.A. ZUCCHI; S.B. ALVES; J.D. VENDRAMIN; L.C. MARCHINI; J.R.S. LOPES; C. OMOTO. 2002. **Manual de Entomologia agrícola**. Piracicaba (SP), FEALQ. 920p.
- GERVET, J. 1964. La ponte et sa régulation dans polygyne de *Polistes gallicus* L. **Ann. Sc. Nat. Zool. 6**: 601-778.

- GIANNOTTI, E. 1992. **Estudos biológicos e etológicos da vespa social neotropical *Polistes (Aphanilopterus) lanio lanio* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera; Vespidae)**. Tese. (Doutoramento em Ciências Biológicas). Instituto de Biociências, Rio Claro. UNESP. 212p.
- GIANNOTTI, E. & V.L.L. MACHADO. 1994. Colonial phenology of *Polistes lanio lanio* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera, Vespidae). **Rev. Bras. de Zoociências** **38** (3/4): 639-643.
- GIANNOTTI, E. 1997. Biology of the wasp *Polistes (Epicnemius) cinerascens* Saussure (Hymenoptera, Vespidae). **An. Soc. Entomol. Brasil** **26**(1): 61-66.
- GIANNOTTI, E. 1998. Arquitetura de ninhos de *Mischocyttarus Cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae). **Rev. Bras. de Zoociências** (1): 7-18.
- GIANNOTTI, E. & V.L.L. MACHADO. 1999. Behavioral castes in the primitively eusocial wasp *Polistes lanio* Fabricius (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Bras. Ent.** **43** (3/4): 185-190.
- GOBBI, N. 1977. **Ecologia de *Polistes versicolor* (Hymenoptera, Vespidae)**. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas). Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, USP. 229p.
- GOBBI, N. & R. ZUCCHI. 1980. On the ecology of *Polistes versicolor versicolor* (Olivier) in Southern Brazil (Hymenoptera, Vespidae, Polistini). I. Phenological account. **Naturalia** **5**: 97-104.
- GOBBI, N & D. SIMÕES. 1988. Contribuição ao entendimento do ciclo básico de colônias de *Mischocyttarus (Monocyttarus) cassununga* Von Ihering, 1903 (Hymenoptera, Vespidae). **An. Soc. Ent. Brasil.** **17**(2):421-436.
- JEANNE, R.L. 1972. Social biology of the neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. **Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.** **144**: 63-150.
- JEANNE, R.L. 1975. The adaptiveness of social wasp nest architecture. **Quarterly Review of Biology** **50**: 267-87.

JEANNE, R. L. 1980. Evolution of social behavior in the Vespidae. **Annual Review of Entomology** **25**: 371-396.

KASUYA, E. 1983. Behavioral ecology of Japanese paper wasps, *Polistes ssp.* IV. Comparison of ethograms between queens and workers of *P. chinensis antennalis* in the ergonomic stage. **J. Ethol.** **1**: 34-45.

LIMA, M.A.P.; J. R. LIMA & F. PREZOTO. 2000. Levantamento dos gêneros, flutuação das colônias e hábitos de nidificação de vespas sociais (Hymenoptera, Vespidae) no Campus da UFJF. **Rev. bras. de Zociências** **2**(1): 69-80.

MARQUES, O.M. 1989. **Vespas sociais (Hymenoptera, Vespidae): em Cruz das Almas – Bahia: Levantamento, hábitos de nidificação e alimentares.** Dissertação de Mestrado. Escola de Agronomia/ UFBA. 67p.

PARDI, L. 1948. Dominance order in *Polistes* wasps. **Physiol. Zool.** **21**: 1-13.

PARDI, L. & M. CAVALCANTI. 1951. Esperienze sul meccanismo della monoginia funzionale in *Polistes gallicus* L. (Hymenopt. Vesp.). **Boll. Zool.** **18**: 247-252.

PARDI, L. 1996. ***Polistes* : analysis of a society.** In *Natural history and evolution of paper wasps* Edited by: Turillazzi S, West-Eberhard MJ. Oxford Univ Press.

POST, D.C.; R.L. JEANNE & E.H. ERICKSON JR. 1988. Variation in behavior among workers of the primitively social wasps *Polistes fuscatus variatus*. In: R.L. JEANNE (Ed.). **Interindividual behavioral variability in social insects.** Colorado, Westview Press: 283-321.

PREZOTO, F. 2001. **Estudos biológicos e etológicos de *Polistes (Aphanilopterus) simillimus* Zikan, 1951.** Tese. (Doutoramento em Ciências Biológicas). Instituto de Biociências, Rio Claro, UNESP. 112p.

REED, H.C. & S.B. VINSON. 1979. Observations of the life history and behavior of *Elasmus polistis* Burks (Hymenoptera: Chalcidoidea: Eulophidae). **J. Kansas Entomol. Soc.** **52** (2): 247-257.

REEVE, H.K. 1991. Polistes. In: ROSS, K.G., MATTHEWS, R.W. (Ed.), **The social biology of wasps**. New York, Comstock/Cornell University Press: 99-148.

RICHARDS, O.W. 1978. **The social wasps of the Americas excluding the Vespinae**. London: British Museum (Natural History), 580p.

RODRIGUES, V.M. 1968. **Estudo sobre as vespas sociais do Brasil (Hymenoptera: Vespidae)**. Tese - Doutorado pela Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Rio Claro. 113p.

RÖSELER, P. F. 1991. Reproductive competition during colony establishment. In Ross, K. G. & Matthews, R. W. (Ed.). **The social biology of wasps**. Ithaca: Cornell University Press: 309-335

SANTOS, J.C., M. YAMAMOTO & G.D.V. MARQUES. 2003. Etograma: o repertório comportamental de uma espécie. In: DelClaro, K. & Prezoto, F. (eds) **As distintas faces do comportamento animal**. SBET/Ed. Conceito, Jundiaí. 276 p.

SINZATO, D.M.S. & F. PREZOTO. 2000. Aspectos comportamentais de fêmeas dominantes e subordinadas de *Polistes versicolor* Olivier, 1791 (Hymenoptera: Vespidae) em colônias na fase de fundação. **Revta. Etologia** **2**(2): 121-127.

SINZATO, D.M.S. 2002. **Comportamento de *Polistes (Aphanilopterus) ferreri* Saussure, 1853 (Hymenoptera: Vespidae) durante as diferentes fases de desenvolvimento do ciclo biológico da colônia**. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Juiz de Fora, Minas Gerais. 75p.

SINZATO, D.M.S.; F. PREZOTO & K. DELCLARO. 2003. The role of males in a neotropical paper wasp *Polistes ferreri* Saussure, 1853 (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). **Rev. bras. Zociências**, **5**(1): 89-100.

- SPRADBERY, J.P. 1973. **Wasps: an account of the biology and natural history of solitary and social wasps**. London: Sidgwick & Jackson, 408p.
- STRASSMANN, J.E. 1981. Wasp reproduction and kin selection: reproductive competition and dominance hierarchies among *Polistes annularis* foundresses. **Florida Entomologist**, **64**(1): 74-88.
- TANNURE-NASCIMENTO, I.C. 2002. **Organização social e aspectos relacionados em colônias polidomicas de *Polistes (Aphanilopterus) satan* Bequaert, 1940 (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae)**. Ribeirão Preto, Dissertação (Mestrado em Ciências) Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, 84 p.
- TANNURE, I.C. & F.S. NASCIMENTO. 2005. Size and colony cycle in *Polistes satan*, a Neotropical paper wasp (Hymenoptera Vespidae). **Ethology Ecology & Evolution** **17**: 105-119
- THERAULAZ *et al* 1991 . Self-organization of hierarchies expressing in animal societies: the case of the nest primitively eusocial wasp *Polistes dominulus* Chrit. **Theor. Biol.** **174**(3): 313-323.
- TURILLAZZI S. 1980. Seasonal variation in the size and anatomy of *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera Vespidae). **Monitore Zoologico Italiano (Nuova Serie)** **14**: 63-75.
- ZARA, J.F & J.B.P. BALESTIERI. 2000. Behavioural catalogue of *Polistes versicolor* Olivier (Vespidae: Polistinae) post-emergent colonies. **Naturalia** **25**: 301-319.
- WEST, M.J. 1967. Foundress associations in polistine wasps: dominance hierarchies and the evolution of social behaviour. **Science** **157**: 1584-1585
- WEST-EBEHARD, M.J. 1969. The social biology of Polistine wasps. **Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.** **140**:1-101.
- WILSON, E.O. 1971. **The insect societies**. Cambridge: The Belknap, 548p.

WILSON, E.O. 1975. **Sociobiology: the new synthesis**. Cambridge: The Belknap, 697p.

YAMANE, S. 1996 *Polistes*: analysis of society. *In*: Turillazzi, S. & West-Eberhard, M. J. (ed). **Natural History and Evolution of Paper-Wasps**. P. 75-97.