

Universidade Federal de Juiz de Fora  
Pós-Graduação em Ciências Biológicas  
Mestrado em Comportamento e Biologia Animal

Mariana Monteiro de Castro

**DESENVOLVIMENTO PÓS-EMBRIONÁRIO, OOFAGIA E RELAÇÃO ENTRE  
AS INTERAÇÕES DE DOMINÂNCIA E A ATIVIDADE FORRAGEADORA NA  
VESPA SOCIAL *Mischocyttarus cassununga* (VON IHERING, 1903)  
(HYMENOPTERA, VESPIDAE)**

Juiz de Fora  
2010

Mariana Monteiro de Castro

**DESENVOLVIMENTO PÓS-EMBRIONÁRIO, OOFAGIA E RELAÇÃO ENTRE  
AS INTERAÇÕES DE DOMINÂNCIA E A ATIVIDADE FORRAGEADORA NA  
VESPA SOCIAL *Mischocyttarus cassununga* (VON IHERING, 1903)  
(HYMENOPTERA, VESPIDAE)**

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).

Orientador: Prof. Dr. Fábio Prezoto

Juiz de Fora

2010

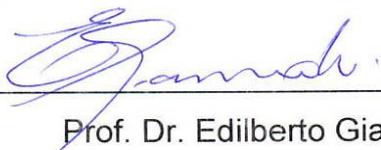
Mariana Monteiro de Castro

**Desenvolvimento pós-embriônico, oofagia e relação entre as interações  
de dominância e a atividade forrageadora na vespa social  
*Mischocyttarus cassununga* (von Ihering, 1903) (Hymenoptera, Vespidae)**

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 05 de fevereiro de 2010.

BANCA EXAMINADORA



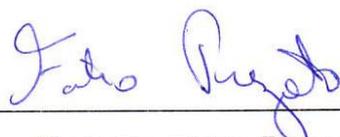
---

Prof. Dr. Edilberto Giannotti  
Universidade Estadual Paulista (UNESP), Rio Claro – SP



---

Prof.ª Dra. Simone Alves de Oliveira Cortes  
Universidade Estácio de Sá, Juiz de Fora – MG



---

Prof. Dr. Fábio Prezoto  
Universidade Federal de Juiz de Fora (UFJF) – MG

A todos que acreditam na  
transformação através da Ciência

## AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador Fábio, por todo o exemplo, dedicação, amizade e, sobretudo, pela confiança em mim depositada. Foram muitos os momentos de trabalho, às vezes exaustivos, mas que me fizeram crescer. Muitos também foram os momentos divertidos e descontraídos, que sempre serão lembrados com carinho!

Ao Gustavo, que sempre esteve ao meu lado nos momentos alegres e também nos momentos mais difíceis, me incentivando a continuar... pelo amor, confiança, paciência e por entender minhas ausências.

Aos meus pais, por toda ajuda, incentivo e amor, todos os dias.

À minha avó, pelo carinho, companhia e sabedoria.

Aos meus irmãos, pelos bons conselhos e ajuda.

Aos tios e primos que estiveram presentes em algum momento.

Ao Valdair pela ajuda e por ter compreendido a importância do meu trabalho.

À Lourdes e à Aracy pela dedicação e atenção.

À Fernanda, por toda amizade e respeito, pela ajuda na coleta de dados e valiosas sugestões para que este trabalho pudesse se concretizar.

À Livia e à Raphaela, pelo auxílio na coleta dos dados, incentivo e boa companhia.

À Cuca, por ter despertado em mim o amor pela vespa *Mischocyttarus cassununga*.

À todos os colegas da pós-graduação, especialmente Bianca, Noelle, Élder, André, Paula, Monalisa, Livia e Mateus, por todos os momentos de trabalho e de diversão!

À Helba, pelo grande incentivo e sugestões e ao Theo, por ter sempre irradiado alegria durante as reuniões.

Aos professores da pós-graduação pelos ensinamentos e conselhos profissionais.

Às funcionárias da pós-graduação Andréia, Rita e Rosângela, pela disponibilidade e atenção.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudo.

À Universidade Federal de Juiz de Fora (UFJF) e ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas – Comportamento e Biologia Animal pelo incentivo à pesquisa e suporte financeiro.

Ao Laboratório de Climatologia e Análise Ambiental da Universidade Federal de Juiz de Fora pelo fornecimento dos dados climatológicos.

Aos membros da banca pela gentileza em aceitar o convite.

“A vida não é um corredor reto e tranquilo, que percorremos livres e sem empecilhos, mas um labirinto de passagens, pelo qual devemos procurar nosso caminho. Porém, se tivermos fé, uma porta sempre será aberta, não talvez aquela pela qual nós mesmos nunca pensamos, mas aquela que definitivamente se revelará boa para nós”

A. J. Conin

## RESUMO

A vespa social *Mischocyttarus cassununga* ocorre no sudeste do Brasil, Bahia e Santa Catarina e apresenta fundação do tipo independente por meio de uma fêmea inseminada ou por uma associação destas fêmeas, sendo o papel social dos indivíduos determinado por meio de interações de dominância. O objetivo deste trabalho foi caracterizar o desenvolvimento dos estágios imaturos e analisar a ocorrência de oofagia durante as fases de pré e pós-emergência e sua relação com os fatores climáticos, além de identificar e relacionar as interações de dominância com a atividade forrageadora e verificar a participação da fêmea  $\alpha$  no controle das atividades das forrageadoras de *M. cassununga* nas fases de pré e pós-emergência em ambiente antropizado. O estudo foi realizado em Juiz de Fora de julho/2008 a junho/2009, através de mapeamentos semanais em 60 colônias e de 150h de filmagens em cinco colônias. A duração média dos estágios imaturos nas fases de pré e pós-emergência foram de  $13,2 \pm 4,2$  (6-24) e  $14,4 \pm 5,2$  (6-28) dias para ovos,  $34,8 \pm 11,9$  (15-69) e  $32,2 \pm 7,7$  (18-55) para larvas e  $17,4 \pm 6$  (7-29) e  $18,5 \pm 5,3$  (6-29) para pupas, respectivamente. Não houve diferença para a duração entre as fases de desenvolvimento e entre as estações do ano. A média registrada da fase de ovo até a emergência adulto foi de 65 dias. Houve maior incidência de oofagia em pré do que em pós ( $\chi^2=11,852$ ;  $p=0,007$ ) e diferença para a razão entre oofagia/célula ( $U=58$ ;  $p=0,023$ ). Houve maior ocorrência de oofagia na estação chuvosa ( $\chi^2=53,878$ ;  $p<0,001$ ). Foram descritos para o etograma cinco atos de dominância e quatro de subordinação. A fêmea  $\alpha$  permaneceu na primeira posição do rank, com maior frequência de comportamentos de dominância na pré ( $U=3$ ;  $p=0,047$ ) e na pós ( $U=3$ ;  $p=0,047$ ). Houve correspondência entre o Índice de Dominância e a Matriz de Dominância em 4 das 5 colônias para a posição da fêmea  $\alpha$ , que participaram menos das atividades forrageadoras do que as demais na pré ( $\chi^2=63,131$ ;  $p<0,001$ ) e na pós ( $\chi^2=51,882$ ;  $p<0,001$ ). As saídas foram influenciadas pela fêmea  $\alpha$  na pré ( $\chi^2=10,652$ ;  $p=0,001$ ) e na pós ( $\chi^2=52,509$ ;  $p<0,001$ ). A quantidade de retornos das forrageadoras provenientes de saídas influenciadas em que houve coleta de carboidrato foi superior aos demais na pós ( $\chi^2=38$ ;  $p<0,001$ ) e a fêmea  $\alpha$  teve participação em todos os retornos com recursos. Foram identificadas diferentes rotas das forrageadoras ao retornarem à colônia com os recursos

coletados no forrageio. Portanto, foi verificado que a fêmea  $\alpha$  induz as saídas das forrageadoras e controla os retornos das mesmas à colônia.

Palavras-chave: Atividade forrageadora. Estágios imaturos. Fêmea  $\alpha$ . Hierarquia de dominância. Oofagia diferencial. Oofagia nutricional.

## ABSTRACT

The social wasp *Mischocyttarus cassununga* occurs in the southeast of Brazil, Bahia and Santa Catarina and presents independent foundation, by means of an inseminated female or an association of them, where individuals' social function determined by dominance interactions. The aim of this work was to characterize the development of the immature stages and to analyze oophagy occurrence during the pre and post-emergence phases and its relation with the climatic factors, besides to identify and to relate dominance interactions with the foraging activity and to verify the  $\alpha$  female participation in foraging activities control of *M. cassununga* in the pre and post-emergence phases in antropized environment. The study was accomplished in Juiz de Fora from July/2008 to June/2009, through weekly mappings in 60 colonies and of 150h of videotape in five colonies. The average duration of the immature stages in the pre and post-emergence phases went of  $13,2 \pm 4,2$  (6-24) and  $14,4 \pm 5,2$  (6-28) days for egg,  $34,8 \pm 11,9$  (15-69) and  $32,2 \pm 7,7$  (18-55) for larvae and  $17,4 \pm 6$  (7-29) and  $18,5 \pm 5,3$  (6-29) for pupae, respectively. There was no difference on the duration among development phases and seasons. The average registered of the egg phase until the adult emergence belonged to 65 days. There was more oophagy in pre than in post-emergence ( $\chi^2=11,852$ ;  $P=0,007$ ) and difference for the reason between oophagy/cells ( $U=58$ ;  $P=0,023$ ). There was more oophagy at the rainy season ( $\chi^2=53,878$ ;  $P<0,001$ ). For etogram, there were described five dominance acts and four of subordination. The  $\alpha$  female remained in the first rank position, with dominance behaviors larger frequency in the pre ( $U=3$ ;  $P=0,047$ ) and in the post ( $U=3$ ;  $P=0,047$ ). There was correspondence between Dominance's Index and Matrix in 4 of the 5 colonies for the  $\alpha$  female position that joined less of the foraging activities than the others in the pre ( $\chi^2=63,131$ ;  $P<0,001$ ) and in the post ( $\chi^2=51,882$ ;  $P<0,001$ ). The exits were influenced by the  $\alpha$  female in the pre ( $\chi^2=10,652$ ;  $P=0,001$ ) and in the post ( $\chi^2=52,509$ ;  $P<0,001$ ). The numbers of returns originating of foragers exits with carbohydrate collection was superior to the others resources in the post ( $\chi^2=38$ ;  $P<0,001$ ) and the  $\alpha$  female had participation in all returns with resources. They were identified foragers different routes to the return to the colony with resources collected in the forage. Therefore, It was verified that the  $\alpha$  female induces the foragers exits and controls them returns to the colony.

Key words: Foraging activity. Immature stages.  $\alpha$  female. Dominance hierarchy. Differential oophagy. Nutritional oophagy.

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Mapa 1	Vista aérea do local de estudo (Sítio Santo André), localizado no município de Juiz de Fora, Minas Gerais, região sudeste do Brasil.....	23
Mapa 2	Vista aérea do local de estudo (Sítio Santo André), localizado no município de Juiz de Fora, Minas Gerais, região sudeste do Brasil.....	43
Gráfico 1	Período de desenvolvimento médio mensal dos estágios imaturos (ovo, larva e pupa) registrado para as colônias de <i>Mischocyttarus cassununga</i> e médias mensais das variáveis climáticas entre julho de 2008 a junho de 2009, no município de Juiz de Fora, MG .....	29
Gráfico 2	Número médio de oofagia registrado por colônia de <i>Mischocyttarus cassununga</i> em fases de pré e pós-emergência entre julho de 2008 a junho de 2009 no município de Juiz de Fora, MG: A) razão entre oofagia por dia, B) razão entre oofagia por adulto e C) razão entre oofagia por célula. Barras com (*) apresentam diferença significativa entre si.....	33
Gráfico 3	Número de ocorrência mensal de oofagia registrada para as colônias de <i>Mischocyttarus cassununga</i> e médias mensais das variáveis climáticas entre julho de 2008 a junho de 2009 no município de Juiz de Fora, MG .....	34
Gráfico 4	Interações de dominância e subordinação exibidas pelos indivíduos de <i>Mischocyttarus cassununga</i> nas colônias em fases de pré e pós-emergência estudadas no período de julho/2008 a abril/2009 no município de Juiz de Fora, MG: A) colônia 1, B) colônia 2, C) colônia 3, D) colônia 4 e E) colônia 5...51	51
Gráfico 5	Número médio das interações de dominância exibidas por <i>Mischocyttarus cassununga</i> em fases de pré e pós-emergência entre julho/2008 a abril/2009 no município de Juiz de Fora, MG ...52	52
Gráfico 6	Porcentagem de saídas para o forrageio de fêmeas de <i>Mischocyttarus cassununga</i> em fases de pré e pós-emergência entre julho/2008 a abril/2009 no município de Juiz de Fora, MG:	

	A) Saídas de fêmeas $\alpha$ e subordinadas e B) Saídas de forrageadoras influenciadas e não influenciadas.....	54
Gráfico 7	Porcentagem de retornos com carboidrato, proteína e fibra vegetal de forrageadoras de <i>Mischocyttarus cassununga</i> em fases de pré e pós-emergência entre julho/2008 a abril/2009 no município de Juiz de Fora, MG: A) provenientes de saídas influenciadas e B) provenientes de saídas não influenciadas.....	55
Foto 1	Indivíduo de <i>Mischocyttarus cassununga</i> marcado com tinta atóxica azul na região dorsal do corpo .....	44
Matriz 1	Matrizes de dominância de <i>Mischocyttarus cassununga</i> das colônias em fases de pré e pós-emergência estudadas no período de julho/2008 a abril/2009 no município de Juiz de Fora, MG: A) colônia 1, B) colônia 2, C) colônia 3, D) colônia 4 e E) colônia 5. As linhas representam interações de dominância e as colunas interações de subordinação .....	50
Fluxograma 1	Fluxograma dos comportamentos exibidos pelas forrageadoras de <i>Mischocyttarus cassununga</i> ao retornarem com carboidrato na fase de pré-emergência .....	58
Fluxograma 2	Fluxograma dos comportamentos exibidos pelas forrageadoras de <i>Mischocyttarus cassununga</i> ao retornarem com carboidrato na fase de pós-emergência.....	59
Fluxograma 3	Fluxograma dos comportamentos exibidos pelas forrageadoras de <i>Mischocyttarus cassununga</i> ao retornarem com proteína na fase de pré-emergência .....	60
Fluxograma 4	Fluxograma dos comportamentos exibidos pelas forrageadoras de <i>Mischocyttarus cassununga</i> ao retornarem com proteína na fase de pós-emergência.....	61
Fluxograma 5	Fluxograma dos comportamentos exibidos pelas forrageadoras de <i>Mischocyttarus cassununga</i> ao retornarem com fibra vegetal na fase de pré-emergência .....	62
Fluxograma 6	Fluxograma dos comportamentos exibidos pelas forrageadoras de <i>Mischocyttarus cassununga</i> ao retornarem com fibra vegetal na fase de pós-emergência.....	63

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1	Quantidade de eventos ocorridos durante as estações do ano referentes à duração do desenvolvimento dos estágios imaturos nas colônias de <i>M. cassununga</i> no município de Juiz de Fora, MG entre julho de 2008 e junho de 2009 .....25
Tabela 2	Média ( $\bar{x}$ ), desvio padrão (S) e amplitude (ampl) da duração (dias) dos estágios imaturos de <i>Mischocyttarus cassununga</i> nas fases de pré e pós-emergência no município de Juiz de Fora, MG entre julho de 2008 e junho de 2009 .....27
Tabela 3	Média ( $\bar{x}$ ), desvio padrão (S) e amplitude (ampl) da duração (dias) dos estágios imaturos de <i>Mischocyttarus cassununga</i> nas estações seca e chuvosa no município de Juiz de Fora, MG entre julho de 2008 e junho de 2009 .....28
Tabela 4	Duração (dias), média ( $\bar{x}$ ), desvio padrão (S) e amplitude (ampl) de adultos e de células, número de oofagia em colônias de <i>Mischocyttarus cassununga</i> durante as fases de pré e pós-emergência no município de Juiz de Fora, MG entre julho de 2008 e junho de 2009 .....31
Tabela 5	Razão entre oofagia por dia por colônia, entre média de célula e média de adulto, média ( $\bar{x}$ ), desvio padrão (S) e amplitude (ampl) nas colônias de <i>Mischocyttarus cassununga</i> durante as fases de pré e pós-emergência no município de Juiz de Fora, MG entre julho de 2008 e junho de 2009 .....32
Tabela 6	Resultados obtidos pelo cálculo do Índice de Dominância (D) para cada indivíduo nas cinco colônias de <i>Mischocyttarus cassununga</i> em fases de pré e pós-emergência no município de Juiz de Fora, MG entre julho/2008 e abril/2009.....53

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO</b> .....	15
<b>2 DESENVOLVIMENTO DOS ESTÁGIOS IMATUROS E OCORRÊNCIA DE OOFAGIA NA VESPA SOCIAL <i>Mischocyttarus cassununga</i> (VON IHERING, 1903) (HYMENOPTERA, VESPIDAE)</b> .....	21
2.1 MATERIAL E MÉTODOS.....	23
2.1.1 Área e período de estudo.....	23
2.1.2 Objeto de estudo e registro das informações.....	24
2.1.2.1 Desenvolvimento dos estágios imaturos.....	25
2.1.2.2 Ocorrência de oofagia.....	26
2.1.3 Análises estatísticas.....	26
2.2 RESULTADOS.....	27
2.2.1 Desenvolvimento dos estágios imaturos.....	27
2.2.2 Ocorrência de oofagia.....	29
2.3 DISCUSSÃO.....	35
2.3.1 Desenvolvimento dos estágios imaturos.....	35
2.3.2 Ocorrência de oofagia.....	37
<b>3 RELAÇÃO ENTRE AS INTERAÇÕES DE DOMINÂNCIA E A ATIVIDADE FORRAGEADORA DA VESPA SOCIAL <i>Mischocyttarus cassununga</i> (VON IHERING, 1903) (HYMENOPTERA, VESPIDAE)</b> .....	40
3.1 MATERIAL E MÉTODOS.....	42
3.1.1 Área e período de estudo.....	42
3.1.2 Objeto de estudo.....	43
3.1.3 Registro das informações.....	45
3.1.3.1 Interações de dominância e subordinação relacionadas à atividade forrageadora.....	45
3.1.3.2 Relação entre a hierarquia de dominância e a atividade forrageadora.....	47
3.1.4 Análises estatísticas.....	48
3.2 RESULTADOS.....	48
3.2.1 Interações de dominância e subordinação relacionadas à atividade forrageadora.....	48
3.2.2 Relação entre a hierarquia de dominância e a atividade forrageadora...53	
3.2.2.1 Padrões de saídas e retornos.....	53

3.2.2.2 Comportamentos exibidos pelas forrageadoras após os retornos .....	55
3.3 DISCUSSÃO .....	64
<b>3.3.1 Interações de dominância e subordinação relacionadas à atividade forrageadora .....</b>	<b>64</b>
<b>3.3.2 Relação entre a hierarquia de dominância e a atividade forrageadora ...</b>	<b>67</b>
3.3.2.1 Padrões de saídas e retornos .....	67
3.3.2.2 Comportamentos exibidos pelas forrageadoras após os retornos .....	69
<b>4 CONSIDERAÇÕES FINAIS .....</b>	<b>72</b>
<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>73</b>
<b>APÊNDICE .....</b>	<b>83</b>

## 1 INTRODUÇÃO

A ordem Hymenoptera compreende as abelhas, vespas e formigas e é considerada um dos grupos mais diversificados de insetos, sendo a maioria representada pelas vespas. Dentre os insetos, a ordem ocupa o terceiro lugar em número de espécies (GALLO et al., 2002) e possui desde representantes solitários até aqueles considerados altamente sociais (CARPENTER, 1991; EVANS; WEST-EBERHARD, 1970; WILSON, 1971).

As vespas pertencem à superfamília Vespoidea, família Vespidae (GALLO et al., 2002), que é representada por seis subfamílias: Euparagiinae, Masarinae, Eumeninae, Stenogastrinae, Vespinae e Polistinae, sendo que apenas as três últimas possuem representantes sociais, os quais exibem diferentes graus de eusocialidade (CARPENTER, 1982, 1993; CARPENTER; MARQUES, 2001; JEANNE, 1972; RICHARDS, 1962), que é caracterizada pela divisão reprodutiva do trabalho, cuidado cooperativo entre os indivíduos e com os imaturos e sobreposição de gerações adultas (CARPENTER, 1991; WILSON, 1975).

As espécies de vespas sociais são encontradas na maior parte do mundo, especialmente nas regiões neotropicais. No Brasil estão presentes em quase todos os biomas, ocorrendo desde a Floresta Amazônica até o Pantanal e Mata Atlântica, constituindo uma das faunas mais ricas do mundo (CARPENTER; MARQUES, 2001).

Das subfamílias que apresentam comportamento social, Polistinae é a mais diversificada, composta por 26 gêneros e por espécies encontradas em todo o mundo, principalmente nas regiões neotropicais (CARPENTER, 1993; CARPENTER; MARQUES, 2001; JEANNE, 1975; RICHARDS, 1978). No Brasil existem mais de 300 espécies descritas, das quais cerca de 100 delas e um gênero são endêmicos. Três tribos compõem a subfamília: Polistini (representada pelo gênero *Polistes* Latreille, 1802), Mischocyttarini (representada pelo gênero *Mischocyttarus* Saussure, 1853) e Epiponini (que contém 19 gêneros) (CARPENTER; MARQUES, 2001).

O gênero *Mischocyttarus* é encontrado apenas nas Américas, ocorrendo desde o sul dos Estados Unidos até a Argentina e também no território brasileiro, sendo considerado um dos gêneros com maior número de espécies de vespas sociais. São reconhecidas 245 espécies distribuídas em nove subgêneros

(CARPENTER; MARQUES, 2001; CARPENTER; WENZEL, 1988; RICHARDS 1978; SILVEIRA, 2008).

A espécie *Mischocyttarus cassununga* (von Ihering, 1903) é uma vespa social encontrada em regiões do Brasil, especialmente nos estados de São Paulo, Rio de Janeiro, Minas Gerais, Espírito Santo, Bahia e Santa Catarina (RICHARDS, 1978). Seu ninho é descoberto (sem envelope protetor) e constituído por um único favo preso ao substrato através de um pedúnculo cêntrico (CARPENTER; MARQUES, 2001). As colônias geralmente são encontradas em árvores ou em locais protegidos no beiral de casas (CARPENTER; MARQUES, 2001; GALLO et al., 2002), revelando um alto grau de associação com o ambiente humano, conhecido como sinantropismo (FOWLER, 1983).

Simões e outros (1985) verificaram que *M. cassununga* tem preferência por nidificar em construções humanas, estabelecendo suas colônias em vários substratos, tais como madeiras de telhados, concretos, vidros e telhas. Guimarães (2008) observou que *M. cassununga* nidifica com maior frequência em substratos de alvenaria (45,45%) e estruturas metálicas (33,93%) associadas a edificações humanas em comparação com substratos vegetais (9,09%).

Outras espécies de *Mischocyttarus* já foram estudadas neste sentido e verificou-se uma preferência por nidificação associada a edificações (JEANNE, 1972; LIMA et al., 2000; MARQUES; CARVALHO, 1993; RAPOSO-FILHO; RODRIGUES, 1984; SIMÕES et al., 1985), o que pode revelar uma adaptação frente à destruição de seus habitats naturais e uma maior proteção promovida pelas edificações humanas contra intempéries e inimigos naturais, conferindo às colônias uma maior chance de sucesso (FOWLER, 1983; JEANNE, 1975; LIMA et al., 2000). A escolha do local de nidificação é um aspecto relevante para colônias de *Mischocyttarus*, em vista da precariedade do aparelho de ferrão e pelo fato de seus ninhos não serem recobertos por envelope (RAPOSO-FILHO; RODRIGUES, 1984).

Ao contrário do que ocorre com espécies de *Mischocyttarus* e *Polistes* de regiões temperadas, vespas de regiões tropicais geralmente fundam suas colônias em qualquer época do ano, mas com maior incidência na estação chuvosa e podem permanecer ativas por vários meses, sem que haja um período crítico que determine seu completo abandono (GIANNOTTI, 1998; GIANNOTTI; MANSUR, 1993; JEANNE, 1972; PENNA et al., 2007; POLTRONIERI; RODRIGUES, 1976; SINZATO; PREZOTO, 2000). Esta tendência foi também observada em *M.*

*cassununga* por Gobbi e Simões (1988), Penna e outros (2007) e Guimarães (2008); porém, Poltronieri e Rodrigues (1976) verificaram sincronia para a espécie.

Como geralmente existe uma assincronia no ciclo sazonal das colônias, podem ocorrer em uma mesma população todos os estágios imaturos de desenvolvimento (ovo, larva e pupa) e em todas as épocas do ano. Alguns estudos relataram a duração destes estágios em espécies do gênero *Mischocyttarus*, tais como: *Mischocyttarus drewseni* Saussure, 1857 (GIANNOTTI; TREVISOLI, 1993; JEANNE, 1972), *Mischocyttarus mexicanus* (Saussure, 1854) (LITTE, 1977), *Mischocyttarus flavitarsis* (Saussure, 1854) (LITTE, 1979), *Mischocyttarus labiatus* (Fabricius, 1804) (LITTE, 1981), *Mischocyttarus extinctus* (Zikán, 1935) (RAPOSO-FILHO, 1981); *Mischocyttarus altramentarius* Zikán, 1949 (SILVA, 1984), *Mischocyttarus latior* (Fox, 1898) (CECÍLIO, 1995) e *M. cassununga* (GIANNOTTI; FIERI, 1991; GUIMARÃES, 2008) e de uma maneira geral, pode-se dizer que o período de desenvolvimento de ovo é menor, seguido do pupal e larval, com uma duração total de cerca de 50 a 60 dias, podendo ser influenciado por variáveis climáticas, principalmente pela temperatura.

De acordo com o comportamento de nidificação, *M. cassununga* é considerada uma vespa de fundação independente (CARPENTER; MARQUES, 2001), podendo fundar suas colônias por haplometrose (fundação por uma única fêmea inseminada) e por pleometrose (fundação por duas ou mais fêmeas inseminadas) (SPRADBERY, 1965; WEST-EBERHARD, 1969), onde se estabelece uma hierarquia de dominância. A associação de fundadoras tem demonstrado que existem vantagens ecológicas e comportamentais, em que há aumento da produtividade, favorecimento do sucesso da colônia, maior chance de sobrevivência da prole, além de defesa mais eficaz contra inimigos naturais (GIANNOTTI; MANSUR, 1993; ITÔ, 1985; SINZATO; PREZOTO, 2000; TANNURE; NASCIMENTO, 1999; TIBBETTS; REEVE, 2003; WEST-EBERHARD, 1969).

A hierarquia de dominância foi descrita pela primeira vez por Pardi (1942) em vespas do gênero *Polistes*, em que os indivíduos estabelecem uma relação hierárquica por meio de diferenciação de atividades, oofagia diferencial e por interações agressivas, na qual uma fêmea se torna dominante (fêmea  $\alpha$ ) sobre as outras, que passam a agir como subordinadas, estabelecendo um rank hierárquico. Para Strassman e Meyer (1983), como todas as fêmeas têm o potencial de se

tornarem a fêmea  $\alpha$ , a disputa torna-se mais acirrada pelas primeiras posições no rank.

Como praticamente não existe diferenciação entre as castas, as interações agonísticas são determinantes para o estabelecimento da hierarquia e a fêmea que apresentar os maiores níveis de agressividade se torna a fêmea  $\alpha$ , sendo considerada como a primeira colocada no rank hierárquico e se torna responsável pela oviposição. Geralmente na fase inicial da colônia, as fêmeas capazes de ovipositar tentam a reprodução direta, podendo realizar oviposição em função do desenvolvimento ovariano (RÖSELER; RÖSELER, 1989; WEST-EBERHARD; CERVO, 1994). Porém, isto ocorre em baixa frequência, inferior à taxa de oviposição da fêmea  $\alpha$ , que frequentemente ingere os ovos das subordinadas (GADAGKAR, 1991; JEANNE, 1972; PARDI, 1948; RÖSELER, 1991; RÖSELER; RÖSELER, 1989; SPRADBERRY, 1965; WEST-EBERHARD, 1969, 1986). Desde que uma fêmea subordinada seja capaz de ovipositar, uma maneira da fêmea  $\alpha$  monopolizar a reprodução direta é realizando o comportamento de oofagia, que se torna um importante fator para o controle da reprodução (RÖSELER; RÖSELER, 1989). Este comportamento foi descrito primeiramente por Heldmann (1936) e o termo “oofagia diferencial” foi proposto por Gervet (1964). Contudo, Pardi (1942) acredita que a oofagia não é somente motivada pela competição entre fêmeas, mas também por outras questões, como em substituição à atividade forrageadora, já que as fundadoras ingerem ovos (oofagia nutricional) e larvas quando as condições meteorológicas são adversas.

Em colônias haplométricas, a fêmea possui um comportamento totipotente, pois além da reprodução, necessita realizar atividades de forrageio, manutenção e defesa da colônia. Em colônias pleométricas, as fêmeas subordinadas geralmente realizam atividades de manutenção da colônia e forrageio e a fêmea  $\alpha$  pode se concentrar em atividades relacionadas à reprodução e forrageio de recursos que demandam menos gasto energético (GADAGKAR, 1991; HUNT, 1991, 2007; JEANNE, 1972, 1991; O'DONNELL, 1998; PARDI, 1942, 1948; RÖSELER, 1991; SPRADBERRY, 1965; WEST-EBERHARD, 1969).

Assim como as demais espécies de vespas sociais, a atividade forrageadora de *M. cassununga* engloba a coleta de diferentes recursos necessários à colônia, que podem ser empregados para a construção do ninho e utilizados em suas dietas. A proteína e o carboidrato são utilizados na alimentação. Já a fibra vegetal é

utilizada para a construção do ninho, e a água ajuda no resfriamento do mesmo (RAVERET-RICHTER, 2000).

As vespas obtêm o carboidrato de diferentes espécies vegetais, em nectários florais e extraflorais e também em secreções denominadas “honeydew” de afídeos e coccídeos (Hemiptera) (RAVERET-RICHTER, 2000; SPRADBERRY, 1973). O carboidrato coletado é utilizado para a alimentação dos adultos e das larvas (GALLO et al., 2002) e pode ser armazenado no interior de células dos ninhos, constituindo uma reserva alimentar para períodos desfavoráveis (GOBBI; MACHADO, 1985; GUIMARÃES et al., 2008; MACHADO, 1984; PREZOTO; GOBBI, 2003).

A proteína é obtida pela predação, principalmente de lagartas de Lepidoptera e larvas de Coleoptera, além de Diptera e Hemiptera e as presas capturadas são utilizadas para a alimentação das larvas (GIANNOTTI et al., 1995; GOBBI; MACHADO, 1985, 1986; MACHADO et al., 1987; PREZOTO et al., 1994, 2005, 2006, 2007, 2008). Por serem predadoras de espécies de pragas agrícolas, algumas espécies principalmente do gênero *Polistes*, têm sido consideradas como importantes agentes no controle biológico de pragas (CARPENTER; MARQUES, 2001).

A fêmea  $\alpha$  participa menos da atividade forrageadora do que as demais fêmeas da colônia (GIANNOTTI; MACHADO, 1999; O'DONNELL, 1998; REEVE; GAMBOA, 1983, 1987; SINZATO; PREZOTO, 2000; SOUZA et al., 2008). O'Donnell (1998) aponta que as interações de dominância exibidas pela fêmea  $\alpha$  induzem as forrageadoras a coletar alimentos (carboidrato e proteína). Em contraste, material para construção do ninho frequentemente é mais coletado por fêmeas  $\alpha$ . Além disso, as fêmeas dominantes são os indivíduos mais prováveis de adquirir os recursos das forrageadoras quando estas retornam aos ninhos.

Reeve e Gamboa (1987) acreditam que exista um controle externo (estimulação pelas forrageadoras) e um controle social interno (controle da fêmea  $\alpha$ ) sobre o forrageio, em que a fêmea  $\alpha$  de *Polistes fuscatus* (Fabricius, 1793) estimula a atividade forrageadora primeiramente através de sua atividade e depois através dos comportamentos agressivos exibidos. Contudo, Jha e outros (2006) afirmam que as fêmeas  $\alpha$  de *Polistes instabilis* (Saussure, 1853) e de *Polistes dominulus* não induzem as saídas das forrageadoras, sugerindo que as fêmeas  $\alpha$  possuem o controle reprodutivo, mas não o controle na organização do trabalho.

Apesar de estar amplamente distribuída no território brasileiro, apresentar baixa agressividade (raramente utiliza o ferrão para defesa), pequeno número de indivíduos e nidificar em locais acessíveis, o que facilita as observações dos ninhos, trabalhos que abordem características biológicas, ecológicas e comportamentais da vespa social *M. cassununga* são escassos. Os estudos até agora realizados com a espécie destacaram principalmente aspectos da dinâmica populacional (SIMÕES et al., 1985; GOBBI; SIMÕES, 1988), morfologia externa e duração dos estágios imaturos (GIANNOTTI; FIERI, 1991; GIANNOTTI; SILVA, 1993; GUIMARÃES, 2008), comportamentos de nidificação (PREZOTO; NASCIMENTO, 1999), produtividade das colônias (PENNA et al., 2007, GUIMARÃES, 2008), estocagem de carboidrato (GUIMARÃES et al., 2008), sucesso das colônias, parasitóides associados (GUIMARÃES, 2008) e organização social (PREZOTO et al., 2004; MURAKAMI; SHIMA, 2006, 2009; MURAKAMI et al., 2009).

Atualmente, a intensa degradação dos ambientes naturais promove alterações comportamentais, biológicas e ecológicas em várias espécies, o que acarreta em modificações para a sobrevivência em novos ambientes, muitas vezes associados à presença humana. Assim, a vespa *M. cassununga* se torna um modelo adequado para pesquisas voltadas para o estudo da ecologia comportamental em ambientes antropizados e se faz necessária para melhor manejo e conservação da espécie.

Desta forma, este estudo visou ampliar os conhecimentos sobre aspectos biológicos e de organização social de *M. cassununga* durante as fases de pré e pós-emergência em ambiente antropizado, com especial referência ao desenvolvimento dos estágios imaturos, ocorrência de oofagia, relações entre as interações de dominância e atividade forrageadora, além da participação da fêmea  $\alpha$  no controle das atividades de forrageio das fêmeas subordinadas.

## 2 DESENVOLVIMENTO DOS ESTÁGIOS IMATUROS E OCORRÊNCIA DE OOFAGIA NA VESPA SOCIAL *Mischocyttarus cassununga* (VON IHERING, 1903) (HYMENOPTERA, VESPIDAE)

A espécie *Mischocyttarus cassununga* (von Ihering, 1093) é considerada uma vespa social neotropical, que ocorre no Brasil nos estados de São Paulo, Rio de Janeiro, Minas Gerais, Bahia, Espírito Santo e Santa Catarina (RICHARDS, 1978). Apresenta fundação do tipo independente, podendo construir suas colônias a partir de uma fêmea inseminada (haplometrose) ou pela associação de duas ou mais delas (pleometrose). Seus ninhos são constituídos por um único favo, preso ao substrato por um pedúnculo e não contêm envelope protetor (CARPENTER; MARQUES, 2001), sendo considerados pequenos em relação aos de outras espécies de fundação independente, com uma média de 40 (GOBBI; SIMÕES, 1988) a 70 (GUIMARÃES, 2008) células.

O período de desenvolvimento dos estágios imaturos (ovo, larva e pupa) foi estudado em algumas espécies pertencentes ao gênero *Mischocyttarus*, como: *Mischocyttarus drewseni* Saussure, 1857 (GIANNOTTI; TREVISOLI, 1993; JEANNE, 1972), *Mischocyttarus extinctus* (Zikán, 1935) (RAPOSO-FILHO, 1981), *Mischocyttarus atramentarius* Zikán, 1949 (SILVA, 1984), *Mischocyttarus latior* (Fox, 1898) (CECÍLIO, 1995) em várias localidades brasileiras, além de *Mischocyttarus flavitarsis* (Saussure, 1854) e *Mischocyttarus mexicanus* (Saussure, 1854) nos Estados Unidos (LITTE, 1977, 1979) e *Mischocyttarus labiatus* (Fabricius, 1804) na Colômbia (LITTE, 1981). A duração destes estágios em *M. cassununga* foi descrita por Giannotti e Fieri (1991) no município de Rio Claro – SP e por Guimarães (2008) no município de Juiz de Fora – MG, ambos localizados na região sudeste do Brasil. Contudo, estes autores não consideraram as diferentes fases em que se encontrava a colônia. Acredita-se que o padrão de desenvolvimento dos estágios imaturos de *M. cassununga* na região seja semelhante ao já registrado, não diferindo entre as fases de pré e pós-emergência.

As vespas sociais de fundação independente, de maneira geral, não possuem diferenciação morfológica entre as castas, havendo formação de uma hierarquia para o estabelecimento de suas posições no rank, muitas vezes considerada linear, estabelecida após conflitos de dominância. Depois de estabelecida, a fêmea  $\alpha$  se

torna a única ovipositora da colônia, mas ocasionalmente fêmeas subordinadas podem realizar oviposição em função do desenvolvimento ovariano, principalmente na fase de fundação da colônia, sendo seus ovos frequentemente ingeridos pela fêmea  $\alpha$  (GADAGKAR, 1991; JEANNE, 1972; PARDI, 1948; RÖSELER, 1991; RÖSELER; RÖSELER, 1989; SPRADBERRY, 1965; WEST-EBERHARD, 1969, 1986).

O comportamento de ingestão de ovos em função da dominância reprodutiva foi descrito primeiramente por Heldmann (1936) e o termo “oofagia diferencial” proposto por Gervet (1964). Prezoto e outros (2004) observaram que em *M. cassununga* há maior frequência de interações agressivas na fase de pré-emergência, pois a hierarquia ainda está sendo definida e as fêmeas tentam assegurar o controle pela dominância reprodutiva. Contudo, Pardi (1942) acredita que a oofagia não é somente motivada pela competição entre fêmeas, mas também por outras questões, como em substituição à atividade forrageadora, já que as fundadoras ingerem ovos (oofagia nutricional) e larvas quando as condições meteorológicas são adversas. Acredita-se que em colônias de *M. cassununga* seja encontrada uma maior frequência de oofagia, em colônias na fase de pré-emergência, independente das estações do ano, refletindo uma disputa pela dominância reprodutiva na colônia.

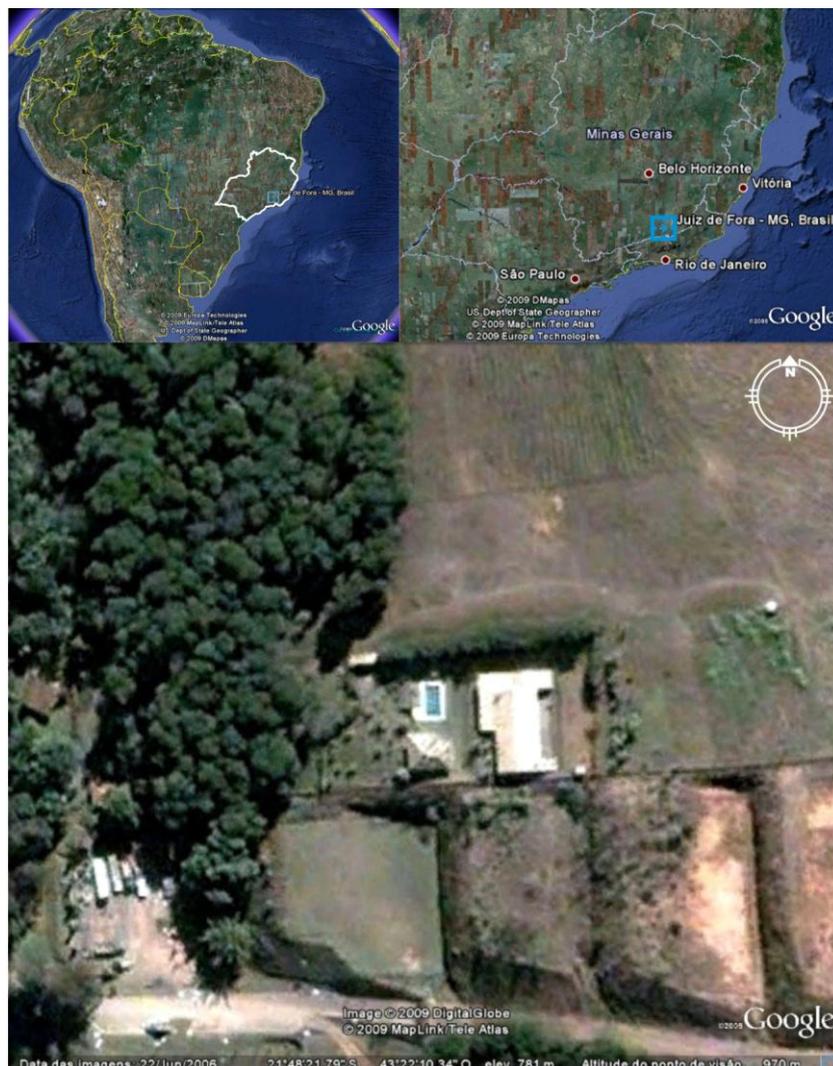
As colônias de *M. cassununga* estão amplamente distribuídas pelas regiões brasileiras e, além de serem consideradas pequenas, onde os indivíduos apresentam baixa agressividade (raramente utilizam o ferrão para defesa), os locais de nidificação geralmente são acessíveis aos observadores e muitas vezes associados às edificações humanas. Por isso, a espécie se torna um modelo adequado para pesquisas, já que trabalhos que abordam sua biologia e organização social são escassos. O conhecimento dessas características se faz necessário para melhor manejo e conservação da espécie, podendo representar uma importante ferramenta para estudos que abordem comparativamente o ambiente antropizado e o natural para a espécie.

Os objetivos deste trabalho foram caracterizar o desenvolvimento dos estágios imaturos e analisar a ocorrência de oofagia em *M. cassununga* durante as fases de pré e pós-emergência, bem como sua relação com os fatores climáticos em ambiente antropizado.

## 2.1 MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1.1 Área e período de estudo

O estudo foi realizado entre os meses de julho de 2008 e junho de 2009 no Sítio Santo André ( $21^{\circ}48'21''\text{S}$ ;  $43^{\circ}22'10''\text{W}$ ; com altitude média de 781 metros) localizado no município de Juiz de Fora, Estado de Minas Gerais, Zona da Mata Mineira, região Sudeste do Brasil (Mapa 1).



Mapa 1: Vista aérea do local de estudo (Sítio Santo André), localizado no município de Juiz de Fora, Minas Gerais, região sudeste do Brasil. Fonte: Google Earth, 2009.

O local de estudo é caracterizado por uma área preservada, uma de pastagem e uma região degradada ao redor de uma área construída, que apresenta 500m<sup>2</sup>. As colônias de *M. cassununga* estavam concentradas nas edificações humanas, ocupando aproximadamente 200m<sup>2</sup> e em alturas aproximadas de 2m em relação ao solo. A área foi selecionada para a realização do trabalho, pois há uma grande densidade de colônias ativas (mais de 50), sendo que estudos com a espécie têm sido desenvolvidos no local desde 2007.

Segundo a Classificação de Köppen (1970), o município apresenta clima do tipo Cwa (mesotérmico, verão chuvoso e quente). Informações do Plano Diretor de Juiz de Fora (JUIZ DE FORA, 1996) destacam que o clima apresenta duas estações bastante definidas: uma chuvosa (outubro a abril) e outra seca (maio a setembro), podendo ser considerado como tropical de altitude por corresponder a um tipo tropical influenciado pelos fatores altimétricos, já que as altitudes médias variam de 700 a 900 metros, contribuindo assim, para a amenização da temperatura.

Os dados climáticos do município (temperatura, umidade relativa do ar e precipitação) referentes ao período de estudo foram obtidos junto ao Laboratório de Climatologia e Análise Ambiental da Universidade Federal de Juiz de Fora (UFJF).

### **2.1.2 Objeto de estudo e registro das informações**

Foram acompanhadas 60 colônias de *M. cassununga* através de mapeamentos semanais, realizados sempre nas primeiras horas da manhã, período em que a maioria dos indivíduos adultos se encontrava na colônia, antes da intensificação das atividades de forrageio.

Em cada mapeamento, registrou-se o número de indivíduos adultos, número de células construídas, número de imaturos (ovos, larvas e pupas), além da fase de desenvolvimento em que se encontrava a colônia. O posicionamento dos ovos foi registrado em cada mapeamento. As larvas foram classificadas e denominadas como pequenas, médias e grandes, independente dos instares larvais, conforme proposto por Giannotti (1992).

A fase de desenvolvimento em que se encontrava a colônia seguiu-se a terminologia proposta por Jeanne (1972):

- Fase de pré-emergência: da fundação do ninho à emergência do primeiro adulto;
- Fase de pós-emergência: da emergência do primeiro adulto até o declínio.

### 2.1.2.1 Desenvolvimento dos estágios imaturos

Foram acompanhadas 60 colônias de *M. cassununga* em pré-emergência e 34 destas atingiram a pós-emergência através dos mapeamentos semanais para a determinação da duração média (dias) dos estágios imaturos. Foram analisados 200 ovos, 160 larvas e 120 pupas, sendo metade desta amostra obtida na fase de pré-emergência e a outra metade na pós-emergência.

O período médio de desenvolvimento desde ovo até a emergência do adulto foi gerado somando-se as médias obtidas para cada estágio separadamente.

Para se verificar a relação entre o período médio de desenvolvimento dos estágios imaturos e as estações do ano, a duração dos mesmos ovos, larvas e pupas foram distribuídas de acordo com sua ocorrência em cada estação (Tabela 1), sendo considerada como estação seca os dados obtidos de julho a setembro de 2008 e de maio a junho de 2009 e estação chuvosa entre outubro de 2008 e abril de 2009. A duração dos estágios imaturos foi distribuída de acordo com a ocorrência dos mesmos em cada mês e relacionada com as médias das variáveis climáticas (temperatura, umidade relativa do ar e pluviosidade).

Tabela 1: Quantidade de eventos ocorridos nas estações do ano referentes à duração do desenvolvimento dos estágios imaturos nas colônias de *Mischocyttarus cassununga* no município de Juiz de Fora, MG entre julho de 2008 e junho de 2009.

	Estação Seca	Estação Chuvosa	Total
Ovo	49	151	200
Larva	37	123	160
Pupa	18	102	120

Fonte: a autora.

### 2.1.2.2 Ocorrência de oofagia

Foram mapeadas semanalmente 15 colônias de *M. cassununga* da fase de pré-emergência até o abandono para verificação da ocorrência de oofagia nas fases de pré e pós-emergência. As colônias foram utilizadas devido ao registro de oofagia nas duas fases de desenvolvimento e foram denominadas como M1, M2, M3... até M15. Através dos mapeamentos, determinou-se o posicionamento dos ovos em cada célula, verificando-se a substituição dos mesmos. Foi considerada a mesma quantidade de dias de observações para as duas fases de desenvolvimento de cada colônia.

A ocorrência de oofagia foi relacionada com o número de dias de duração da fase de desenvolvimento, com a quantidade média de adultos e de células do ninho durante as fases de pré e pós-emergência. A oofagia foi relacionada com as estações do ano e com sua ocorrência por mês, sendo considerada como estação seca os dados obtidos de julho a setembro de 2008 e de maio a junho de 2009 e como estação chuvosa os dados entre outubro de 2008 e abril de 2009.

### 2.1.3 Análises estatísticas

A normalidade dos dados foi submetida ao teste de Kolmogorov-Smirnov e uma estatística não paramétrica foi utilizada, já que os dados não apresentaram distribuição normal.

O período de desenvolvimento dos estágios imaturos entre as fases de pré e pós-emergência, bem como a duração destes estágios entre as estações do ano foram submetidos ao teste estatístico de Mann-Whitney, que também foi utilizado para a verificação de diferença da razão entre número de oofagia/dia, número de oofagia/adulto e número de oofagia/célula nas fases de pré e pós-emergência.

Para verificação de correlação entre o período de desenvolvimento dos estágios imaturos por mês e as variáveis climáticas, bem como a ocorrência de oofagia em relação às variáveis climáticas foi utilizado o teste de Correlação de Spearman. Para a verificação de diferença na ocorrência de oofagia entre as fases

de desenvolvimento estudadas, bem como entre as estações do ano utilizou-se o teste do Qui-quadrado.

Os testes foram aplicados utilizando-se o programa estatístico *freeware* Bioestat 5.0<sup>®</sup>.

## 2.2 RESULTADOS

### 2.2.1 Desenvolvimento dos estágios imaturos

A duração média para o desenvolvimento dos estágios imaturos de *M. cassununga* durante as fases de pré e pós-emergência estão demonstradas na Tabela 2. Não houve diferença significativa para o período de desenvolvimento de ovos (U=4368; p=0,123), larvas (U=3006,5; p=0,509) e pupas (U=1695; p=0,582) entre as fases de pré e pós-emergência.

Tabela 2: Média ( $\bar{X}$ ), desvio padrão (S) e amplitude (ampl) da duração (dias) dos estágios imaturos de *Mischocyttarus cassununga* nas fases de pré e pós-emergência no município de Juiz de Fora, MG entre julho de 2008 e junho de 2009.

	Pré-emergência $\bar{X} \pm S(\text{ampl})$	Pós-emergência $\bar{X} \pm S(\text{ampl})$
Ovo	13,2 $\pm$ 4,2(6-24)	14,4 $\pm$ 5,2(6-28)
Larva	34,8 $\pm$ 11,9(15-69)	32,2 $\pm$ 7,7(18-55)
Pupa	17,4 $\pm$ 6(7-29)	18,5 $\pm$ 5,3(6-29)

Fonte: a autora.

A média registrada do período de duração desde a fase de ovo até a emergência do adulto foi de aproximadamente 65 dias para ambas as fases de desenvolvimento estudadas.

Em relação às estações do ano, não foi verificada diferença significativa para as médias dos períodos de duração de ovos (U=3616,5; p=0,814), larvas (U=2149,5; p=0,61) e pupas (U=859,5; p=0,667) entre as estações seca e chuvosa (Tabela 3).

Tabela 3: Média ( $\bar{X}$ ), desvio padrão (S) e amplitude (ampl) da duração (dias) dos estágios imaturos de *Mischocyttarus cassununga* nas estações seca e chuvosa no município de Juiz de Fora, MG entre julho de 2008 e junho de 2009.

	Estação Seca $\bar{X} \pm S(\text{ampl})$	Estação Chuvosa $\bar{X} \pm S(\text{ampl})$
Ovo	13,6 $\pm$ 4,8(6-24)	13,8 $\pm$ 4,8(6-28)
Larva	33,5 $\pm$ 8,3(17-50)	33,5 $\pm$ 10,6(15-69)
Pupa	18,6 $\pm$ 5,6(9-27)	17,8 $\pm$ 5,7(6-29)

Fonte: a autora.

Quando foi considerado o desenvolvimento dos estágios imaturos em relação aos meses de estudo, não foi observada correlação entre as médias dos períodos de desenvolvimento de ovo ( $r=0,333$ ;  $p=0,29$ ), larva ( $r=0,301$ ;  $p=0,335$ ) e pupa ( $r=0,119$ ;  $p=0,713$ ) com a variável temperatura e entre ovo ( $r=0,493$ ;  $p=0,103$ ), larva ( $r=0,315$ ;  $p=0,31$ ) e pupa ( $r=0,168$ ;  $p=0,602$ ) com umidade relativa do ar. Em relação à pluviosidade, não houve correlação entre os estágios de larva ( $r=0,294$ ;  $p=0,354$ ) e pupa ( $r=0,217$ ;  $p=0,499$ ), porém constatou-se correlação entre ovo ( $r=0,62$ ;  $p=0,031$ ) (Gráfico 1).

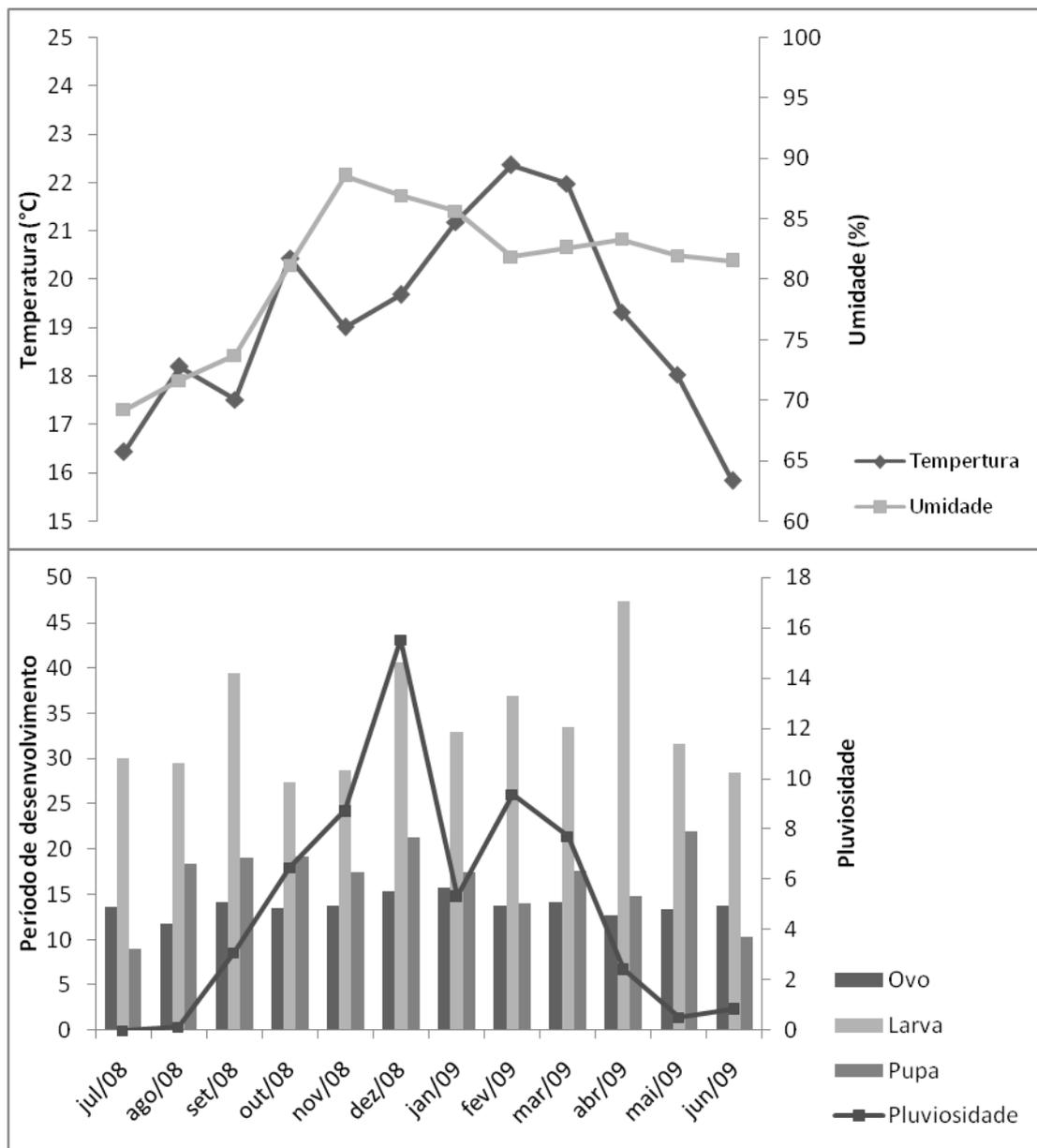


Gráfico 1: Período de desenvolvimento médio mensal dos estágios imaturos (ovo, larva e pupa) registrado para as colônias de *Mischoctytarus cassununga* e médias mensais das variáveis climáticas entre julho de 2008 a junho de 2009, no município de Juiz de Fora, MG. Fonte: a autora.

### 2.2.2 Ocorrência de oofagia

Foram registradas 237 ocorrências de oofagia em *M. cassununga*, sendo encontrada maior incidência em colônias na fase de pré (n=145) em relação a colônias na pós-emergência (n=92), registrando-se diferença significativa entre as duas fases ( $\chi^2=11,852$ ;  $p=0,007$ ) (Tabela 4). A ocorrência média de oofagia foi de

9,7±8,7(1-32) em colônias na fase de pré-emergência e de 6,1±4,6(1-13) em colônias na pós-emergência.

O registro de oofagia ocorreu independentemente da duração (em dias) do estágio de desenvolvimento da colônia, já que os maiores valores de oofagia foram encontrados em colônias que não apresentaram as maiores durações em pré-emergência (M4, M5 e M7) e em pós-emergência (M4, M5 e M14). A colônia M1, que apresentou a maior duração, teve índices de oofagia inferiores a seis e quatro colônias em pré e pós-emergência, respectivamente (Tabela 4).

O número de oofagia também não se mostrou relacionado com a média de adultos nas colônias em pré-emergência, já que em colônias que apresentaram baixa ocorrência de oofagia, houve médias elevadas de adultos (M2 e M15). Porém, nas duas colônias que apresentaram os maiores valores de oofagia, também registrou-se os maiores valores de adultos (M4 e M7). Em pós-emergência, as colônias que apresentaram maior número de oofagia não foram aquelas com maior média de adultos (M4, M5 e M14) (Tabela 4).

Em relação à média de células, a quantidade de oofagia ocorreu independentemente nas duas fases de desenvolvimento. Embora nas colônias M4 e M7 em pré-emergência houve maior média de células e maior ocorrência de oofagia, nas colônias M12, M14 e M15 isto não aconteceu, já que a quantidade de oofagia foi baixa, mesmo com médias elevadas de células. A mesma tendência se repetiu em colônias em fase de pós-emergência, em que colônias com maior ocorrência de oofagia não apresentaram maiores médias de células (M4 e M5) (Tabela 4).

Tabela 4: Duração (dias), média ( $\bar{X}$ ), desvio padrão (S) e amplitude (ampl) de adultos e de células, número de oofagia em colônias de *Mischocyttarus cassununga* durante as fases de pré e pós-emergência no município de Juiz de Fora, MG entre julho de 2008 e junho de 2009.

Colônia	Pré-emergência						Pós-emergência					
	Início	Final	Duração (dias)	Adultos $\bar{X} \pm S(\text{ampl})$	Células $\bar{X} \pm S(\text{ampl})$	Oofagia (n)	Início	Final	Duração (dias)	Adultos $\bar{X} \pm S(\text{ampl})$	Células $\bar{X} \pm S(\text{ampl})$	Oofagia (n)
M1	30/7/2008	11/11/2008	105	1,4 $\pm$ 1(0-3)	11,5 $\pm$ 6,4(7-26)	12	12/11/2008	24/2/2009	105	2,1 $\pm$ 1,3(0-4)	33,6 $\pm$ 2,6(28-35)	8
M2	24/7/2008	21/9/2008	60	2 $\pm$ 0,7(1-3)	11,4 $\pm$ 1,4(7-12)	13	22/9/2008	20/11/2008	60	1,3 $\pm$ 1,2(0-3)	14,7 $\pm$ 1,8(12-16)	5
M3	19/8/2008	8/9/2008	21	0,6 $\pm$ 0,5(0-1)	8,8 $\pm$ 0,4(8-9)	1	9/9/2008	29/9/2008	21	0,7 $\pm$ 0,2(0-1)	9,7 $\pm$ 0,5(9-10)	4
M4	11/8/2008	28/9/2008	49	3,8 $\pm$ 1,2(2-5)	22,6 $\pm$ 2,6(16-25)	21	29/9/2008	16/11/2008	49	3,7 $\pm$ 0,8(2-5)	25,7 $\pm$ 1,3(25-28)	13
M5	25/8/2008	20/11/2008	88	1,4 $\pm$ 0,6(0-2)	13,9 $\pm$ 3,2(8-18)	16	21/11/2008	16/2/2009	88	2,2 $\pm$ 1,2(0-4)	26,4 $\pm$ 2,5(22-29)	13
M6	19/9/2008	2/12/2008	75	0,8 $\pm$ 0,4(0-1)	8,6 $\pm$ 1,7(7-13)	9	3/12/2008	15/2/2009	75	0,6 $\pm$ 0,7(0-2)	13	3
M7	29/9/2008	2/12/2008	65	3,7 $\pm$ 1,1(2-5)	30,4 $\pm$ 20,5(4-61)	32	3/12/2008	5/2/2009	65	5,6 $\pm$ 3(3-10)	61,7 $\pm$ 1,3(61-64)	7
M8	6/10/2008	11/12/2008	67	0,9 $\pm$ 0,7(0-2)	12,3 $\pm$ 10,9(3-36)	15	12/12/2008	16/2/2009	67	3,1 $\pm$ 1,4(1-5)	37	6
M9	6/10/2008	22/12/2008	78	0,8 $\pm$ 0,4(0-1)	9,5 $\pm$ 3,8(4-14)	9	23/12/2008	10/3/2009	78	1,8 $\pm$ 0,7(1-3)	20,1 $\pm$ 5,3(14-26)	3
M10	7/11/2008	29/12/2008	53	1	8 $\pm$ 0,6(7-9)	3	30/12/2008	20/2/2009	53	0,8 $\pm$ 0,4(0-1)	10,7 $\pm$ 1,4(9-12)	1
M11	9/1/2009	24/2/2009	47	1,2 $\pm$ 0,4(1-2)	15,4 $\pm$ 5,4(7-19)	4	25/2/2009	12/4/2009	47	1,4 $\pm$ 0,5(1-2)	19	1
M12	15/1/2009	16/3/2009	61	1,7 $\pm$ 0,8(1-3)	18,8 $\pm$ 7,7(10-32)	3	17/3/2009	16/5/2009	61	4,1 $\pm$ 2(2-7)	40,6 $\pm$ 8,1(32-48)	12
M13	2/2/2009	16/3/2009	43	1,3 $\pm$ 0,5(1-2)	8,8 $\pm$ 0,5(8-9)	2	17/3/2009	28/4/2009	43	0,6 $\pm$ 0,5(0-1)	9	1
M14	6/2/2009	16/3/2009	39	1,8 $\pm$ 0,5(1-2)	22,8 $\pm$ 9,7(13-36)	2	17/3/2009	24/4/2009	39	2,2 $\pm$ 1,6(1-5)	48,2 $\pm$ 2,6(46-51)	13
M15	29/4/2009	17/5/2009	19	3,5 $\pm$ 2,1(2-5)	19	3	18/5/2009	5/6/2009	19	5	25,5 $\pm$ 4,9(22-29)	2
Total			870			145			870			92

Fonte: a autora.

Com base na Tabela 4, calculou-se as razões entre oofagia e as demais variáveis (dias, adultos e células) para as duas fases de desenvolvimento, sendo observado que em 12, 11 e 13 das colônias, a razão oofagia/dia, oofagia/adulto e oofagia/célula foi superior na fase de pré-emergência, respectivamente, constatando que as médias de todas as variáveis foram superiores na pré-emergência (Tabela 5).

Não foi verificada diferença significativa para a razão entre oofagia/dia ( $U=85$ ;  $p=0,254$ ) e para a razão entre oofagia/adulto ( $U=73$ ;  $p=0,101$ ). Contudo, foi observada diferença significativa para a razão entre oofagia/célula ( $U=58$ ;  $p=0,023$ ) em colônias em fases de pré e pós-emergência (Gráfico 2).

Tabela 5: Razão entre oofagia por dia por colônia, entre média de célula e média de adulto, média ( $\bar{X}$ ), desvio padrão (S) e amplitude (ampl) nas colônias de *Mischocyttarus cassununga* durante as fases de pré e pós-emergência no município de Juiz de Fora, MG entre julho de 2008 e junho de 2009.

Colônia	Pré-emergência			Pós-emergência		
	Oofagia/dia	Oofagia/adulto	Oofagia/célula	Oofagia/dia	Oofagia/adulto	Oofagia/célula
M1	0,11	8,57	1,04	0,08	3,81	0,24
M2	0,22	6,5	1,14	0,08	3,85	0,34
M3	0,05	1,67	0,11	0,19	5,71	0,41
M4	0,43	5,53	0,93	0,25	3,51	0,51
M5	0,18	11,43	1,15	0,15	5,91	0,49
M6	0,12	11,25	1,05	0,04	5	0,23
M7	0,49	8,65	1,05	0,11	1,25	0,11
M8	0,22	16,67	1,22	0,09	1,93	0,16
M9	0,12	11,25	0,95	0,04	1,67	0,15
M10	0,06	3	0,38	0,02	1,25	0,09
M11	0,08	3,33	0,26	0,02	0,71	0,05
M12	0,05	1,77	0,16	0,2	2,93	0,3
M13	0,05	1,54	0,23	0,02	1,67	0,11
M14	0,05	1,11	0,09	0,33	5,91	0,27
M15	0,16	0,86	0,16	0,11	0,4	0,08
$\bar{X} \pm S(\text{ampl})$	0,16±0,14(0,05-0,5)	6,21±4,9(0,86-16,67)	0,66±0,46 (0,09-1,22)	0,12±0,09(0,02-0,33)	3,03±1,94(0,4-5,9)	0,24±0,15(0,05-0,51)

Fonte: a autora.

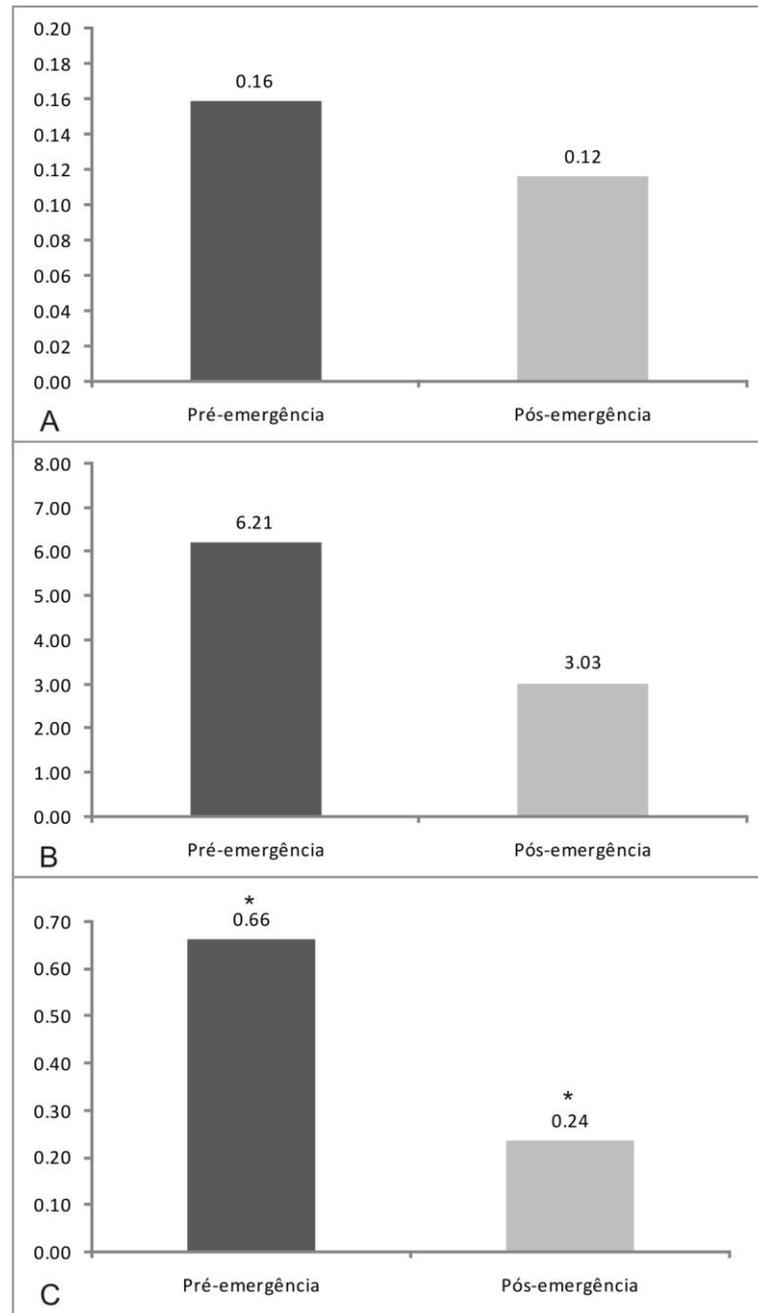


Gráfico 2: Número médio de oofagia registrado por colônia de *Mischocyttarus cassununga* em fases de pré e pós-emergência entre julho de 2008 a junho de 2009 no município de Juiz de Fora, MG: A) razão entre oofagia por dia, B) razão entre oofagia por adulto e C) razão entre oofagia por célula. Barras com (\*) apresentam diferença significativa entre si.

Fonte: a autora.

Em relação às estações do ano, registrou-se maior ocorrência de oofagia durante a estação chuvosa (n=175) do que em relação à estação seca (n=62) ( $\chi^2=53,878$ ;  $p<0,001$ ). Foi verificada ocorrência de oofagia em todos os meses do ano, exceto em julho de 2008 e junho de 2009, sendo a maior incidência encontrada

entre os meses de setembro e dezembro de 2008. Contudo, não houve correlação entre a ocorrência de oofagia e as variáveis climáticas temperatura ( $r=0,208$ ;  $p=0,516$ ), umidade relativa do ar ( $r=0,346$ ;  $p=0,271$ ) e pluviosidade ( $r=0,455$ ;  $p=0,137$ ) (Gráfico 3).

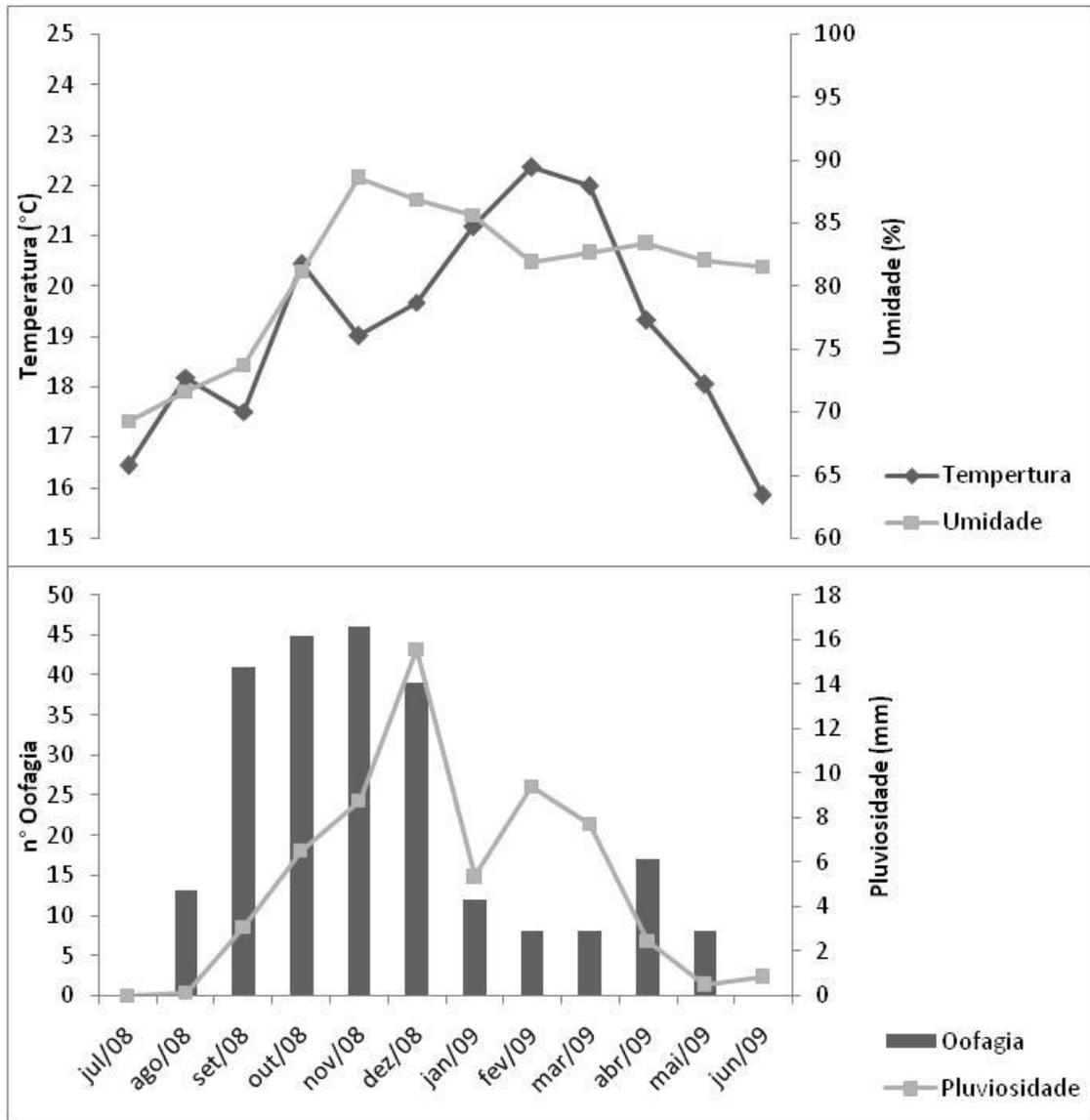


Gráfico 3: Número de ocorrência mensal de oofagia registrada para as colônias de *Mischocyttarus cassununga* e médias mensais das variáveis climáticas entre julho de 2008 a junho de 2009 no município de Juiz de Fora, MG.

Fonte: a autora.

## 2.3 DISCUSSÃO

### 2.3.1 Desenvolvimento dos estágios imaturos

Os resultados deste estudo se assemelham aos de Giannotti e Fieri (1991) que estudaram a duração dos estágios imaturos independente da fase de desenvolvimento da colônia de *M. cassununga*, que verificaram um período de desenvolvimento médio de  $13,2 \pm 2,7$  (9-26) dias para ovos,  $32,6 \pm 7$  (16-54) para larvas,  $15,6 \pm 4,4$  (6-29) dias para pupas e uma média de 61 dias desde a fase de ovo até a emergência do adulto. Guimarães (2008) também encontrou resultados semelhantes para a mesma espécie, com duração média de  $13 \pm 5,4$  (5-22) dias para ovos,  $28,2 \pm 6,3$  (18-44) para larvas e  $17,8 \pm 6,5$  (7-38) para pupas e uma média de 59 dias desde a fase de ovo até a emergência do adulto.

A proximidade encontrada entre os valores registrados provavelmente se deve à semelhança entre as áreas de estudo, que estão localizadas em ambiente antropizado e em regiões geográficas próximas umas das outras. Os resultados obtidos também se assemelham aos de trabalhos com outras espécies de *Mischocyttarus* realizados na região sudeste do Brasil (CECÍLIO, 1995; RAPOSO-FILHO, 1981; SILVA, 1984).

Trabalhos realizados em diferentes localidades com outras espécies de *Mischocyttarus* podem ser comparados com este estudo, como o de Jeanne (1972), que encontrou uma média de 11,1 dias para ovos, 20,2 para larvas e 14,8 para pupas (total de 46 dias) em *M. drewseni*. Litte (1977, 1979 e 1981) registrou um período médio de 13,9, 14,1 e 16,1 dias para o desenvolvimento de ovos de *M. mexicanus*, *M. flavitarsis* e *M. labiatus*, respectivamente. Para o período de larva, essa média foi de 24,8, 23,1 e 16,1 dias e a duração do estágio de pupa foi de 16,3, 20,7 e 16,3 dias para as três espécies. O período de desenvolvimento do ovo até a emergência do adulto foi de aproximadamente 55, 57 e 49 dias para *M. mexicanus*, *M. flavitarsis* e *M. labiatus*, respectivamente.

A espécie *M. extinctus* foi estudada por Raposo-Filho (1981), que verificou um período médio de 11,4, 20,6 e 16,7 dias para o desenvolvimento de ovos, larvas e pupas, respectivamente (total de 49 dias). Já Silva (1984) registrou uma média de

12,7 dias para ovos, 25,1 para larvas e 16,7 para pupas (total de 55 dias) em *M. altramentarius*. Giannotti e Trevisoli (1993) encontraram uma média de 15,1 para ovos, 26,5 para larvas e 18,9 para pupas (total de 58 dias) para *M. drewseni*. De maneira geral, observa-se que o período de desenvolvimento desde a fase de ovo até a emergência do adulto foi menor nos outros trabalhos, devido ao menor período de desenvolvimento de larvas.

Cecílio (1995) estudou o período médio de desenvolvimento dos estágios imaturos em colônias em fases de pré e pós-emergência de *Mischocyttarus latior* (Fox, 1898) e observou que o período médio de duração de ovos foi de 10,72 dias, o de larvas foi de 23,05 e o de pupas 14,4 dias em pré-emergência. Já em pós-emergência os valores foram de 14,28 dias para ovos, 38,79 para larvas e 16,62 para pupas. O período médio de duração da postura do ovo até a emergência do adulto foi de 48 e 68 dias em pré e pós-emergência, respectivamente. O autor encontrou uma duração menor do estágio de larva durante a fase de pré-emergência, o que pode estar relacionado a diversos fatores. Jeanne (1972) aponta que o período de desenvolvimento de larvas pode estar relacionado a fatores como a variação das taxas de alimentação nas diferentes fases de desenvolvimento em que se encontra a colônia.

Neste estudo, foi observado menor período de desenvolvimento do estágio de larva de *M. cassununga* durante a fase de pós-emergência, o que pode estar relacionado com a maior quantidade de mão-de-obra disponível, ou seja, a colônia possui mais indivíduos prontos a auxiliar no cuidado com a prole, trazendo maior quantidade de alimentos para a sobrevivência dos imaturos. Somando-se a isso, nas proximidades do local de estudo há uma área de ambiente natural, que pode favorecer o fluxo constante de recursos trazidos às colônias.

O fato da elevação dos valores das variáveis climáticas durante a estação chuvosa não ter acelerado a duração do período de desenvolvimento pode ser explicado pela razão desta duração dos estágios imaturos, especialmente o de larva, estar mais relacionada com a fase de desenvolvimento em que se encontra a colônia.

Cecílio (1995) também considerou as estações do ano para a determinação do período de desenvolvimento dos estágios imaturos de *M. latior* e registrou uma média de 14,5 dias para ovos, 19,6 para larvas e 15,4 para pupas no verão. Já no inverno, a média foi de 14,8 dias para ovos, 44,8 para larvas e 17,4 para pupas.

Diferentemente do que o encontrado neste estudo houve um aumento no período de duração do estágio de larva no inverno se comparado com o verão.

Guimarães (2008) observou em *M. cassununga* que o aumento da temperatura promoveu uma aceleração do período de desenvolvimento dos estágios imaturos. Durante a estação seca, as médias foram de 14,5 dias para ovos, 29,4 para larvas e 19 para pupas, período no qual a média de temperatura foi de 19,4°C. Na estação chuvosa, quando a média de temperatura foi de 22,75°C, a duração foi de 11,4 dias para ovos, 27,3 para larvas e 15,3 para pupas. Estes dados podem estar relacionados com a menor disponibilidade de alimentos no ambiente durante o inverno, o que dificulta a alimentação das larvas e influencia negativamente a atividade forrageadora, promovendo maior duração em seu período de desenvolvimento. Outro ponto a ser destacado é que os valores registrados para temperatura no presente estudo foram inferiores (17,2°C na estação seca e 20,6°C na estação chuvosa) aos encontrados por Guimarães (2008) e podem não ter sido suficientemente elevados para produzir uma aceleração no período de desenvolvimento dos estágios.

### **2.3.2 Ocorrência de oofagia**

A maior ocorrência de oofagia encontrada em colônias em fase de pré-emergência indica a existência de uma maior frequência de interações de dominância em *M. cassununga* nesta fase, pois a hierarquia ainda está sendo determinada e as fêmeas disputam pela dominância reprodutiva. Esta situação está de acordo com o estudo realizado por Prezoto e outros (2004) com *M. cassununga*, em que foi observado que na fase de pré-emergência há maiores interações agressivas entre os indivíduos, pois as fêmeas necessitam assegurar seu papel na hierarquia, bem como o controle da oviposição, já que qualquer fundadora pode se tornar a fêmea  $\alpha$ . Por isso, o fato de não ter sido verificada relação entre a oofagia e a quantidade de adultos, de células e a duração da fase de desenvolvimento da colônia sugere que estes fatores não sejam determinantes para a ocorrência deste comportamento, mas sim a fase de desenvolvimento em que se encontra a colônia.

Alguns trabalhos realizados com outras espécies de vespas sociais de fundação independente destacaram a ocorrência de oofagia diferencial, sempre relacionada à organização social e, de maneira geral, demonstraram que as fêmeas que ocupam as primeiras posições na hierarquia de dominância realizam o comportamento de oofagia mais frequentemente do que as demais e que uma ou duas destas fêmeas são responsáveis pela oviposição (CERVO, 1994; JEANNE, 1972; NODA et al., 2001; O'DONNELL, 1998; PARDI, 1942, 1948; RÖSELER; RÖSELER, 1989; STRASSMANN, 1981, 1983; SUZUKI, 1996; WEST-EBERHARD, 1969; WEST-EBERHARD).

Trabalhos que abordaram etogramas de algumas espécies de vespas de fundação independente também registraram o comportamento de oofagia, descrevendo-o como um evento em que o indivíduo insere a cabeça no interior de uma célula que contém um ovo, remove o ovo da célula e o ingere, sendo também reportado como característico de fêmeas dominantes (GIANNOTTI, 1999, 2001; GIANNOTTI; MACHADO, 1999; GRAZINOLI, 2006; SINZATO; PREZOTO, 2000). Contudo, a metodologia utilizada neste trabalho não permitiu qualificar o tipo de oofagia em nutricional ou diferencial, mas os dados apontam para uma maior ocorrência como consequência do tipo de organização social.

A não existência de correlação entre a ocorrência de oofagia e as variáveis climáticas pode indicar que este comportamento está mais intimamente relacionado com a fase de desenvolvimento da colônia. Contudo, a maior incidência de oofagia registrada durante a estação chuvosa pode estar relacionada com o período de duração das colônias, que se concentrou mais nesta estação, principalmente aquelas que se encontravam em fase de pré-emergência. Isto está de acordo com o estudo realizado por Guimarães (2008) que abordou a fenologia de *M. cassununga* e encontrou uma concentração maior de novas fundações neste período do ano.

A maior ocorrência de oofagia observada nos meses em que os níveis de pluviosidade foram mais elevados pode demonstrar uma relação desta variável com a atividade forrageadora da espécie e indiretamente com a ocorrência de oofagia nutricional, já que a atividade forrageadora de *M. cassununga* não é favorecida com o aumento das chuvas e pode ser reduzida quando as condições são adversas (CASTRO, 2007). Trabalhos realizados com outras espécies de vespas sociais de fundação independente (ANDRADE; PREZOTO, 2001; GIANNOTTI et al., 1995; PREZOTO et al., 1994) e enxameantes (ELISEI et al., 2005, 2008; LIMA;

PREZOTO, 2003; PAULA et al., 2003; RESENDE et al., 2001; RIBEIRO JÚNIOR et al., 2006) demonstraram que os fatores ambientais têm influência na atividade forrageadora, que é intensificada quando a temperatura e a luminosidade são mais elevadas. Quando as condições são adversas, a redução da atividade forrageadora faz com que os indivíduos deixem de coletar alimentos para adultos e imaturos, o que pode favorecer o aumento de oofagia nutricional.

As dificuldades em se mensurar o comportamento de oofagia tornam visível a carência de estudos nesta área, que são relevantes para melhor entendimento da organização social e ecologia comportamental da espécie.

### 3 RELAÇÃO ENTRE AS INTERAÇÕES DE DOMINÂNCIA E A ATIVIDADE FORRAGEADORA DA VESPA SOCIAL *Mischocyttarus cassununga* (VON IHERING, 1903) (HYMENOPTERA, VESPIDAE)

As vespas sociais de fundação independente podem iniciar suas colônias por meio de uma única fêmea inseminada (haplometrose) ou através de uma associação destas fêmeas (pleometrose). Como praticamente não existe diferenciação morfológica entre as castas, o papel social dos indivíduos na colônia pode ser determinado por meio de interações agonísticas. As interações levam ao estabelecimento de uma hierarquia de dominância, cujo rank é positivamente correlacionado com o grau de sucesso reprodutivo direto, já que o indivíduo  $\alpha$  se torna o responsável pela oviposição (JEANNE, 1972; PARDI, 1948; SPRADBERRY, 1965; WEST-EBERHARD, 1969, 1986).

As interações de dominância e subordinação são comuns nos gêneros de vespas que apresentam organização social classificada como primitiva, ocorrendo em colônias pleometróticas e durante a fase de pós-emergência, mas a intensidade e a frequência destas interações variam de um grupo para outro (GADAGKAR, 1991; ITÔ, 1984, 1985; RÖSELER, 1991). Trabalhos realizados com espécies pertencentes aos gêneros *Mischocyttarus* Saussure, 1853 (MURAKAMI; SHIMA, 2006; NODA et al., 2001; PREZOTO et al., 2004) e *Polistes* Latreille, 1802 (OLIVEIRA et al., 2006; SOUZA et al., 2010) de maneira geral demonstraram que a hierarquia de dominância pode ser definida logo no início da fundação da colônia (pré-emergência), com disputas intensas nesta fase ou depois que os primeiros indivíduos emergem (pós-emergência). À medida que a colônia se desenvolve, os níveis de interações de dominância pela fêmea  $\alpha$  podem decrescer ou aumentar.

Em colônias haplometróticas, a fundadora exibe uma totipotência, sendo responsável pela reprodução e manutenção da colônia. Já nas fundações pleometróticas, a fêmea  $\alpha$  se concentra em atividades ligadas à reprodução, enquanto as demais (subordinadas) são responsáveis pelo forrageio e manutenção da colônia (JEANNE, 1991; PARDI, 1942, 1948; RÖSELER, 1991; SPRADBERRY, 1965; WEST-EBERHARD, 1969). Nestes casos, a fêmea  $\alpha$  pode se limitar a forragear apenas material para construção do ninho e as outras ficam encarregadas de forragear os recursos que demandam mais gasto energético, como proteína e

carboidrato (GADAGKAR, 1991; HUNT, 1991, 2007; JEANNE, 1972, 1991; O'DONNELL, 1998; O'DONNELL; JEANNE, 1995).

Colônias recém fundadas podem ser favorecidas quando iniciadas por pleometrose, processo que pode apresentar benefícios ecológicos e comportamentais, favorecendo o aumento da produtividade, o sucesso da colônia, maior chance de sobrevivência da prole, além de defesa mais eficaz contra inimigos naturais (GIANNOTTI; MANSUR, 1993; ITÔ, 1985; SINZATO; PREZOTO, 2000; TANNURE; NASCIMENTO, 1999; TIBBETTS; REEVE, 2003; WEST-EBERHARD, 1969).

A espécie *Mischocyttarus cassununga* (von Ihering, 1903) apresenta fundação do tipo independente e seu ninho não contém envelope protetor (CARPENTER; MARQUES, 2001), sendo encontrada no Brasil central, principalmente nos estados de São Paulo, Rio de Janeiro e Minas Gerais e também na Bahia, Espírito Santo e Santa Catarina (RICHARDS, 1978).

Apesar de ser amplamente encontrada no território brasileiro, apresentar baixa agressividade (já que possui o aparelho de ferrão atrofiado), possuir pequeno número de indivíduos e nidificar em locais acessíveis, geralmente associados a edificações e a presença humana (PREZOTO et al. 2007), poucos trabalhos foram desenvolvidos com a espécie. Estes estudos abordaram principalmente aspectos da dinâmica populacional (GOBBI; SIMÕES, 1988; SIMÕES et al., 1985), morfologia externa e duração dos estágios imaturos (GIANNOTTI; FIERI, 1991; GIANNOTTI; SILVA, 1993; GUIMARÃES, 2008), comportamentos de nidificação (PREZOTO; NASCIMENTO, 1999), produtividade das colônias (GUIMARÃES, 2008; PENNA et al., 2007), estocagem de carboidrato (GUIMARÃES et al., 2008), sucesso das colônias, parasitóides associados (GUIMARÃES, 2008) e organização social (MURAKAMI; SHIMA, 2009).

Os trabalhos de Prezoto e outros (2004), Murakami e Shima (2006) e Murakami e outros (2009) abordaram aspectos do sistema hierárquico da espécie, demonstrando algumas características de fêmeas  $\alpha$  e subordinadas. Contudo, questões ligadas à organização social com especial referência entre a relação hierárquica e o forrageio de *M. cassununga* ainda não foram investigados. Desta forma, este trabalho visa de maneira pioneira abordar estes aspectos, já que trabalhos mais detalhados sobre o assunto são relevantes para melhor entendimento da organização social do gênero.

Assim, espera-se que em fundações pleométricas de *M. cassununga* as interações de dominância exibidas pela fêmea  $\alpha$  ajudem a estabelecer o ritmo de atividade forrageadora da colônia e, acredita-se que exista um controle externo (estimulação pelas forrageadoras) e um controle social interno (controle da fêmea  $\alpha$ ) sobre o forrageio, como observado por Reeve e Gamboa (1987) ao estudar a espécie *Polistes fuscatus* (Fabricius, 1793).

Os objetivos deste trabalho foram identificar e relacionar as interações de dominância com a atividade forrageadora, além de verificar a participação da fêmea  $\alpha$  no controle das atividades das forrageadoras em colônias de *M. cassununga* nas fases de pré e pós-emergência em ambiente antropizado.

### 3.1 MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1.1 Área e período de estudo

O estudo foi realizado entre os meses de julho de 2008 e abril de 2009 no Sítio Santo André (21°48'21"S; 43°22'10"W; com altitude média de 781 metros) localizado no município de Juiz de Fora, Estado de Minas Gerais, Zona da Mata Mineira, região Sudeste do Brasil (Mapa 2).

O local de estudo é caracterizado por uma área preservada, uma de pastagem e uma região degradada ao redor de uma área construída, que apresenta 500m<sup>2</sup>. As colônias de *M. cassununga* estavam concentradas nas edificações humanas, ocupando aproximadamente 200m<sup>2</sup> e em alturas aproximadas de 2m em relação ao solo. A área foi selecionada para a realização do trabalho, pois há uma grande densidade de colônias ativas (mais de 50), sendo que estudos com a espécie têm sido desenvolvidos no local desde 2007.

Segundo a Classificação de Köppen (1970), o município apresenta clima do tipo Cwa (mesotérmico, verão chuvoso e quente). Informações do Plano Diretor de Juiz de Fora (JUIZ DE FORA, 1996) destacam que o clima apresenta duas estações bastante definidas: uma chuvosa (outubro a abril) e outra seca (maio a setembro), podendo ser considerado como tropical de altitude por corresponder a um tipo

tropical influenciado pelos fatores altimétricos, já que as altitudes médias variam de 700 a 900 metros, contribuindo assim, para a amenização da temperatura.



Mapa 2: Vista aérea do local de estudo (Sítio Santo André), localizado no município de Juiz de Fora, Minas Gerais, região sudeste do Brasil. Fonte: Google Earth, 2009.

### 3.1.2 Objeto de estudo

Foram realizados mapeamentos semanais em 11 colônias pleométricas de *M. cassununga*, onde se registrou o número de células do ninho, número de ovos, larvas, pupas e adultos, além da fase de desenvolvimento que se encontrava cada colônia. Contudo, apenas cinco destas colônias chegaram à fase de produção de adultos, sendo acompanhadas desde a fundação até a emergência dos indivíduos.

A terminologia proposta por Jeanne (1972) foi utilizada para a determinação da fase de desenvolvimento das colônias:

- Fase de pré-emergência: da fundação do ninho à emergência do primeiro adulto;
- Fase de pós-emergência: da emergência do primeiro adulto até o declínio.

Como proposto por Sinzato e Prezoto (2000), os adultos foram marcados individualmente na região dorsal do corpo com tinta atóxica (Magic Pen<sup>®</sup>) de diferentes cores, permitindo a distinção de cada vespa. A marcação foi realizada sem a remoção dos indivíduos da colônia (Foto 1).

O projeto deste estudo foi encaminhado à Comissão de Ética na Experimentação Animal (CEEA) da Universidade Federal de Juiz e Fora, MG sob protocolo n<sup>o</sup> 030/2008, sendo deferido em 2008.



Foto 1: Indivíduo de *Mischocyttarus cassununga* marcado com tinta atóxica azul na região dorsal do corpo.  
Fonte: a autora.

### 3.1.3 Registro das informações

Foram realizadas 75 horas de filmagens nas cinco colônias de *M. cassununga* acompanhadas em fase de pré-emergência e outras 75 horas de filmagens nas mesmas cinco colônias quando já se encontravam em pós-emergência, sempre no período compreendido entre 07 e 17 horas.

As filmagens foram registradas por meio de uma Web camera, ligada a um tripé de três metros, conectada a um Notebook e a um HD externo para o armazenamento das gravações. Os equipamentos foram posicionados 30 minutos antes do início das filmagens para habituação dos animais.

Ao final de cada filmagem, as informações foram transferidas para DVD's para posterior análise (observações indiretas do comportamento), com auxílio de um notebook no Laboratório de Ecologia Comportamental do Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas - Comportamento e Biologia Animal da Universidade Federal de Juiz de Fora (UFJF).

#### 3.1.3.1 Interações de dominância e subordinação relacionadas à atividade forrageadora

Para a determinação das interações de dominância e subordinação relacionadas às atividades de forrageio foram analisadas dez horas de filmagens em cada fase de desenvolvimento das cinco colônias. O método para análise das interações se concentrou nos cinco minutos antes das saídas das forrageadoras para a coleta dos recursos e nos cinco minutos após os retornos destas à colônia. A determinação dos cinco minutos de observações foi estabelecida por meio de um projeto piloto, que se demonstrou eficiente para a coleta das informações.

Durante os períodos de observações, as interações de dominância e subordinação entre os indivíduos da colônia foram identificadas através do método *evento focal* (ALTMANN, 1974), visando a elaboração de um etograma, além da determinação do rank hierárquico relacionados ao forrageio.

A determinação da posição hierárquica dos indivíduos foi baseada na metodologia proposta por Prezoto e outros (2004) para a mesma espécie, onde se estabeleceu que a fêmea que apresentasse a maior frequência de comportamentos de dominância iria ocupar a primeira posição no rank hierárquico (fêmea  $\alpha$ ) e assim sucessivamente. As fêmeas subordinadas foram consideradas aquelas emergidas da colônia ou não, subordinadas à fêmea  $\alpha$ . As frequências das interações foram quantificadas em Matrizes de Dominância, já propostas em trabalhos realizados com *Mischocyttarus* (NODA et al., 2001; PREZOTO et al., 2004) e *Polistes* (OLIVEIRA et al., 2006; SOUZA et al., 2010).

Os resultados das matrizes foram comparados com o Índice de Dominância (D) proposto por Premnath e outros (1990), utilizado para a identificação da posição no rank hierárquico das fêmeas, em que a fêmea que apresentar o maior valor de índice ocupa a primeira posição e assim sucessivamente:

$$D = \frac{\sum_{i=1}^n B_i + \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n b_{ji} + 1}{\sum_{i=1}^n L_i + \sum_{i=1}^p \sum_{j=1}^n l_{ji} + 1}$$

Onde:

- $\sum_{i=1}^n B_i$  Somatório de vezes que o indivíduo analisado agrediu
- $\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n b_{ji}$  Somatório de vezes que os indivíduos agredidos pelo indivíduo analisado agrediram
- $\sum_{i=1}^n L_i$  Somatório de vezes que o indivíduo analisado foi agredido
- $\sum_{i=1}^p \sum_{j=1}^n l_{ji}$  Somatório de vezes que os indivíduos que agrediram o indivíduo analisado foram agredidos

### 3.1.3.2 Relação entre a hierarquia de dominância e a atividade forrageadora

Para a determinação da relação entre a hierarquia de dominância e o forrageio foram analisadas as cinco colônias de *M. cassununga* nas duas fases de desenvolvimento utilizando-se o método *evento focal* (ALTMANN, 1974). O tempo de cinco minutos também foi utilizado para analisar os comportamentos exibidos pelas forrageadoras antes das saídas para a coleta dos recursos e após os retornos, que foram relacionados com a posição hierárquica de cada membro da colônia.

Para as saídas, foram registradas as interações das forrageadoras com os outros indivíduos da colônia, sendo as saídas identificadas como:

- saída influenciada: aquela em que houve interações de dominância exibidas por uma fêmea cuja posição no rank foi superior à da forrageadora;
- saída não influenciada: aquela em que não foram registradas interações de dominância sobre a forrageadora.

Para os retornos, foram registrados os comportamentos exibidos pela forrageadora ao retornar à colônia. Ao mesmo tempo, foram identificados os recursos coletados e quais indivíduos partilharam esses recursos, relacionando estes eventos com a posição hierárquica, identificando-se quando os retornos foram oriundos de saídas influenciadas ou não.

A identificação dos recursos coletados foi determinada conforme metodologia proposta por Prezoto e outros (1994): coleta de recursos líquidos quando houve trofaláxis adulto-adulto ou adulto-larva (carboidrato) e quando o material foi depositado diretamente nas paredes do ninho (água). A coleta de recursos sólidos (proteína e fibra vegetal) foi identificada quando as vespas se aproximavam do ninho com vôo lento e pela visibilidade dos itens entre as mandíbulas. Retornos infrutíferos não foram analisados neste estudo.

### 3.1.4 Análises estatísticas

A normalidade dos dados foi submetida ao teste de Kolmogorov-Smirnov e uma estatística não paramétrica foi utilizada, já que os dados não apresentaram distribuição normal.

A quantidade de interações de dominância exibidas pela fêmea  $\alpha$  em relação às outras fêmeas nas duas fases estudadas e as médias das interações de dominância exibidas pelos indivíduos entre as fases de pré e pós-emergência foram submetidas ao teste de Mann-Whitney.

A quantidade de saídas realizadas por fêmeas  $\alpha$  em relação às demais fêmeas nas duas fases de desenvolvimento, a quantidade de saídas influenciadas e não influenciadas realizadas pelas forrageadoras nas duas fases estudadas, bem como a quantidade de vezes em que as fêmeas  $\alpha$  deixaram as colônias para o forrageio e a quantidade de retornos das forrageadoras provenientes de saídas influenciadas em que houve coleta de carboidrato nas duas fases estudadas foram submetidos ao teste do Qui-quadrado.

Os testes realizados foram aplicados utilizando-se o programa estatístico *freeware* Bioestat 5.0<sup>®</sup>.

## 3.2 RESULTADOS

### 3.2.1 Interações de dominância e subordinação relacionadas à atividade forrageadora

Foram identificados cinco atos comportamentais de dominância e quatro de subordinação relacionados ao forrageio em *M. cassununga* nas colônias em fases de pré e pós-emergência.

Atos comportamentais exibidos por fêmeas dominantes:

- 1) Antenar gáster de co-específico:** a fêmea dominante se aproxima por trás de uma fêmea subordinada, antenando seu gáster.

**2) Aproximar:** a fêmea dominante se aproxima de uma fêmea subordinada sem tocá-la.

**3) Dominar:** a fêmea dominante sobe sobre o corpo de uma fêmea subordinada, antena e/ou desfere mandíbuladas.

**4) Raspar gáster sobre o ninho ou pedúnculo:** a fêmea dominante raspa seu gáster, podendo realizar em regiões do ninho ou do pedúnculo (frente, laterais e parte de trás), enquanto caminha.

**5) Vibrar gáster:** a fêmea dominante vibra seu gáster, podendo realizar várias vezes seguidamente.

Atos comportamentais exibidos por fêmeas subordinadas:

**1) Adotar postura submissa:** quando dominada, a fêmea subordinada permanece imóvel, com o corpo abaixado próximo ao substrato, as asas fechadas próximas ao corpo e as antenas dobradas para baixo.

**2) Esquivar:** a fêmea subordinada desvia de uma postura agressiva dirigida por uma fêmea dominante.

**3) Ficar imóvel:** a fêmea subordinada permanece imóvel após a fêmea dominante exibir algum comportamento agressivo.

**4) Recuar:** a fêmea subordinada se afasta mediante a aproximação de um indivíduo dominante.

A fêmea  $\alpha$  permaneceu na primeira posição do rank hierárquico em todas as colônias, desde a fase de pré até a pós-emergência, exibindo uma frequência maior de comportamentos de dominância em relação aos demais indivíduos nas fases de pré ( $U=3$ ;  $p=0,047$ ) e de pós-emergência ( $U=3$ ;  $p=0,047$ ).

Em todas as colônias, foi observada uma hierarquia linear, onde a fêmea  $\alpha$  foi dominante em relação a todas as outras, a fêmea  $\beta$  foi dominante em relação a todas abaixo de sua posição e assim sucessivamente, até as fêmeas que ocuparam as últimas posições do rank, que não praticaram comportamentos agressivos, muitas vezes apenas receberam agressões (Matriz 1 e Gráfico 4).

Na colônia 3 em fase de pré-emergência e nas colônias 2, 3, 4 e 5 em pós-emergência, a fêmea  $\alpha$  sofreu agressões de outros indivíduos, sendo na pré-emergência exibidas pelas fêmeas  $\beta$  e  $\gamma$  e na pós pela fêmea  $\beta$ . Na fase de pós-emergência, a fêmea  $\beta$  foi a que mais apresentou interações de subordinação,

exceto na colônia 4 e todas as agressões foram exibidas pela fêmea  $\alpha$ . Na colônia 4, embora a fêmea  $\gamma$  tenha sofrido mais agressões que as demais, ela não apresentou quaisquer comportamentos agressivos e as interações de subordinação recebidas foram praticadas pelas fêmeas  $\alpha$  e  $\beta$  (Matriz 1).

		PRÉ-EMERGÊNCIA			PÓS-EMERGÊNCIA										
A	Rank	$\alpha$	$\beta$		Rank	$\alpha$	$\beta$	$\gamma$	$\delta$						
	$\alpha$	-	24		$\alpha$	-	30	20	0						
	$\beta$	0	-		$\beta$	0	-	5	0						
					$\gamma$	0	0	-	0						
				$\delta$	0	0	0	-							
B	Rank	$\alpha$	$\beta$		Rank	$\alpha$	$\beta$	$\gamma$	$\delta$						
	$\alpha$	-	28		$\alpha$	-	18	2	0						
	$\beta$	0	-		$\beta$	1	-	2	2						
					$\gamma$	0	0	-	0						
				$\delta$	0	0	0	-							
C	Rank	$\alpha$	$\beta$	$\gamma$	$\delta$	$\epsilon$	Rank	$\alpha$	$\beta$	$\gamma$	$\delta$	$\epsilon$	$\zeta$	$\eta$	$\theta$
	$\alpha$	-	7	10	5	15	$\alpha$	-	44	2	0	0	1	3	0
	$\beta$	2	-	8	9	5	$\beta$	4	-	4	0	0	1	0	1
	$\gamma$	1	0	-	0	0	$\gamma$	0	0	-	0	0	0	3	0
	$\delta$	0	0	0	-	0	$\delta$	0	0	0	-	0	0	2	0
	$\epsilon$	0	0	0	0	-	$\epsilon$	0	0	0	0	-	0	3	0
							$\zeta$	0	0	0	0	1	-	0	1
							$\eta$	0	1	0	0	0	0	-	0
							$\theta$	0	0	0	0	0	0	0	-
D	Rank	$\alpha$	$\beta$		Rank	$\alpha$	$\beta$	$\gamma$	$\delta$	$\epsilon$					
	$\alpha$	-	1		$\alpha$	-	7	11	2	0					
	$\beta$	0	-		$\beta$	1	-	9	0	0					
					$\gamma$	0	0	-	0	0					
				$\delta$	0	0	0	-	0						
				$\epsilon$	0	0	0	0	-						
E	Rank	$\alpha$	$\beta$		Rank	$\alpha$	$\beta$	$\gamma$							
	$\alpha$	-	14		$\alpha$	-	10	3							
	$\beta$	0	-		$\beta$	1	-	4							
				$\gamma$	0	0	-								

Matriz 1: Matrizes de dominância de *Mischocyttarus cassununga* das colônias em fases de pré e pós-emergência estudadas no período de julho/2008 a abril/2009 no município de Juiz de Fora, MG: A) colônia 1, B) colônia 2, C) colônia 3, D) colônia 4 e E) colônia 5. As linhas representam interações de dominância e as colunas interações de subordinação.

Fonte: a autora.

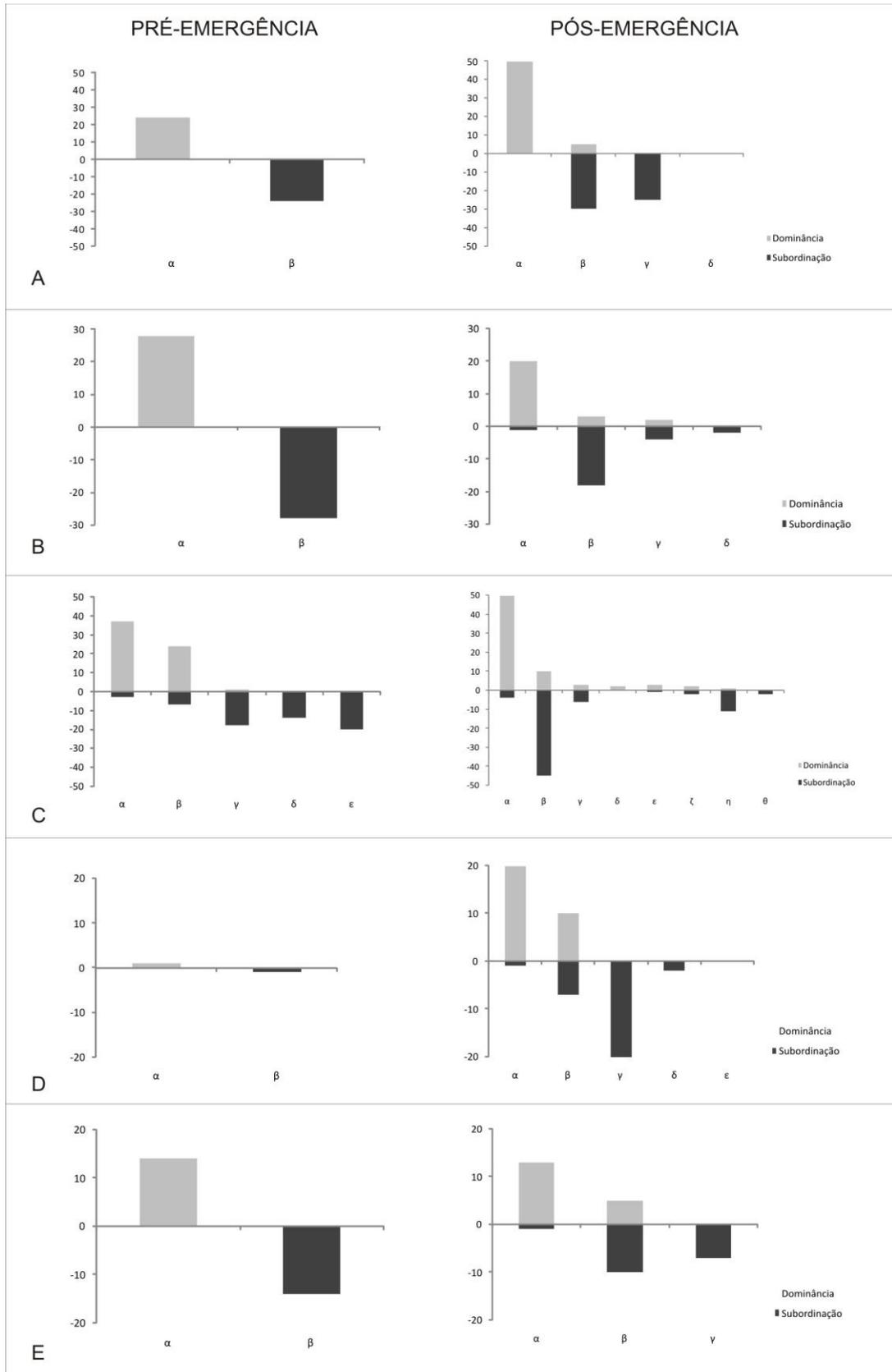


Gráfico 4: Interações de dominância e subordinação exibidas pelos indivíduos de *Mischochyttarus cassununga* nas colônias em fases de pré e pós-emergência estudadas no período de julho/2008 a abril/2009 no município de Juiz de Fora, MG: A) colônia 1, B) colônia 2, C) colônia 3, D) colônia 4 e E) colônia 5.

Fonte: a autora.

O número de interações individuais de dominância na fase de pré-emergência ( $9,18 \pm 5,51(0,5-14)$ ) não se mostrou superior ao da pós-emergência ( $8,18 \pm 3,34(6-13,75)$ ), não havendo diferença estatística significativa entre as fases ( $U=9$ ;  $p=0,464$ ) (Gráfico 5).

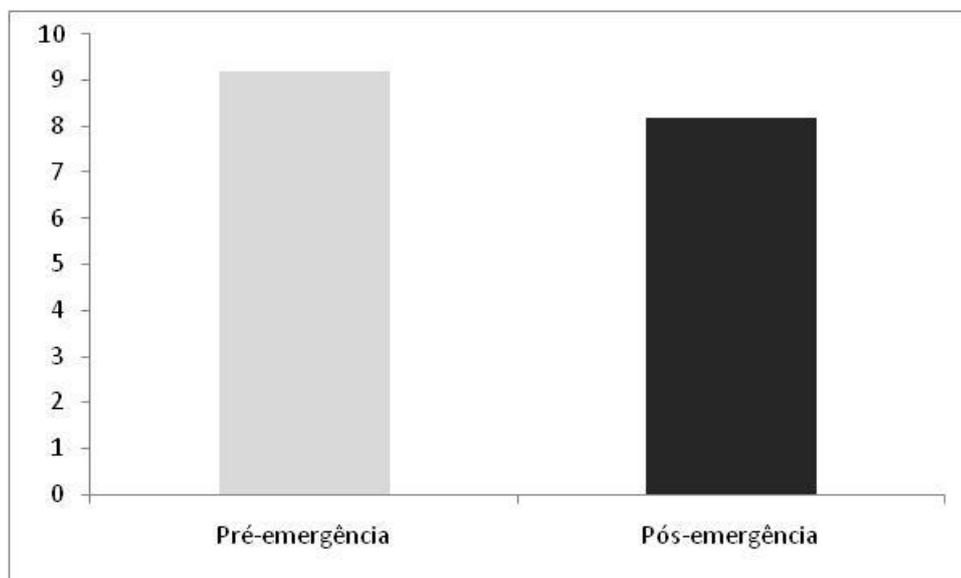


Gráfico 5: Número médio das interações de dominância exibidas por *Mischocyttarus cassununga* em fases de pré e pós-emergência entre julho/2008 a abril/2009 no município de Juiz de Fora, MG.

Fonte: a autora.

O resultado da matriz (Matriz 1) foi comparado com o Índice de Dominância (Tabela 6) e revelou uma correspondência para a posição da fêmea  $\alpha$  em 4 das 5 colônias. A exceção ocorreu na colônia 3, onde os indivíduos  $\beta$  (pré-emergência) e  $\delta$  (pós-emergência) foram considerados como fêmeas  $\alpha$ . Nas colônias 2, 4 e 5 na fase de pós-emergência, o valor do índice foi igual para a fêmea  $\alpha$  e para a fêmea  $\beta$ . Os valores do Índice não corresponderam à 24,32% de todas as 37 posições ocupadas pelos indivíduos.

Tabela 6: Resultados obtidos pelo cálculo do Índice de Dominância (D) para cada indivíduo nas cinco colônias de *Mischocyttarus cassununga* em fases de pré e pós-emergência no município de Juiz de Fora, MG entre julho/2008 e abril/2009.

Colônia	Fase de Desenvolvimento												
	Pré-emergência					Pós-emergência							
	$\alpha$	$\beta$	$\gamma$	$\delta$	$\epsilon$	$\alpha$	$\beta$	$\gamma$	$\delta$	$\epsilon$	$\zeta$	$\eta$	$\theta$
1	25	0,04	-	-	-	56	0,19	0,02	1	-	-	-	-
2	29	0,03	-	-	-	1,3	1,3	0,04	0,05	-	-	-	-
3	2,17	5,73	1,34	0,07	0,03	1,34	1,08	0,09	4	1,25	0,12	0,52	0,02
4	2	0,5	-	-	-	3,44	3,44	0,03	0,03	1	-	-	-
5	15	0,07	-	-	-	15,83	15,83	0,05	-	-	-	-	-

- = ausência de indivíduos

Fonte: a autora.

### 3.2.2 Relação entre a hierarquia de dominância e a atividade forrageadora

#### 3.2.2.1 Padrões de saídas e retornos

As fêmeas  $\alpha$  participaram significativamente menos das atividades forrageadoras do que os demais indivíduos, tanto na pré-emergência ( $\chi^2=63,131$ ;  $p<0,001$ ) quanto na pós-emergência ( $\chi^2=51,882$ ;  $p<0,001$ ) e não foi verificada diferença significativa nas saídas das fêmeas  $\alpha$  entre as duas fases estudadas ( $\chi^2=0,333$ ;  $p=0,665$ ). A maioria das saídas das forrageadoras foram influenciadas pela fêmea  $\alpha$  tanto na fase de pré ( $\chi^2=10,652$ ;  $p=0,001$ ) quanto na fase de pós-emergência ( $\chi^2=52,509$ ;  $p<0,001$ ) (Gráfico 6).

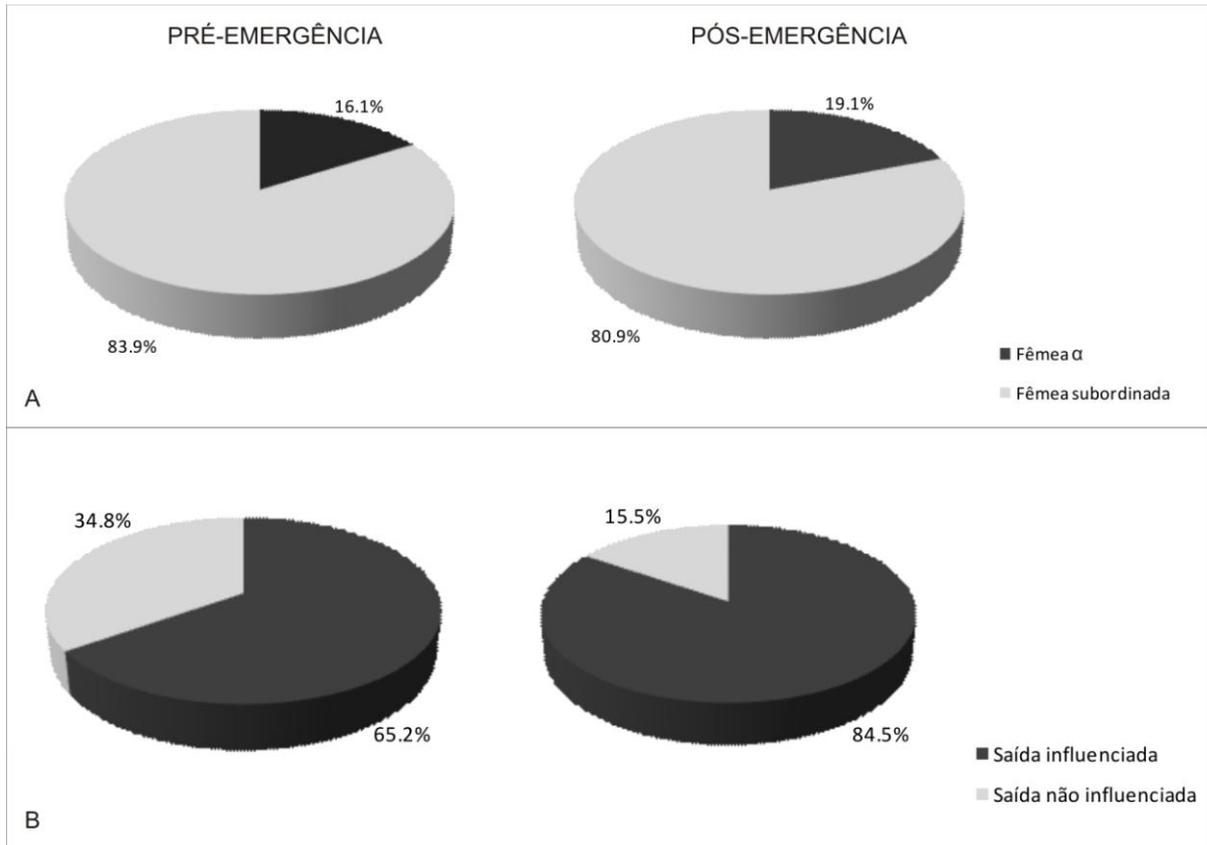


Gráfico 6: Porcentagem de saídas para o forrageio de fêmeas de *Mischocyttarus cassununga* em fases de pré e pós-emergência entre julho/2008 a abril/2009 no município de Juiz de Fora, MG: A) Saídas de fêmeas  $\alpha$  e subordinadas e B) Saídas de forrageadoras influenciadas e não influenciadas. Fonte: a autora.

A quantidade de retornos das forrageadoras provenientes de saídas influenciadas em que houve coleta de carboidrato foi superior aos retornos com os demais recursos na fase de pós-emergência ( $\chi^2=38$ ;  $p<0,001$ ), porém o mesmo não foi observado em colônias em pré-emergência ( $\chi^2=5,375$ ;  $p=0,068$ ). Em colônias em pós-emergência, 100% dos retornos com fibra vegetal foram provenientes de saídas influenciadas (Gráfico 7), sendo o único item forrageado por fêmeas  $\alpha$ , o que ocorreu em 81,82% das saídas destes indivíduos em colônias em pré-emergência e em 34,61% em pós-emergência. Retornos com água não foram observados em nenhuma colônia.

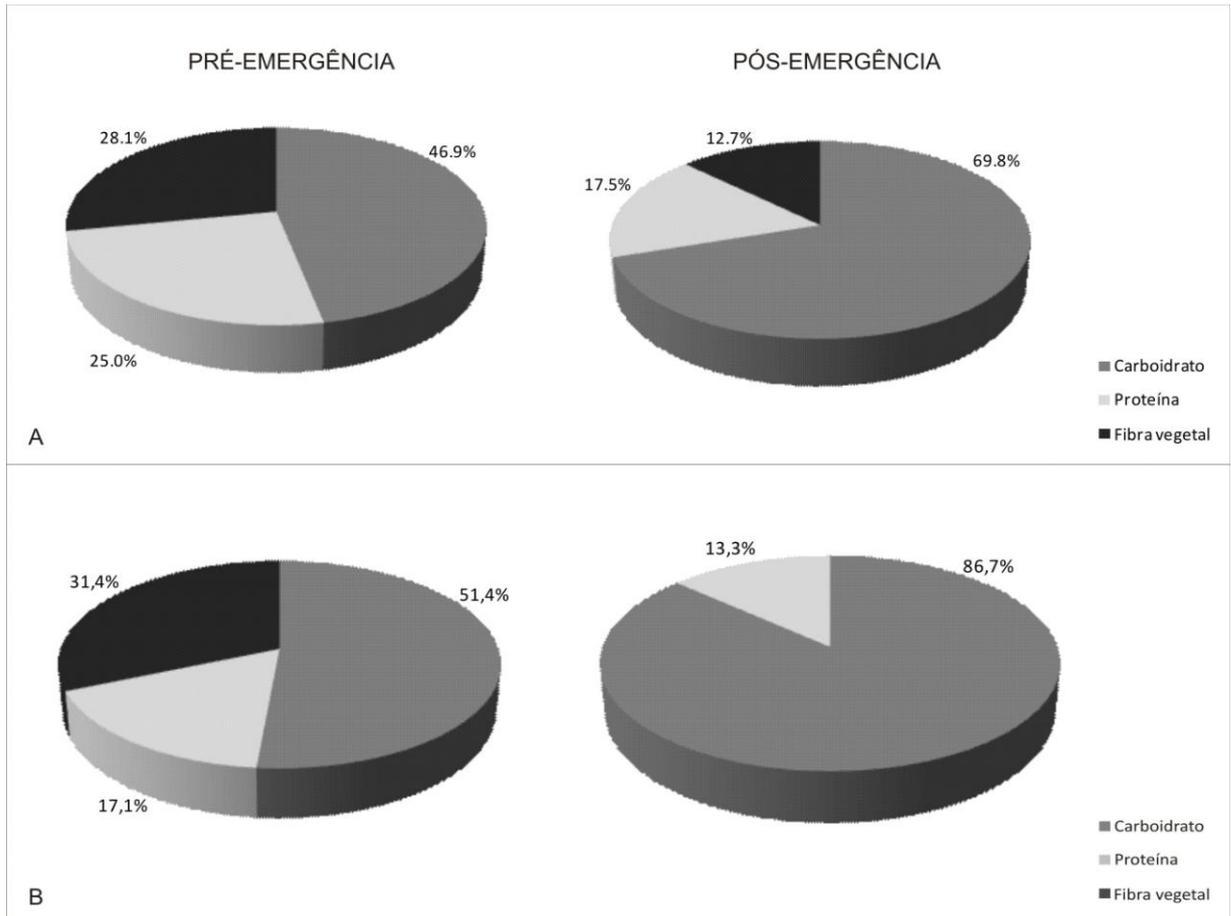


Gráfico 7: Porcentagem de retornos com carboidrato, proteína e fibra vegetal de forrageadoras de *Mischocyttarus cassununga* em fases de pré e pós-emergência entre julho/2008 a abril/2009 no município de Juiz de Fora, MG: A) provenientes de saídas influenciadas e B) provenientes de saídas não influenciadas.

Fonte: a autora.

### 3.2.2.2 Comportamentos exibidos pelas forrageadoras após os retornos

A fêmea  $\alpha$  teve participação em todos os retornos com recursos, principalmente naqueles com carboidrato, em que as forrageadoras atenderam primeiramente a fêmea  $\alpha$  antes de atender os outros adultos e imaturos. Nos retornos com proteína, a fêmea  $\alpha$  foi o indivíduo que mais recebeu o recurso da forrageadora em colônias em pré-emergência. Quanto aos retornos com fibra vegetal, uma aproximação da fêmea  $\alpha$  se mostrou mais evidente quando da chegada da forrageadora no ninho. Foram identificadas diferentes rotas das forrageadoras ao retornarem à colônia com os recursos coletados no forrageio e

para cada tipo de recurso, alguns comportamentos foram exibidos com maior frequência.

Para forrageio de carboidrato em colônias em fase de pré-emergência, a rota mais utilizada pelas forrageadoras foi realizar trofaláxis com a fêmea  $\alpha$  depois de pousar no ninho, seguido de A) trofaláxis com larva ou B) autolimpeza (Fluxograma 1).

- A) Da rota trofaláxis com larva, posteriormente houve agressões realizadas pela fêmea  $\alpha$  sobre a forrageadora, o que desencadeou a saída desta para o forrageio.
- B) Da rota autolimpeza, houve trofaláxis com larva. Em seguida, houve agressões sobre a forrageadora exibidas pela fêmea  $\alpha$ , o que desencadeou a saída para o forrageio.

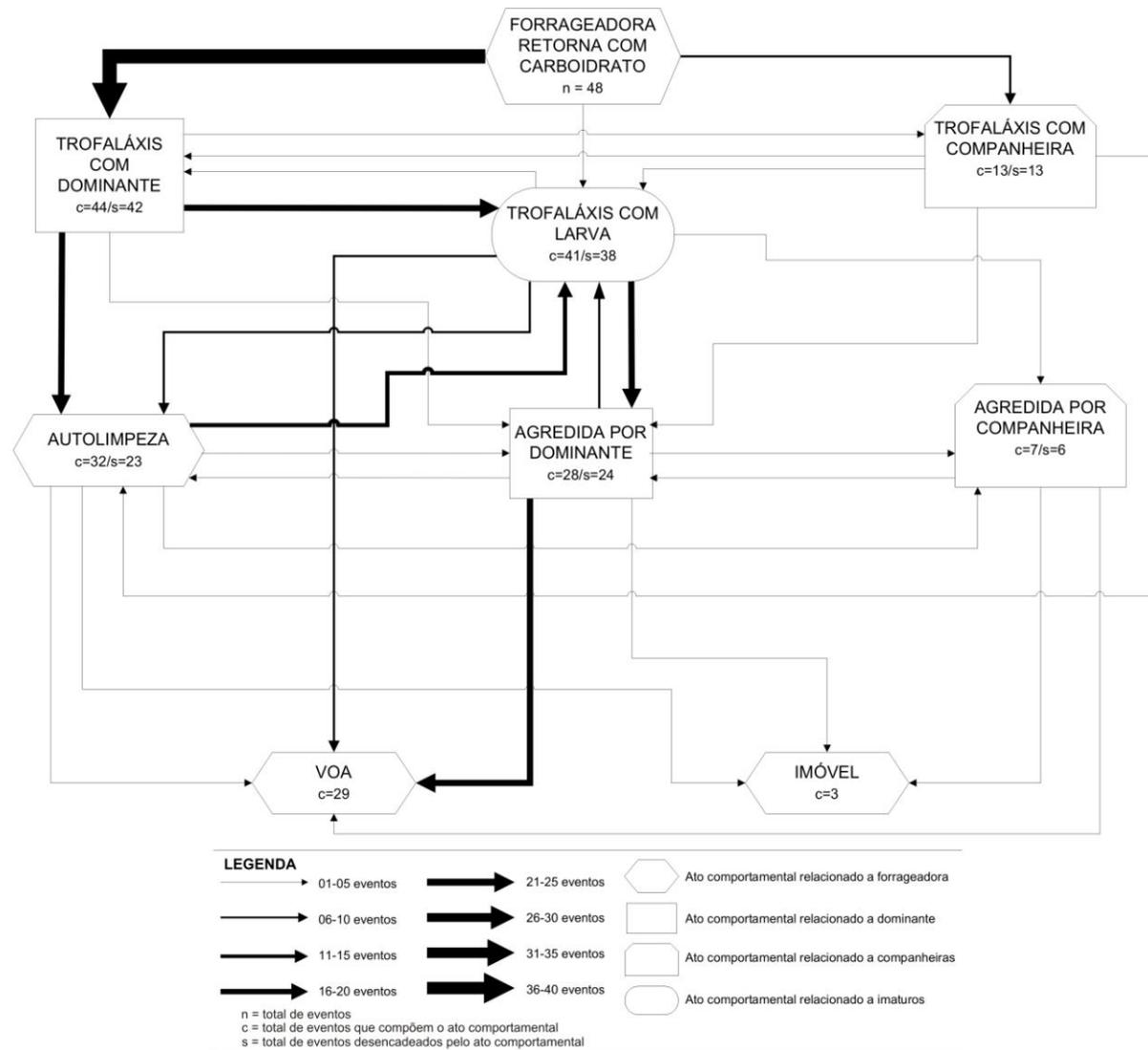
Em colônias em pós-emergência, a rota mais utilizada pelas forrageadoras ao retornarem com carboidrato está demonstrada no Fluxograma 2. As forrageadoras inicialmente fazem trofaláxis com a fêmea  $\alpha$  depois de pousar na colônia, seguido de trofaláxis com larva. Quando agredida pela fêmea  $\alpha$ , mais frequentemente ocorreu a saída influenciada da colônia para o forrageio.

Para proteína, as forrageadoras utilizaram a seguinte rota em colônias em pré-emergência: repartir o recurso com a fêmea  $\alpha$ , macerar e entregar para duas e três larvas (Fluxograma 3). Em colônias em pós-emergência não houve uma rota definida, já que vários atos comportamentais ocorreram logo na chegada da forrageadora à colônia: entregou todo o recurso ou repartiu com a fêmea  $\alpha$ , entregou todo o recurso ou repartiu com outra companheira de ninho ou ainda não repartiu o recurso (Fluxograma 4).

Para os retornos com fibra vegetal, os comportamentos exibidos com maior frequência pelas forrageadoras em colônias em fase de pré-emergência seguiram duas rotas: A) quando não houve interação ou B) quando houve aproximação da fêmea  $\alpha$ . Em ambas as rotas, os comportamentos subseqüentes foram os mesmos: caminhar no ninho e antenar as células, macerar o recurso, aplicar em uma célula com larva, rodando na célula e batendo as antenas na paredes com as asas fechadas (Fluxograma 5). Em colônias em pós-emergência os comportamentos mais exibidos pelas forrageadoras ao retornarem com fibra vegetal foram: aproximação da fêmea  $\alpha$ , caminhar e antenar as células, macerar o recurso. Posteriormente, o

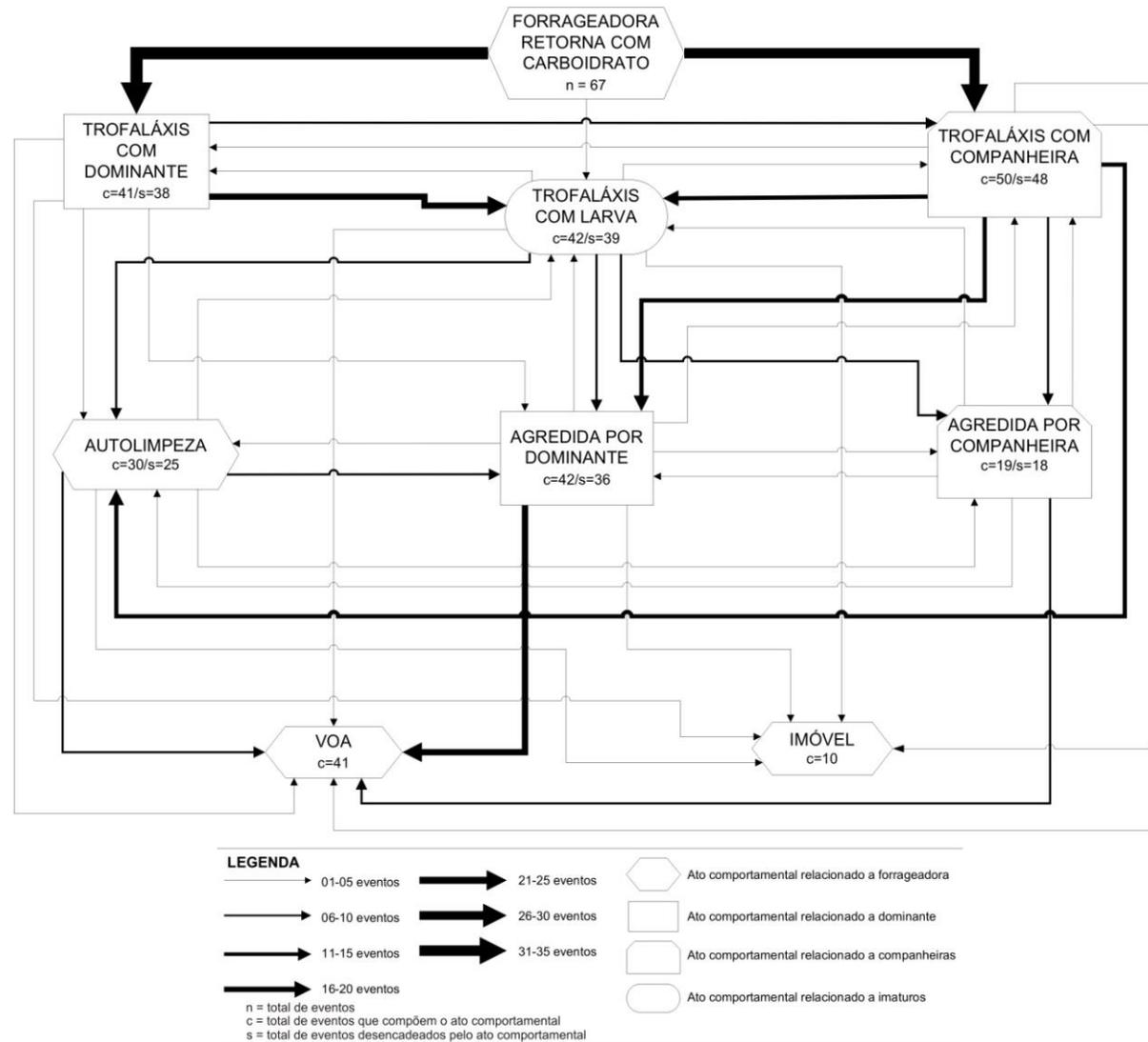
recurso foi aplicado pela forrageadora com as asas fechadas em nova célula ou célula com larva (Fluxograma 6).

As fêmeas  $\alpha$  exibiram comportamentos semelhantes aos das forrageadoras ao retornarem à colônia com o recurso fibra vegetal em ambas as fases de desenvolvimento, havendo ou não aproximação de alguma fêmea subordinada após o pouso da fêmea  $\alpha$  no ninho.



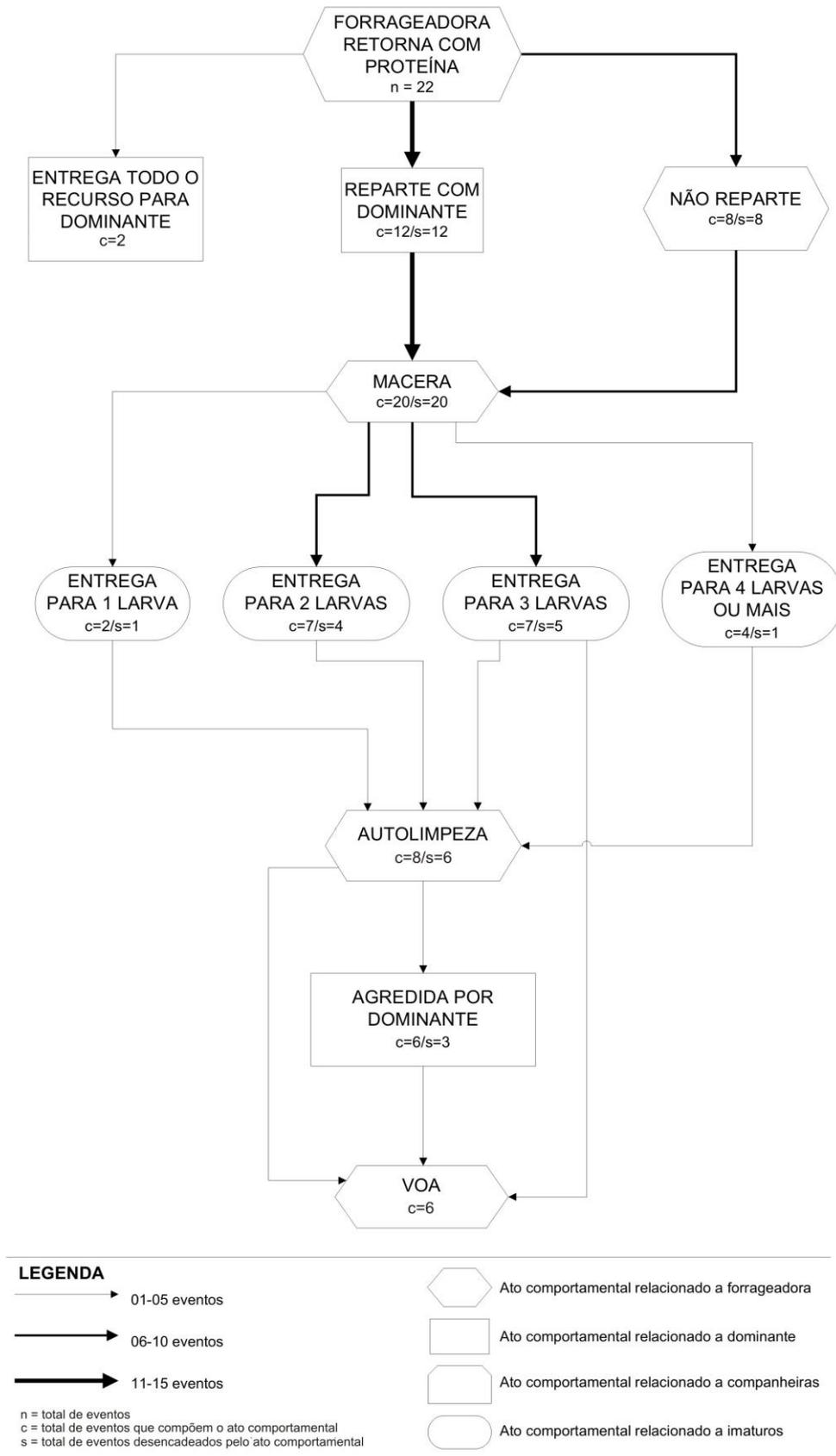
Fluxograma 1: Fluxograma dos comportamentos exibidos pelas forrageadoras de *Mischocyttarus cassununga* ao retornarem com carboidrato na fase de pré-emergência.

Fonte: a autora.



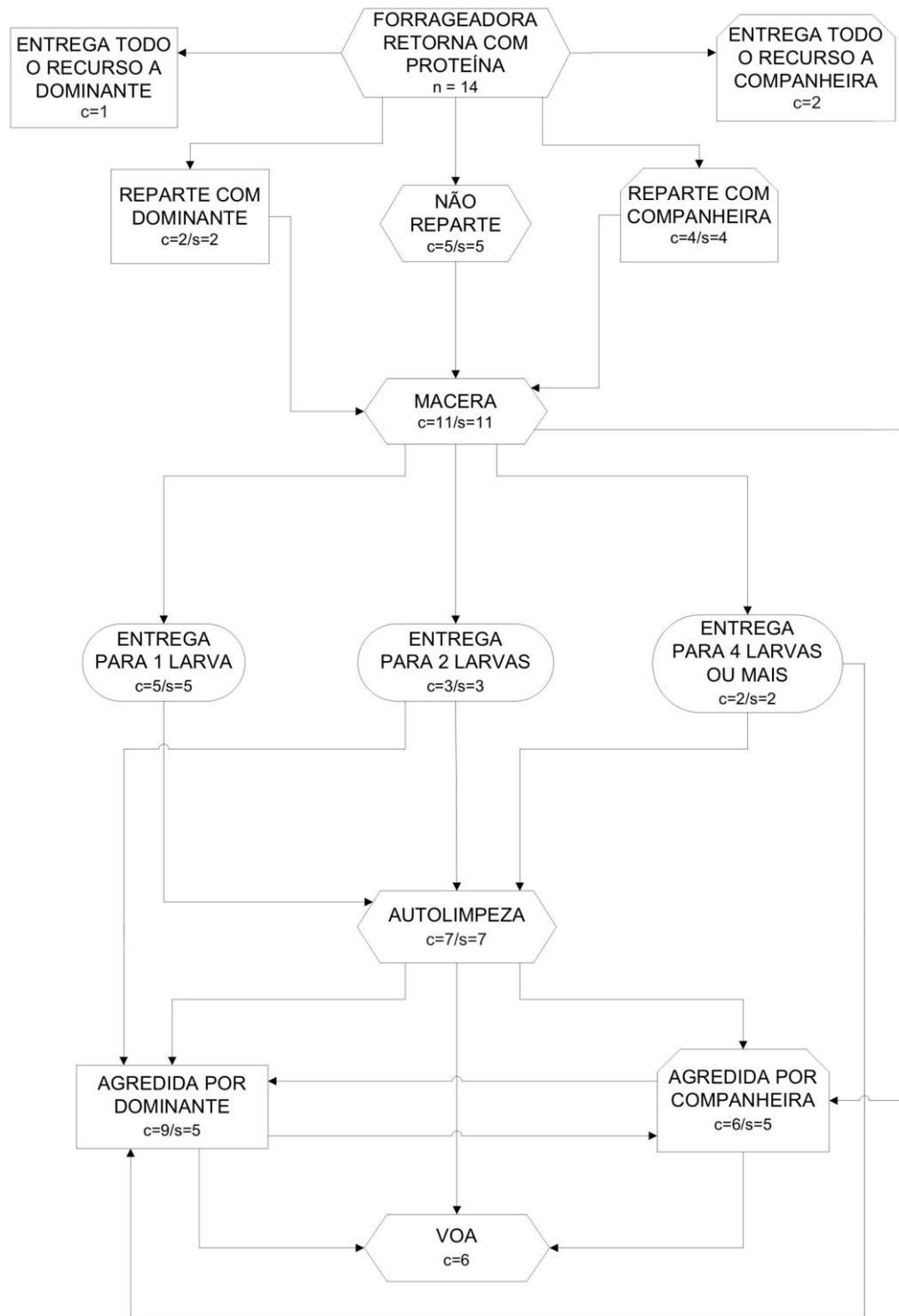
Fluxograma 2: Fluxograma dos comportamentos exibidos pelas forrageadoras de *Mischocyttarus cassununga* ao retornarem com carboidrato na fase de pós-emergência.

Fonte: a autora.



Fluxograma 3: Fluxograma dos comportamentos exibidos pelas forrageadoras de *Mischoctytarus cassununga* ao retornarem com proteína na fase de pré-emergência.

Fonte: a autora.

**LEGENDA**

→ 01-05 eventos

n = total de eventos  
c = total de eventos que compõem o ato comportamental  
s = total de eventos desencadeados pelo ato comportamental



Ato comportamental relacionado a forrageadora



Ato comportamental relacionado a dominante



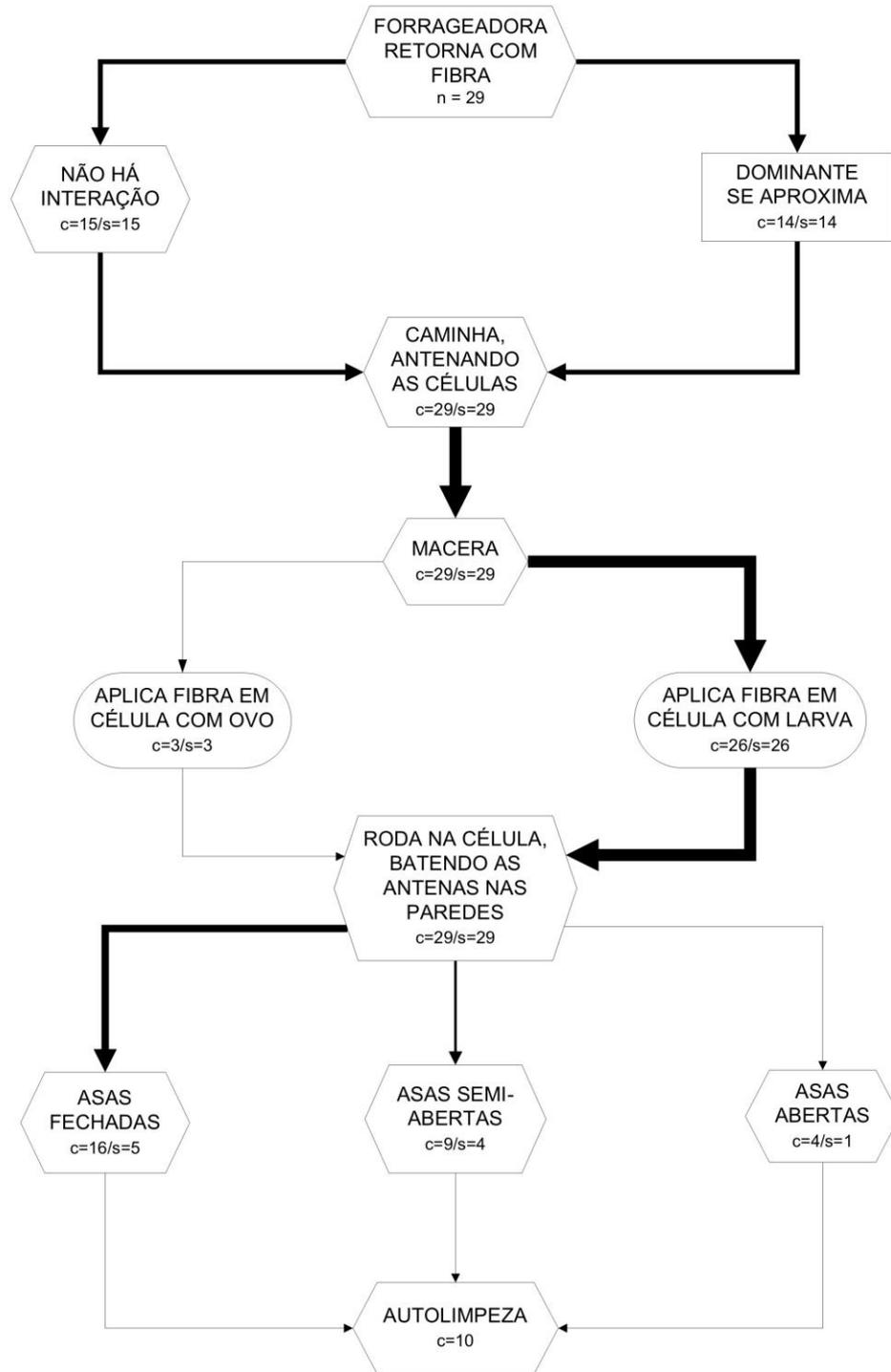
Ato comportamental relacionado a companheiras



Ato comportamental relacionado a imaturos

Fluxograma 4: Fluxograma dos comportamentos exibidos pelas forrageadoras de *Mischocyttarus cassununga* ao retornarem com proteína na fase de pós-emergência.

Fonte: a autora.


**LEGENDA**

———▶ 01-05 eventos

———▶ 06-10 eventos

———▶ 11-15 eventos

———▶ 16-20 eventos

 n = total de eventos  
 c = total de eventos que compõem o ato comportamental  
 s = total de eventos desencadeados pelo ato comportamental


Ato comportamental relacionado a forrageadora



Ato comportamental relacionado a dominante



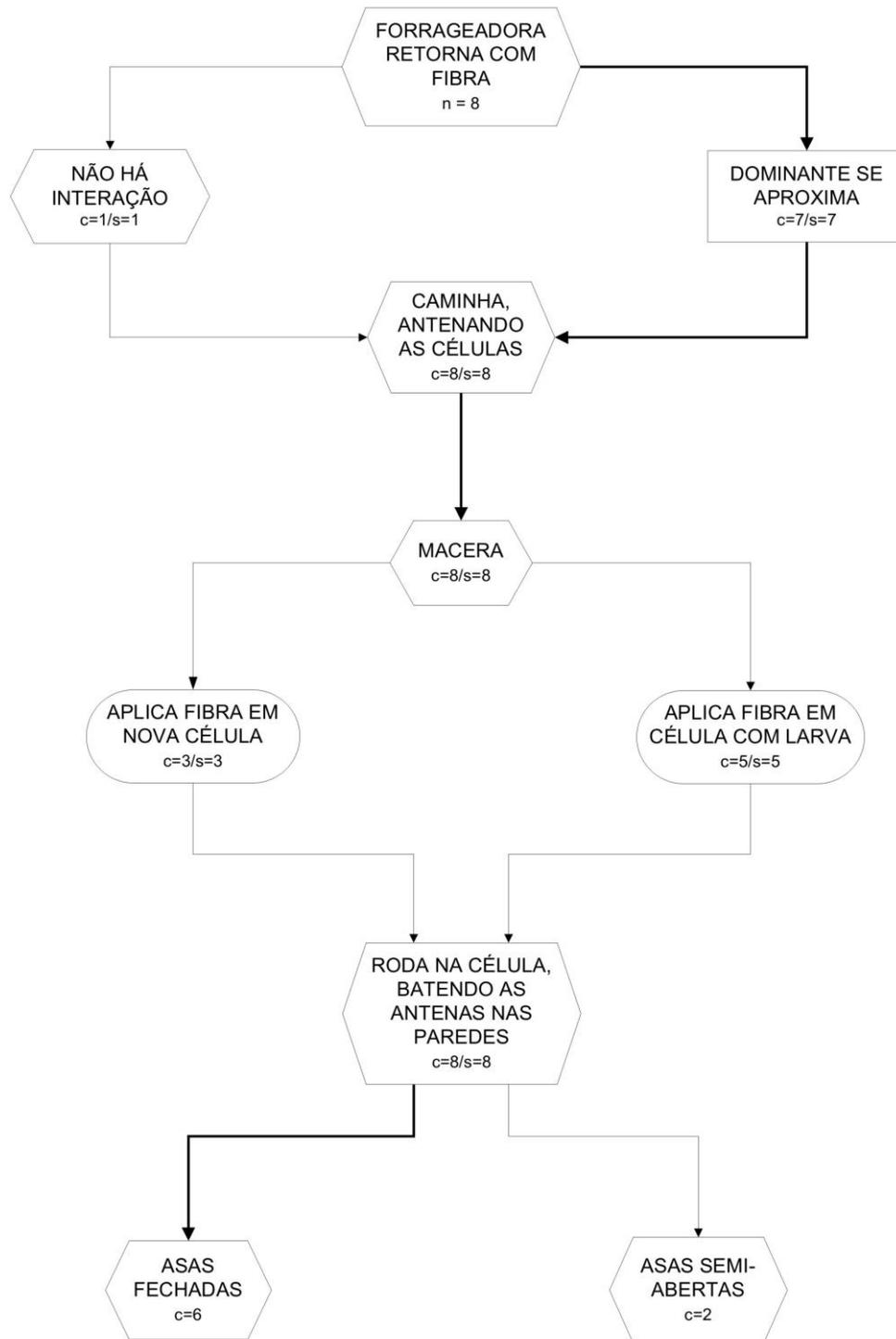
Ato comportamental relacionado a companheiras



Ato comportamental relacionado a imaturos

Fluxograma 5: Fluxograma dos comportamentos exibidos pelas forrageadoras de *Mischocyttarus cassununga* ao retornarem com fibra vegetal na fase de pré-emergência.

Fonte: a autora.

**LEGENDA**

→ 01-05 eventos

→ 06-10 eventos

n = total de eventos

c = total de eventos que compõem o ato comportamental

s = total de eventos desencadeados pelo ato comportamental

⬡ Ato comportamental relacionado a forrageadora

▭ Ato comportamental relacionado a dominante

◻ Ato comportamental relacionado a companheiras

○ Ato comportamental relacionado a imaturos

Fluxograma 6: Fluxograma dos comportamentos exibidos pelas forrageadoras de *Mischocyttarus cassununga* ao retornarem com fibra vegetal na fase de pós-emergência.

Fonte: a autora.

### 3.3 DISCUSSÃO

#### 3.3.1 Interações de dominância e subordinação relacionadas à atividade forrageadora

O etograma gerado proveniente das interações de dominância e subordinação exibidas pelos indivíduos durante a atividade forrageadora exibiu um maior número de atos comportamentais se comparado com outros realizados com espécies pertencentes aos gêneros *Mischocyttarus* (GIANNOTTI, 1999, 2001) e *Polistes* (GIANNOTTI, 2001; GIANNOTTI; MACHADO, 1999; GRAZINOLI, 2006; SINZATO; PREZOTO, 2000). O fato de se encontrar uma diferença maior no número de atos comportamentais em relação aos outros etogramas descritos pode ser explicado pela razão de que alguns autores englobaram vários atos comportamentais em uma única categoria, sintetizando o número de atos registrados (GIANNOTTI, 1999, 2001; GIANNOTTI; MACHADO, 1999; GRAZINOLI, 2006; SINZATO; PREZOTO, 2000).

Nascimento e outros (2008) apresentaram resultados semelhantes ao deste trabalho para *Polistes satan* Bequaert, 1940. Os autores encontraram nove padrões comportamentais que distinguem fêmeas dominantes de subordinadas em colônias em pós-emergência, ao filtrar de um etograma com mais de 50 atos comportamentais aqueles relacionados à dominância. Os autores subdividiram em mais atos comportamentais o ato de dominar descrito no etograma deste estudo. Diferentemente do que o encontrado por Nascimento e outros (2008), este estudo aborda os atos comportamentais de antenar gáster de co-específico e ficar imóvel.

Os comportamentos raspar gáster no ninho ou no pedúnculo e agitar gáster foram identificados como comportamentos de dominância, sem interação com outro indivíduo, exibidos por fêmeas que ocupam posições mais elevadas no rank. Estes comportamentos parecem estar envolvidos com uma comunicação química, pela liberação de feromônios relacionados à dominância (WEST-EBERHARD, 1969).

O comportamento ficar imóvel foi apresentado com um enfoque diferenciado do que é encontrado em outros etogramas (GIANNOTTI, 1999, 2001; GIANNOTTI; MACHADO, 1999; GRAZINOLI, 2006; SINZATO; PREZOTO, 2000), já que aqui a

vespa permanece imóvel imediatamente após sofrer alguma agressão de uma fêmea. O ato comportamental de oviposição, característico de fêmeas dominantes de outras espécies (GIANNOTTI, 1999, 2001; GIANNOTTI; MACHADO, 1999; GRAZINOLI, 2006; SINZATO; PREZOTO, 2000) não foi registrado pelo fato de ser um comportamento relacionado ao status reprodutivo e não ao forrageio.

Trabalhos relacionados à hierarquia de dominância com os gêneros *Mischocyttarus* (NODA et al., 2001; PREZOTO et al., 2004) e *Polistes* (GRAZINOLI, 2006; OLIVEIRA et al., 2006; SOUZA et al., 2010) demonstraram que os comportamentos exibidos por fêmeas dominantes e subordinadas são semelhantes aos encontrados no etograma do presente trabalho, embora estes estudos tenham abordado todas as interações de dominância exibidas ao longo das observações e não apenas durante as atividades de forrageio.

Como a posição hierárquica da fêmea  $\alpha$  não se modificou com a mudança da fase de desenvolvimento e a agressividade entre os indivíduos não aumentou na pós-emergência, ficou evidente que o aumento do número de indivíduos não altera os níveis destas interações, talvez pelo fato da fêmea  $\alpha$  permanecer na mesma posição, mantendo a hierarquia estável. Portanto, pode-se dizer que a hierarquia se mostrou definida já na fase de pré-emergência, permanecendo assim na pós-emergência.

Resultados semelhantes ao deste estudo foram registrados por Prezoto e outros (2004) para a mesma espécie, embora não tenham comprovado a permanência da fêmea  $\alpha$  na 1ª posição hierárquica, foi registrada a ocorrência de maiores interações de dominância durante a fase de pré-emergência, momento considerado crítico para o estabelecimento da hierarquia. Em pós-emergência, o número de interações de dominância foi menor, sendo mais frequentes entre as fêmeas que ocuparam as primeiras posições no rank.

Murakami e Shima (2006) acreditam que a idade seja um fator importante para a determinação da posição hierárquica, visto que foi encontrada uma relação entre estas duas variáveis em *M. cassununga*, em que os indivíduos mais velhos ocuparam as primeiras posições no rank hierárquico. Para o presente estudo, pode-se inferir que houve situação semelhante, já que as posições mais elevadas do rank foram suportadas desde a fundação da colônia até a emergência dos novos indivíduos, considerando que as fundadoras sejam os indivíduos mais velhos da colônia.

Murakami e outros (2009) também utilizaram o Índice de Dominância proposto por Premnath e outros (1999) para determinar a hierarquia social de *Mischocyttarus cassununga* e encontraram uma hierarquia linear estável, já que a fêmea  $\alpha$  obteve o maior valor de índice, a fêmea que ocupou a segunda posição do rank foi a que exibiu o segundo maior valor de índice e assim por diante.

Itô (1985) observou que os comportamentos agressivos durante a pré-emergência foram mais frequentes em *Mischocyttarus angulatus* (Richards, 1945) e *Mischocyttarus basimaculata* Cameron, 1906, mas esta frequência reduziu drasticamente em pós-emergência.

Noda e outros (2001) e Oliveira e outros (2006) encontraram uma hierarquia de dominância bastante definida na fase de pré-emergência para *Mischocyttarus cerberus styx* (Richards, 1940) e *Polistes versicolor* (Olivier, 1971), com as maiores interações agressivas ocorrendo na fase de pós-emergência, diferindo do que o encontrado. Já Souza e outros (2010), ao estudar *Polistes ferreri* Saussure, 1853, não encontraram diferença de agressividade entre as fases de pré e pós-emergência, sendo a pré o período em que houve menos agressões. Os autores sugerem que as maiores interações registradas na pós estão relacionadas ao aumento do número de indivíduos na colônia. Isto pode ser explicado pelo fato de que os trabalhos foram realizados com espécies diferentes, que podem ter particularidades em suas organizações sociais.

Além da fêmea  $\alpha$  exibir a maior frequência de interações de dominância, direcionadas à fêmea  $\beta$ , sendo diluída para as outras, os indivíduos que emergiram na colônia se comportaram sempre de maneira submissa em relação às fêmeas que ocuparam posições mais elevadas no rank, tornando-se subordinados à elas. Estes comportamentos também foram descritos por Noda e outros (2001), Prezoto e outros (2004), Oliveira e outros (2006) e Souza e outros (2010) para as espécies *M. cerberus styx*, *M. cassununga*, *P. versicolor* e *P. ferreri*. Isto pode demonstrar a existência de uma hierarquia linear de dominância para a espécie, como a encontrada por Pardi (1948) em *Polistes*.

A comparação entre a Matriz e o Índice de Dominância revelou que houve alterações entre ambos e que a Matriz se mostra mais eficaz. Estas alterações podem ser explicadas por diversos fatores, dentre eles que as posições dos indivíduos que apresentaram Índice de Dominância=1 eram fêmeas recém-emergidas da colônia, que não receberam nem praticaram nenhuma agressão, por

isso obtiveram um valor de índice que não condiz com sua real posição na hierarquia. Esta ausência de interações agressivas durante os primeiros dias de vida de um indivíduo foi também observada para trabalhos com *Mischocyttarus* (NODA et al., 2001; PREZOTO et al., 2004) e *Polistes* (OLIVEIRA et al., 2006; SOUZA et al., 2010).

Outro ponto a ser destacado é que embora a fêmea que obteve o maior valor do Índice na colônia 3 em pós-emergência ter agredido outros indivíduos, suas agressões se concentraram em fêmeas que ocuparam posições inferiores na hierarquia, por isso não é realmente a fêmea  $\alpha$ . Explicação semelhante pode ser dada para as fêmeas que obtiveram os 3º, 4º e 5º maiores valores de Índice e para a 2ª fêmea do rank da mesma colônia em pré-emergência.

A maior razão pela qual os resultados do Índice se revelaram diferentes daqueles encontrados na Matriz deve-se o fato de que o Índice de Dominância foi proposto para espécies de vespas sociais de fundação independente que não ocorrem na região deste estudo – *Ropalidia* e *Belonogaster* (PREMNATH et al., 1990), que apresentam comportamentos diferenciados em sua organização social, podendo ser consideradas mais derivadas que *Mischocyttarus* e *Polistes*, como pode ser observado em cladogramas propostos por Carpenter (1991).

### **3.3.2 Relação entre a hierarquia de dominância e a atividade forrageadora**

#### **3.3.2.1 Padrões de saídas e retornos**

O fato da fêmea  $\alpha$  participar menos da atividade forrageadora do que as demais corrobora outros trabalhos realizados com espécies de vespas dos gêneros *Mischocyttarus* (GIANNOTTI, 1999; LITTE, 1977, 1979, 1981; O'DONNELL, 1998) e *Polistes* (GIANNOTTI; MACHADO, 1999; REEVE; GAMBOA, 1983, 1987; SINZATO; PREZOTO, 2000; SOUZA et al., 2008). Além disso, o maior número de saídas influenciadas pela fêmea  $\alpha$  pode representar uma coordenação deste indivíduo frente ao ritmo de atividade forrageadora de sua colônia, o que induz as

forrageadoras a saírem em busca de recursos para suprir as suas necessidades e a dos imaturos.

Reeve e Gamboa (1983, 1987) apontam que a fêmea  $\alpha$  de *P. fuscatus* estimula a atividade forrageadora primeiramente através de sua atividade e depois através de comportamentos agressivos exibidos. Contudo, Jha e outros (2006) verificaram que as fêmeas  $\alpha$  de *Polistes instabilis* (Saussure, 1853) e *Polistes dominulus* (Christ, 1791) não induziram as saídas das forrageadoras, uma vez que em apenas 4.6% dos casos houve alguma interação entre os indivíduos. Os autores sugerem que as fêmeas  $\alpha$  possuem o controle reprodutivo, mas não o controle na organização do trabalho.

O fato dos retornos com carboidrato provenientes de saídas influenciadas terem sido mais frequentes do que os demais, pode estar relacionado ao tipo de alimentação, que contempla adultos e larvas. Portanto, a fêmea  $\alpha$  induziria de alguma forma as saídas para a coleta deste recurso em benefício próprio imediato e posterior, já que a espécie possui mecanismos para armazenar o carboidrato trazido do forrageio no interior do ninho (GUIMARÃES et al., 2008). Retornos com proteína, além de demandarem mais gasto energético e tempo para sua obtenção (GIANNOTTI et al., 1995; SILVA; NODA, 2000), não são alimentos para adultos (RAVERET-RICHTER, 2000). Os retornos com fibra vegetal provenientes de saídas influenciadas demonstraram que a fêmea  $\alpha$  pode coordenar de forma diferenciada o tipo de recurso coletado pelas forrageadoras. Essa coordenação pode ter explicação na quantidade de interações de dominância praticadas antes das saídas das fêmeas, além do tipo de interação exibida. Assim, outra forma de comunicação pode estar envolvida no ritmo de atividade forrageadora, o que merece maiores investigações.

O'Donnell (1998) acredita que as interações de dominância induzem as forrageadoras a coletar alimentos (carboidrato e proteína). Em contraste, material para construção do ninho é frequentemente coletado por fêmeas  $\alpha$ , o que também foi observado para este estudo, assim como por Giannotti e Machado (1999), Sinzato e Prezoto (2000) e Souza e outros (2008). Isto demonstra a importância da fêmea  $\alpha$  em controlar o crescimento e a manutenção da colônia através da coleta de fibra vegetal.

Os benefícios atingidos pela associação de fêmeas podem superar os de uma fundação por haplometrose, mesmo com a redução da reprodução direta de uma

fêmea subordinada, já que a colônia terá maiores chances de sucesso. Em um recente trabalho com *M. cassununga*, Guimarães (2008) observou que a maioria das fundações aconteceu por pleometrose (67,57%) e que 84% destas obtiveram sucesso. Já em fundações haplometróticas, o sucesso foi de apenas 37,5%, sendo a fundação por associação de fêmeas a estratégia de nidificação predominante para a espécie. Estes dados apontam uma tendência para espécies neotropicais de fundação independente, principalmente do gênero *Polistes* (BUTIGNOL, 1992; GIANNOTTI, 1992; GIANNOTTI; MANSUR, 1993; ITÔ, 1985; OLIVEIRA et al., 2010; RAMOS; DINIZ, 1993; SINZATO; PREZOTO, 2000; TANNURE; NASCIMENTO, 1999), em que a fundação pleometrótica se mostrou como estratégia mais comum. Contudo, Prezoto (2001) observou que a fundação por uma única fêmea constitui 56,3% das fundações de *Polistes simillimus* Zikán, 1951, com sucesso de 37,09% das mesmas. Porém, o autor observou que mesmo sendo a menor parte das fundações, a associação de fundadoras foi responsável pelo maior número de colônias bem sucedidas.

Acredita-se que todos os fatores discutidos estejam correlacionados com o aumento do potencial reprodutivo da fêmea  $\alpha$  e seu status social, uma vez que apresenta um balanço positivo de energia e é menos propensa a transferir alimento para outros adultos, além de permanecer mais tempo no ninho. Por outro lado, fêmeas subordinadas realizam atividades de alto custo energético, o que reduz sua capacidade reprodutiva (GADAGKAR, 1991; HUNT, 1991, 2007; JEANNE, 1972, 1991; O'DONNELL, 1998; PARDI, 1948; REEVE; GAMBOA, 1987).

### 3.3.2.2 Comportamentos exibidos pelas forrageadoras após os retornos

A fêmea  $\alpha$  foi o indivíduo que realizou a maior frequência de interações após os retornos das forrageadoras, principalmente quando os retornos foram com carboidrato e proteína. Além disso, realizou uma maior frequência de trofaláxis com a forrageadora do que os demais indivíduos e isto pode ser explicado pelo fato do carboidrato ser o único recurso consumido pelos adultos (RAVERET-RICHTER, 2000).

Pardi (1948) afirma que as fêmeas  $\alpha$  recebem alimento de outras companheiras mais frequentemente do que alimentam outros indivíduos. Reeve e Gamboa (1987) verificaram que as fêmeas  $\alpha$  foram os primeiros indivíduos a solicitarem o recurso quando as forrageadoras retornaram à colônia, sendo algumas vezes oferecido espontaneamente, como verificado por Röseler (1991) em concordância com o presente trabalho.

O'Donnell (1998) também encontrou resultados semelhantes ao deste estudo e afirma que as fêmeas dominantes são os indivíduos mais prováveis de adquirir materiais das forrageadoras quando estas retornam ao ninho. Estes resultados podem demonstrar que a fêmea  $\alpha$  participa mais das interações quando os retornos são com recurso líquido do que com sólido, uma vez que apenas o carboidrato é alimento para os adultos.

Murakami e Shima (2006) verificaram que as fêmeas  $\alpha$  de *M. cassununga* ingeriram os recursos com maior frequência do que os demais indivíduos, as fêmeas  $\beta$  ingeriram menos que a  $\alpha$ , mas em maior quantidade do que às demais e assim sucessivamente, e sugerem a existência de uma hierarquia relacionada à quantidade de alimento consumido pelos adultos.

O fato do recurso fibra vegetal ter sido o único item que fêmeas  $\alpha$  forrageadoras não repartiram com co-específicos se deve em especial ao pequeno tamanho do recurso trazido à colônia em relação à proteína. Prezoto e outros (1994) verificaram que as forrageadoras de *P. simillimus* suportaram, em média, 10.6% do seu peso ao carregar proteína e 0.4% ao carregar fibra vegetal. Estes dados sugerem a idéia de que as fêmeas, de maneira geral, conseguem macerar mais facilmente um recurso menor, sem haver necessidade de reparti-lo com alguma companheira de ninho.

Jeanne (1991) e Jeanne e Taylor (2009) afirmam que em espécies de Polistinae de fundação independente, as forrageadoras quase nunca dividem com as companheiras de ninho a fibra vegetal. Já as forrageadoras de proteína repartem mais frequentemente o recurso com uma ou mais companheiras, mas também retém uma parte para alimentar as larvas. O'Donnell (1998) encontrou resultados semelhantes ao estudar a espécie *Mischocyttarus mastigophorus* Richards, 1978. Já Souza e outros (2008) encontraram em 66% dos casos que as forrageadoras de *P. ferreri* repartem o material coletado com as fêmeas dominantes.

Outra explicação pode ser dada considerando que os retornos com carboidrato e proteína foram realizados por fêmeas subordinadas e a probabilidade destas fêmeas aceitarem a divisão do recurso é alta. Em contrapartida, a fêmea  $\alpha$  é menos propensa a aceitar repartir com outras fêmeas a fibra vegetal coletada (SOUZA et al., 2008).

Noda (2005) encontrou uma tendência do recurso proteína ser distribuído entre as fêmeas das primeiras posições de *M. drewseni*. Isto porque quando o adulto macera uma porção de proteína, ingere alguma quantidade de proteína da hemolinfa que, segundo Hunt (1994) e Hunt e outros (1991) serve como complemento nutricional, aumentando a fecundidade e a longevidade do indivíduo. Esta situação pode contribuir para que as forrageadoras repartam o recurso com as fêmeas que ocupam posições mais elevadas na hierarquia da colônia.

Assim, as fêmeas  $\alpha$  conseguem ingerir maior quantidade de alimento durante as trocas trofaláticas com as forrageadoras e também quando maceram a proteína, podendo permanecer mais tempo no ninho, já que estão bem alimentadas, evitando as atividades de forrageio que são de alto custo energético e arriscadas.

#### 4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Em colônias de *M. cassununga*, o período de desenvolvimento dos estágios imaturos apresentou semelhanças entre suas durações nas fases de pré e pós-emergência e não foi influenciado pelas variáveis climáticas, que também não afetaram a ocorrência de oofagia nestas colônias. Entretanto, houve diferenças quanto à frequência de oofagia entre as fases de desenvolvimento. A ocorrência destes eventos parece estar mais intimamente relacionada com a fase de desenvolvimento da colônia do que com as variáveis climáticas.

Na fase de pré-emergência, além de maior ocorrência de oofagia, houve maior frequência de interações agressivas, demonstrando haver uma disputa entre as fêmeas pelas posições mais elevadas na hierarquia neste momento, sendo a fêmea  $\alpha$  o indivíduo que mais realizou interações de dominância. Depois de estabelecido o rank hierárquico, a manutenção da fêmea  $\alpha$  na mesma posição permitiu que a hierarquia se mantivesse estável durante a fase de pós-emergência, que pode ser caracterizada como um período que apresenta menos disputas entre as fêmeas, com menor ocorrência de oofagia e com controle da fêmea  $\alpha$  sobre a atividade forrageadora. Em ambas as fases de desenvolvimento, a fêmea  $\alpha$  influenciou a maior parte das saídas das forrageadoras e controlou os eventos após os retornos, sendo que o tipo de recurso coletado pode ser influenciado por uma maneira diferenciada de comunicação durante as interações exibidas pela fêmea  $\alpha$  antes das saídas das forrageadoras.

Os resultados apresentados contribuem para uma maior compreensão sobre a biologia, ecologia e comportamento de *M. cassununga* e tornam a espécie um modelo adequado para estudos sobre ecologia comportamental. Contudo, muitos destes aspectos ainda não foram esclarecidos e futuras investigações devem ser realizadas neste sentido.

## REFERÊNCIAS

- ALTMANN, J. Observational study of behavior: sampling methods. **Behaviour**, Zeist, v. 49, p. 227-267, 1974.
- ANDRADE, F. R.; PREZOTO, F. Horários de atividade forrageadora e material coletado por *Polistes ferreri* Saussure, 1853 (Hymenoptera, Vespidae), nas diferentes fases de seu ciclo biológico. **Revista Brasileira de Zoociências**, Juiz de Fora, v. 3, no.1, p. 117-128, 2001.
- BUTIGNOL, C. A. Observações sobre a bionomia da vespa predadora *Polistes versicolor* (Olivier, 1791) (Hymenoptera, Vespidae) em Florianópolis/SC. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, São Paulo, v. 19, no. 2, p. 201-206, 1992.
- CARPENTER, J.M. Phylogenetic relationships and natural classification of the Vespoidea (Hymenoptera). **Systematic Entomology**, Oxford, v. 7, p. 11-38, 1982.
- CARPENTER, J. M. Phylogenetic Relationships and the origin of social behavior in the Vespidae. In: ROSS, K. G.; MATTHEWS, R. W. **The social biology of wasps**. Ithaca: Cornell University Press, 1991. p. 7-32.
- CARPENTER, J. M. Biogeographic patterns in the Vespidae (Hymenoptera): two views of Africa and South America. In: GOLDBLATT, P. **Biological relationships between Africa and South America**. New Haven: Yale University Press, 1993. p. 139-155.
- CARPENTER, J. M.; MARQUES, O. M. Contribuição ao estudo dos vespídeos do Brasil (Insecta: Hymenoptera, Vespidae, Vespidae). **Série Publicações Digitais 3**, Cruz das Almas, v. 2, 2001. 147 p. CD-ROM.
- CARPENTER, J. .M.; WENZEL, J. W. A new species and nest type of *Mischocyttarus* from Costa Rica (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae), with descriptions of nests of three related species. **Psyche**, Cambridge, v. 95, p. 89-99, 1988.
- CASTRO, M. M. **Atividade forrageadora de *Mischocyttarus cassununga* (von Ihering, 1903) durante as fases de pré e pós-emergência**. 2007. 66 f. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Ciências Biológicas) – Centro de Ensino Superior de Juiz de Fora, Juiz de Fora, 2007.
- CECÍLIO, D. S. S. **Bionomia da vespa social *Mischocyttarus (Kappa) latior* (Fox, 1898) (Hymenoptera: Vespidae)**. 1995. 33 f. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual Paulista (UNESP), Rio Claro, 1995.

ELISEI, T. et al. Foraging activity and nesting of Swarm-founding wasp *Synoeca cyanea* (Hymenoptera: Vespidae, Epiponini). **Sociobiology**, Chico, v. 46, no. 2, p. 317-327, 2005.

ELISEI, T. et al. Influence of environmental factors on the foraging activity of the paper wasp *Polistes simillimus* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology**, Chico, v. 51, no. 1, p. 219-230, 2008.

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

FOWLER, H. G. Human effects on nest survivorship of urban synanthropic wasps. **Urban Ecology**, Lausanne, v. 7, p. 137-143, 1983.

GADAGKAR, R. *Belonogaster, Mischocyttarus, Parapolybia* and independent-founding *Ropalidia*. In: ROSS, K. G.; MATTHEWS, R. W. **The social biology of wasps**. Ithaca: Cornell University Press, 1991. p.149-190.

GALLO, D. et al. **Entomologia Agrícola**. São Paulo: FEALQ, 2002. 920p.

GERVET, J. Le comportement d'oophagie différentielle chez *Polistes gallicus* L. (Hymen. Vesp.). **Insectes Sociaux**, Basel, v. 11, p. 343-382, 1964.

GIANNOTTI, E. **Aspectos biológicos e etológicos da vespa social neotropical *Polistes (Aphanilopterus) lanio lanio* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera, Vespidae)**. 1992. 212 f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual Paulista (UNESP), Rio Claro, 1992.

GIANNOTTI, E. The colony cycle of the social wasp, *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, Curitiba, v. 41, no. 2-4, p. 217-224, 1998.

GIANNOTTI, E. Social organization of the eusocial wasp *Mischocyttarus cerberus styx* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology**, Chico, v. 33, no. 3, p. 325-338, 1999.

GIANNOTTI, E. Etograma comparativo entre *Polistes* e *Mischocyttarus*. In: XIX Congresso Brasileiro de Etologia, 2001, Juiz de Fora. **Anais de Etologia**. Juiz de Fora: UFJF, 2001. p. 27-31.

GIANNOTTI, E.; FIERI, S. R. On the brood of *Mischocyttarus cassununga* (Ihering, 1903) (Hymenoptera: Vespidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, Curitiba, v. 41, p. 9-11, 1991.

GIANNOTTI, E.; MACHADO, V. L. L. Behavioral castes in the primitively

eusocial wasp *Polistes lanio* Fabricius (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, Curitiba, v. 43, no. 3-4, p. 185-190, 1999.

GIANNOTTI, E.; MANSUR, C. B. Dispersion and foundation of new colonies in *Polistes versicolor* (Hymenoptera, Vespidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, São Paulo, v. 22, no. 2, p. 307-316, 1993.

GIANNOTTI, E.; SILVA, C. V. *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae): external morphology of the brood during the post-embryonic development. **Revista Brasileira de Entomologia**, Curitiba, v. 37, no. 2, p. 309-312, 1993.

GIANNOTTI, E.; TREVISOLI, C. Desenvolvimento pós-embrionário de *Mischocyttarus drewseni* Saussure, 1857 (Hymenoptera, Vespidae). **Insecta**, Cruz das Almas, v. 2, no. 2, p. 41-52, 1993.

GIANNOTTI, E. et al. Foraging activity of *Polistes lanio lanio* (FABR.) (Hymenoptera: Vespidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, São Paulo, v. 24, no. 3, p. 455-463, 1995.

GOBBI, N.; MACHADO, V. L. L. Material capturado e utilizado na alimentação de *Polybia (Myrapetra) paulista* Ihering, 1896 (Hymenoptera, Vespidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, São Paulo, v. 14, no. 2, p. 189-195, 1985.

GOBBI, N.; MACHADO, V. L. L. Material capturado e utilizado na alimentação de *Polybia (Trichothorax) ignobilis* (Hiday, 1836) (Hymenoptera Vespidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, São Paulo, v. 15 (supl.), p. 117-124, 1986.

GOBBI, N.; SIMÕES, D. Contribuição ao entendimento do ciclo básico de colônias de *Mischocyttarus (Monocyttarus) cassununga* (von Ihering, 1903) (Hymenoptera: Vespidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, São Paulo, v. 17, no. 2, p. 421-436, 1988.

GOOGLE EARTH. Disponível em: <http://earth.google.com/intl/pt/>. Acesso: 07 jul. 2009.

GRAZINOLI, D. J. **Etologia de *Polistes simillimus* Zikán, 1951 (Hymenoptera, Vespidae)**. 2006. 46 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Federal de Juiz de Fora, Juiz de Fora, 2006.

GUIMARÃES, D. L. **Biologia e ecologia comportamental da vespa social *Mischocyttarus cassununga* (von Ihering, 1903) (Hymenoptera, Vespidae) em ambiente antrópico**. 2008. 78 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Federal de Juiz de Fora, Juiz de Fora, 2008.

GUIMARÃES, D. L. et al. Patterns of honey storage in colonies of the social wasp *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology**, Chico, v. 51, no. 3, p. 655-660, 2008.

HELDMAN, G. Über das Leben auf Waben mit mehreren überwinterten Weibchen von *Polistes gallica* L. **Biologisches Zentralblatt**, Germany, v. 56, p. 389-400, 1936.

HUNT, J. H. Nourishment and evolution of the social vespidae. In: ROSS, K. G.; MATTHEWS, R. W. **The social biology of wasps**. Ithaca: Cornell University Press, 1991. p. 426-450.

HUNT, J. H. Nourishment and social evolution in wasps sensu lato. In: HUNT, J. H.; NALEPA, C. A. **Nourishment and evolution in insect societies**. San Francisco: Westview Press, 1994. p. 211-244.

HUNT, J. H. **The evolution of social wasps**. Oxford: Oxford University Press, 2007. 259p.

HUNT, J. H. et al. Vespidae wasps eat pollen (Hymenoptera: Vespidae). **Journal of Kansas Entomological Society**, Manhattan, v. 64, no. 2, p. 127-130, 1991.

ITÔ, Y. Social behavior and social structure of neotropical paper wasp *Mischocyttarus angulatus* Richards and *M. basimacula* (Cameron). **Journal of Ethology**, Kyoto, v. 2, no. 1, p. 17-29, 1984.

ITÔ, Y. A comparison of frequency of intra-colony aggressive behaviours among five species of Polistinae wasps (Hymenoptera, Vespidae). **Zeitschrift für Tierpsychologie**, Berlin, v. 68, p. 152-167, 1985.

JEANNE, R. Social biology of the neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, Cambridge, v. 144, no. 3, p. 63-150, 1972.

JEANNE, R. The adaptiveness of social wasp nest architecture. **Quarterly Review of Biology**, Chicago, v. 50, p. 267-287, 1975.

JEANNE, R. L. Polyethism. In: ROSS, K. G.; MATTHEWS, R. W. **The social biology of wasps**. Ithaca: Cornell University Press, 1991. p. 389-425.

JEANNE, R. L.; TAYLOR, B. J. Individual and social foraging in social wasps. In: JARAU, S.; HRNCIR, M. **Food Exploration by Social Insects: ecological, behavioral and theoretical approaches**. Boca Raton: CRC Press, 2009.

JHA, S. et. al. The queen is not a pacemaker in the small-colony wasps *Polistes instabilis* and *P. dominulus*. **Animal Behavior**, London, v. 71, p. 1197-1203, 2006.

JUIZ DE FORA. Instituto de Pesquisa e Planejamento. **Plano Diretor de Juiz de Fora**: diagnóstico. Juiz de Fora, 1996. p. 33-34.

KÖPPEN, W. **Roteiro para classificação climática**. 1970. 6 p. [Mimeo]

LIMA, M. A. P.; PREZOTO, F. Foraging activity rhythm in the Neotropical swarm-founding wasp *Polybia platycephala sylvestris* Richards, 1978 (Hymenoptera: Vespidae) in different seasons of the year. **Sociobiology**, Chico, v. 42, p. 745-752, 2003.

LIMA, M. A. P. et al. Levantamento dos gêneros, flutuação das colônias e hábitos de nidificação de vespas sociais (Hymenoptera, Vespidae), no campus da UFJF, Juiz de Fora, MG. **Revista Brasileira de Zoociências**, Juiz de Fora, v. 2, no. 1, p. 69-80, 2000.

LITTE, M. Behavioral ecology of the social wasp *Mischocyttarus mexicanus* (Hymenoptera, Vespidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, Heidelberg, v. 2, p. 229-246, 1977.

LITTE, M. *Mischocyttarus flavitarsis* in Arizona: social and nesting biology of polistinae wasp. **Zeitschrift für Tierpsychologie**, Austrian, v. 50, p. 282-312, 1979.

LITTE, M. Social biology of the polistinae wasp *Mischocyttarus labiatus*: survival in a Colombia rain forest. **Smithsonian Contributions of Zoology**, Washington, v. 327, p. 1-27, 1981.

MACHADO, V. L. L. Análise populacional de colônias de *Polybia (Myrapetra) paulista* (Ihering 1896) (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, v. 2, no. 4, p. 187-201, 1984.

MACHADO, V. L. L. et al. Material capturado e utilizado na alimentação de *Stelopolybia pallipes* (Olivier, 1791) (Hymenoptera, Vespidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, São Paulo, v. 16, p. 73-79, 1987.

MARQUES, O. M.; CARVALHO, C. A. L. Hábitos de nidificação de vespas sociais (Hymenoptera, Vespidae) no município de Cruz das Almas, Bahia. **Insecta**, Cruz das Almas, v. 2, no. 2, p. 23-40, 1993.

MURAKAMI, A. S. N.; SHIMA, S. N. Nutritional and social hierarchy establishment of the primitively eusocial wasp *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini) and related aspects. **Sociobiology**, Chico, v. 48, no. 2, p. 547-570, 2006.

MURAKAMI, A. S. N.; SHIMA, S. N. Queen replacement in *Mischocyttarus* (*Monocyttarus*) *cassununga* (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini): a particular case. **Sociobiology**, Chico, v. 53, no. 1, p. 247-257, 2009.

MURAKAMI, A. S. N. et al. More than one inseminated female in colonies of the independent-founding wasp *Mischocyttarus cassununga* von Ihering (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, Curitiba, v. 53, no. 4, p. 653-662, 2009.

NASCIMENTO, F. S. et al. Vespas sociais neotropicais: padrões comportamentais, regulação social e arquitetura de ninho. In: VILELA, E. F. et al. **Insetos sociais: da biologia à aplicação**. Viçosa: UFV, 2008. p. 47-67.

NODA, S. C. M. **Determinação e diferenciação de castas em *Mischocyttarus* (*Mischocyttarus*) *drewseni* Saussure, 1857 (Hymenoptera, Vespidae) de acordo com a perspectiva nutricional e aspectos relacionados**. 2005. 110 f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual Paulista (UNESP), Rio Claro, 2005.

NODA, S. C. M. et al. Dominance hierarchy in different stages of development in colonies of the primitively eusocial wasp *Mischocyttarus Cerberus styx* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology**, Chico, v. 38, no. 3B, p. 603-614, 2001.

O'DONNELL, S. Dominance and polyethism in the eusocial wasp *Mischocyttarus mastigophorus* (Hymenoptera, Vespidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, Heidelberg, v. 43, p. 327-331, 1998.

O'DONNELL, S; JEANNE, R. Implications of senescence patterns for the evolution of age polyethism in social insects. **Behavioral Ecology**, Oxford, v. 6, p. 269-273, 1995.

OLIVEIRA, S. A. et al. Dominance hierarchy in different stages of development in colonies of the neotropical eusocial paper wasp *Polistes versicolor* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology**, Chico, v. 48, no. 2, p. 515-526, 2006.

OLIVEIRA, S. A. et al. Foundation pattern, productivity and colonies success of *Polistes versicolor* (Olivier, 1791) (Hymenoptera, Vespidae). **Journal of Insect Science**, Milwaukee, 2010 (in press).

PARDI, L. Ricerche sui Polistini. V. La poliginia iniziale di *Polistes gallicus* (L.). **Bollettino dell'Istituto di Entomologia della Università di Bologna**, Bologna, v. 14, p. 1-106, 1942.

PARDI, L. Dominance order in *Polistes* wasps. **Physiological Zoology**, Chicago, v. 21, p.1-13, 1948.

PAULA, L. et al. Foraging behavior in the neotropical Swarm-Founding wasp *Parachartergus fraternus* (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae: Epiponini) during different phases of the biological cycle. **Sociobiology**, Chico, v. 42, no. 3, p. 735-744, 2003.

PENNA, M. A. H. et al. Comparative productivity of *Mischocyttarus cerberus styx* (Richards, 1940) and *Mischocyttarus cassununga* Saussure (von Ihering, 1903) in an antropic environment as evaluation for differences in ecological strategies. **Revista Brasileira de Zoociências**, Juiz de Fora, v. 9, no. 2, p. 205-212, 2007.

POLTRONIERI, H. S.; RODRIGUES, V. M. Vespídeos sociais: estudo de algumas espécies de *Mischocyttarus Saussure, 1853*. **Dusenía**, Curitiba, v. 9, no. 3, p. 99-105, 1976.

PREMNATH, S. et al. Constructing dominance hierarchies in a primitively eusocial wasp. In: 11th International Congresso of IUSSI, 1990, New Delhi. **Proceedings of the 11th International Congresso of IUSSI**. New Delhi: Oxford & IBH Publishing Co. p. 80.

PREZOTO, F. **Estudos biológicos e etológicos de *Polistes (Aphanilopterus) simillimus* Zikan, 1951**. 2001. 112f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) Universidade Estadual Paulista (UNESP), Rio Claro, 2001.

PREZOTO, F.; GOBBI, N. Patterns of honey storage in nests of the neotropical paper wasp *Polistes simillimus* Zikán, 1951 (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology**, Chico, v. 41, no. 2, p. 437-442, 2003.

PREZOTO, F.; NASCIMENTO, F. S. Nota sobre ocorrência de usurpação de um ninho de *Mischocyttarus cassununga* por *Polistes versicolor* (Hymenoptera, Vespidae). **Revista de Etologia**, São Paulo, v. 1, no. 1, p. 69-71, 1999.

PREZOTO, F. et al. Atividade forrageadora e material coletado pela vespa social *Polistes simillimus* Zikán, 1951 (Hymenoptera: Vespidae). **Insecta**, Cruz das Almas, v. 3, no. 1, p. 11-19, 1994.

PREZOTO, F. et al. Dominance hierarchy in different stages of development in colonies of the primitively Eusocial wasp *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology**, Chico, v. 44, no. 2, p. 379-390, 2004.

PREZOTO, F. et al. Survey of preys captured and used by *Polybia platycephala* (Richards) (Hymenoptera: Vespidae, Epiponini). **Neotropical Entomology**, São Paulo, v. 35, no. 5, p. 894-851, 2005.

- PREZOTO, F. et al. Prey captured and used in *Polistes versicolor* (Olivier) (Hymenoptera: Vespidae) Nourishment. **Neotropical Entomology**, São Paulo, v. 35, no. 5, p. 707-709, 2006.
- PREZOTO, F. et al. Manejo de vespas e marimbondos em ambiente urbano. In: PINTO, A. S. et al. **Manejo de Pragas Urbanas**. Piracicaba: CP2, 2007. v.1, p. 123-126.
- RAMOS, F. A., DINIZ, I. R. Seasonal cycles, survivorship and growth of colonies of *Polistes versicolor* (Hymenoptera, Vespidae) in the urban area of Brasília, Brazil. **The Entomologist**, New York, v. 112, no. 3-4, p. 191-200, 1993.
- RAPOSO-FILHO, J. R. **Biologia de *Mischocyttarus extinctus***. 1981. 163f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual Paulista (UNESP), Rio Claro, 1981.
- RAPOSO-FILHO, J. R.; RODRIGUES, V. M. Habitat e local de nidificação de *Mischocyttarus (Monocyttarus) extinctus* Zikán, 1935 (Polistinae – Vespidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, São Paulo, v. 13, no. 1, p. 19-28, 1984.
- RAVERET-RICHTER, M. Social wasp (Hymenoptera: Vespidae) foraging behavior. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 45, p. 121-150, 2000.
- REEVE, H. K.; GAMBOA, G. J. Colony activity integration in primitively eusocial wasps. The role of the Queen (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera: Vespidae). **Behavioral, Ecology and Sociobiology**, Berlin, v. 13, p. 63-74, 1983.
- REEVE, H. K.; GAMBOA, G. J. Queen regulation of worker foraging in paper wasps: a social feedback control system (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera: Vespidae). **Behaviour**, Zeist, v. 102, p. 147-167, 1987.
- RESENDE, J. J. et al. Atividade diária de busca de recursos pela vespa social *Polybia occidentalis occidentalis* (Olivier, 1791) (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Zoociências**, Juiz de Fora, v. 3, p. 105-115, 2001.
- RIBEIRO-JÚNIOR, C. et al. Foraging activity rhythm of the neotropical Swarm-Founding wasp *Protopolybia exigua* (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini) in different seasons of the year. **Sociobiology**, Chico, v. 47, no. 1, p. 115-123, 2006.
- RICHARDS, O. W. **A revisional study of the masarid wasps (Hymenoptera: Vespidae)**. London: British Museum, 1962. 294p. (Natural History).
- RICHARDS, O. W. **The social wasps of the Americas excluding the Vespinae**. London: British Museum, 1978. 580p. (Natural History).

RÖSELER, P. F. Reproductive Competition during colony establishment. In: ROSS, K. G.; MATTHEWS, R. W. **The social biology of wasps**. Ithaca: Cornell University Press, 1991. p. 309-335.

RÖSELER, P. F.; RÖSELER, I. Dominance of ovariectomized foundresses in the paper wasp *Polistes gallicus*. **Insectes Sociaux**, Basel, v. 36, p. 219-234, 1989.

SILVA, M. N. **Aspectos do desenvolvimento e do comportamento de *Mischocyttarus (Kappa) atramentarius* Zikán, 1949 (Hymenoptera, Vespidae)**. 1984. 151f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual Paulista (UNESP), Rio Claro, 1984.

SILVA, E. R.; NODA, S. C. M. Aspectos da atividade forrageadora de *Mischocyttarus cerberus stix* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae): duração das viagens, especialização individual e ritmos diário e sazonal. **Revista Brasileira de Zoociências**, Juiz de Fora, v. 2, no. 1, p. 7-20, 2000.

SILVEIRA, O. T. Phylogeny of wasps of the genus *Mischocyttarus* de Saussure (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). **Revista Brasileira de Entomologia**, Curitiba, v. 52, no. 4, p. 510-549, 2008.

SIMÕES, D. et al. 1985. Mudanças sazonais na estrutura populacional em colônias de três espécies de vespas do gênero *Mischocyttarus* (Hymenoptera, Vespidae). **Naturalia**, São Paulo, v. 10, p. 89-105, 1985.

SINZATO, D. M. S.; PREZOTO, F. Aspectos comportamentais de fêmeas dominantes e subordinadas de *Polistes versicolor* Olivier, 1791 (Hymenoptera: Vespidae) em colônias na fase de fundação. **Revista de Etologia**, São Paulo, v. 2, no. 2, p. 121-127, 2000.

SOUZA, A. R. et al. Foraging behavior and dominance hierarchy in colonies of the neotropical social wasp *Polistes ferreri* (Hymenoptera, Vespidae) in different stages of development. **Sociobiology**, Chico, v. 52, no. 1, p. 293-303, 2008.

SOUZA, A. R. et al. 2010. Dominance interactions among females of the neotropical eusocial wasp *Polistes ferreri* Saussure, 1853 (Hymenoptera: Vespidae). **Sociobiology**, Chico, v. 55, no. 1, 2010 (in press).

SPRADBERY, J. P. The social organization of wasp communities. **Symposia of the Zoological Society of London**, Cambridge, v. 14, p. 61-96, 1965.

SPRADBERY, J. P. **Wasps: an account of the biology and natural history of solitary and social wasps**. Seattle: University of Washington Press, 1973. 408p.

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

STRASSMANN, J. E.; MEYER, D. C. Gerontocracy in the social wasps *Polistes exclamans*. **Animal Behavior**, London, v. 31, p. 431-438, 1983.

SUZUKI, T. Natural history and social behaviour of the cofoundresses in a primitively eusocial wasp, *Polistes stigma* (Fabricius) (Hymenoptera: Vespidae), in India: a case study. **Japanese Journal of Entomology**, Tokyo, v. 64, no. 1, p. 35-55, 1996.

TANNURE, I. C.; NASCIMENTO, F. S. Influência do conflito de dominância entre fundadoras em colônias de vespas sociais pertencentes ao gênero *Polistes* (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Zociências**, Juiz de Fora, v. 1, no.1, p. 31-40, 1999.

TIBBETTS, E. A.; REEVE, H. K. Benefits of foundress associations in the paper wasp *Polistes dominulus*: increased productivity and survival, but no assurance of fitness returns. **Behavioral Ecology**, Oxford, v. 14, no. 4, p. 510-514, 2003.

WEST-EBERHARD, M. J. The social biology of polistinae wasps. **Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology of the University of Michigan**, Detroit, v. 140, p. 1-101, 1969.

WEST-EBERHARD, M. J. Dominance relations in *Polistes canadensis* (L.), a tropical social wasp. **Monitore Zoologico Italiano**, Firenze, v. 20, p. 263-281, 1986.

WEST-EBERHARD, M. J.; CERVO, R. Oophagy and infanticide in colonies of social wasps. In: PARMIGIANI, S.; SAAL, F. S. v. **Infanticide and Parental Care**. Chur: Hardwood Academic Publishers, 1994. p. 213-235.

WILSON, E. O. **The insects societies**. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University, 1971. 548p.

WILSON, E. O. **Sociobiology: the new synthesis**. Cambridge: The Belknap Press Harvard University, 1975. 679p.

## APÊNDICE

Apêndice A – Média, desvio padrão e amplitude dos valores registrados para Temperatura (°C), Umidade relativa do ar (%) e Precipitação (mm) durante as estações seca e chuvosa no período de julho de 2008 a junho de 2009 no município de Juiz de Fora, MG.

Estação Seca			
	Temperatura (°C)	Umidade (%)	Precipitação (mm)
jul/08	16,44±1,86(13,62-20,08)	69,23±10,16(46,25-83)	0
ago/08	18,19±1,78(13,9-20,64)	71,62±11,63(53,25-92,75)	0,15±0,56(0-3)
set/08	17,51±3,38(11,4-24,34)	73,73±17,62(39,25-98,5)	3,09±7,67(0-30,7)
mai/09	18,04±1,57(15,58-21,32)	81,98±7,36(61,5-96,7)	0,51±1,94(0-10,5)
jun/09	15,84±1,87(11,98-19,14)	81,51±8,65(61,5-98,5)	0,87±2,57(0-12)
Média da Estação	17,22±2,35(11,4-24,34)	75,59±12,6(39,25-98,5)	0,91±3,81(0-30,7)
Estação Chuvosa			
	Temperatura (°C)	Umidade (%)	Precipitação (mm)
out/08	20,44±3,93(13,96-35,34)	81,16±12,86(50,75-98,75)	6,48±12,67(0-46,6)
nov/08	19,02±1,95(15,04-22,6)	88,56±6,02(73-97)	8,74±11,35(0-41,2)
dez/08	19,68±1,91(16,8-23,26)	86,91±9,44(60,25-98,25)	15,52±16,15(0-52,7)
jan/09	21,19±1,98(16,4-24,44)	85,62±7,82(67,25-99)	5,35±7,97(0-25,8)
fev/09	22,36±1,41(17,74-24,76)	81,87±6,72(71,25-98)	9,39±15,65(0-57)
mar/09	21,98±1,83(19,04-25,5)	82,61±9,17(63,75-98,25)	7,7±17,16(0-73,9)
abr/09	19,32±1,1(17,2-21,94)	83,32±5,04(72,25-91)	2,44±7,23(0-27,4)
Média da Estação	20,55±2,48(13,96-35,34)	84,3±8,82(50,75-99)	7,95±13,47(0-73,9)

Fonte: a autora.

\* Dados diários fornecidos pelo Laboratório de Climatologia e Análise Ambiental da Universidade Federal de Juiz de Fora (UFJF).