

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

André Rodrigues de Souza

REGULAÇÃO DA ATIVIDADE DE OPERÁRIAS NA VESPA EUSOCIAL
Polistes versicolor (Olivier, 1791) (HYMENOPTERA, VESPIDAE)

Juiz de Fora

2011

André Rodrigues de Souza

REGULAÇÃO DA ATIVIDADE DE OPERÁRIAS NA VESPA EUSOCIAL

Polistes versicolor (Olivier, 1791) (HYMENOPTERA, VESPIDAE)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, área de concentração: Comportamento e Biologia animal, da Universidade Federal de Juiz de Fora, como requisito parcial para a obtenção do grau de Mestre.

Orientador: Prof. Dr. Fábio Prezoto

Juiz de Fora

2011

Souza, André Rodrigues de

Regulação da atividade de operárias na vespa eusocial *Polistes versicolor* Olivier, 1791 (Hymenoptera: Vespidae)/ André Rodrigues de Souza. – 2011.

35 f. : il.

Dissertação (Mestrado em Comportamento e Biologia Animal)—
Universidade Federal de Juiz de Fora, Juiz de Fora, 2011.

1. Vespas 2. Comportamento animal I. Título.

CDU 595.798

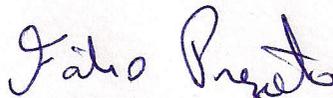
André Rodrigues de Souza

**Regulação da atividade de operárias na vespa eusocial *Polistes versicolor* (Olivier, 1791)
(Hymenoptera: Vespidae)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Área de Concentração Comportamento e Biologia Animal, da Universidade Federal de Juiz de Fora como requisito parcial para obtenção do título de Mestre.

Aprovada em 17 de Fevereiro de 2011.

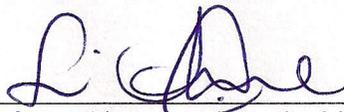
BANCA EXAMINADORA



Prof. Dr. Fábio Prezoto (Orientador)
Universidade Federal de Juiz de Fora



Prof. Dr. Fábio Santos Nascimento
Universidade de São Paulo



Prof. Dr. Simone Alves de Oliveira
Universidade Federal de Juiz de Fora

RESUMO

Em sociedade simples como vespas do gênero *Polistes*, rainhas podem regular a atividade de operárias. Contudo, investigações recentes demonstraram que esse não é o único padrão para o gênero. Existem espécies onde a atividade das operárias não depende da rainha. Essas descobertas motivam estudos com outras espécies para encontrar sistemas intermediários, que podem auxiliar no entendimento da evolução da organização social em vespas sociais. Neste estudo é demonstrado que rainhas de *P. versicolor* não monopolizam a regulação da atividade colonial e a estimulação física das operárias ao forrageio. Além disso, membros da colônia utilizam a agressão como mecanismo de estímulo ao forrageio. Esses resultados sugerem que a regulação da atividade de operárias em *P. versicolor* está mais próxima de um sistema descentralizado, auto-organizado e independente da rainha.

Palavras-chave: Auto-organização. Comunicação entre rainha e operária. Agressão.

ABSTRACT

Regulation of worker activity in the social wasp *Polistes versicolor* : In simple societies like *Polistes* wasps, queens can regulate worker activity. However, recent investigations have shown that this is not the only pattern for this genus. There are some species in which some aspects of worker activity is not queen dependent. These findings motivate studies with other species to find intermediate systems, which may aid in understanding the evolution of work organization in social wasps. Firstly, it was demonstrated that queens of *P. versicolor* don't monopolize colony activity initiation and don't stimulate worker foraging. In addition, colony members use aggression as a mechanism of foraging stimulation. These results suggest that regulation of worker activity seems to be close to a decentralized, self-organized, queen independent system.

Keywords: Self-organization. Queen worker communication. Aggression

SUMÁRIO

| | |
|--|-----------|
| 1 INTRODUÇÃO | 6 |
| 2 REGULAÇÃO DA ATIVIDADE DE OPERÁRIAS: RAINHAS SÃO NECESSÁRIAS? | 9 |
| 2.1 MATERIAL E MÉTODOS | 11 |
| 2.1.1 ÁREA DE ESTUDO E DESCRIÇÃO DA AMOSTRA | 11 |
| 2.1.2 PROCEDIMENTOS EXPERIMENTAIS | 12 |
| 2.1.3 PERÍODOS DE ATIVIDADE E REPOUSO COLONIAL | 13 |
| 2.1.4 IDENTIFICAÇÃO DAS RAINHAS | 13 |
| 2.1.5 ANÁLISE DOS DADOS | 16 |
| 2.2 RESULTADOS | 19 |
| 2.3 DISCUSSÃO | 23 |
| 3 AGRESSÃO E REGULAÇÃO DO FORRAGEIO | 26 |
| 3.1 MATERIAL E MÉTODOS | 26 |
| 3.1.1 ÁREA DE ESTUDO E DESCRIÇÃO DA AMOSTRA | 26 |
| 3.1.2 PROCEDIMENTO EXPERIMENTAL | 27 |
| 3.1.3 ANÁLISE DOS DADOS | 28 |
| 3.2 RESULTADOS | 29 |
| 3.4 DISCUSSÃO | 32 |
| 4 CONCLUSÃO | 34 |
| REFERÊNCIAS | 35 |

1 INTRODUÇÃO

Insetos eusociais podem formar colônias com poucos indivíduos e outras com até milhões deles. Bourke (1999) afirmou que o tamanho da colônia é uma variável crítica para o entendimento da organização das sociedades de insetos. Entre as vespas eusociais (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae), existe uma grande variação no tamanho das colônias, que é acompanhada por diferenças quanto à organização social. Assim, pelo menos duas tendências são observadas: nas sociedades simples, que incluem as vespas primitivamente eusociais (Mischocyttarini, Polistini e Ropalidiini), colônias geralmente possuem menos de 100 indivíduos, não existem diferenças morfológicas entre as castas e todos são potencialmente capazes de se reproduzir. Nesse caso, as rainhas suprimem fisicamente a reprodução das operárias por meio de comportamentos agressivos (também conhecidos como comportamentos de dominância) e pela oofagia diferencial. Já em sociedades complexas, como as vespas altamente eusociais (Epiponini), as colônias podem conter milhares de indivíduos, rainhas se diferem morfológicamente de operárias e podem manter a dominância reprodutiva por meio de feromônios (ANDERSON; MCSHEA, 2001).

Diferenças quanto à regulação do trabalho também são observadas. Em sociedades simples, as rainhas, que exibem a agressão para monopolizar a reprodução, podem usá-la também para estimular operárias a realizarem outras tarefas. As rainhas de *Polistes fuscatus* (Fabricius, 1793) (GAMBOA et al., 1990; REEVE; GAMBOA, 1983, 1987; SUMANA; STARKS, 2004) e *Ropalidia cyathiformis* (Fabricius, 1804) (KARDILE; GADAGKAR, 2003) podem utilizar a agressão para estimular operárias ao forrageio. Esse comportamento é possível devido à colônia ser pequena o suficiente para que um único indivíduo monitore todos os outros. Dessa forma, a regulação do trabalho é centralizada na rainha, que pode funcionar como um marca-passo que regula a atividade das operárias. Por outro lado, nas sociedades complexas o tamanho das colônias limita a capacidade da rainha atuar como um marca-passo (HERMAN; QUELLER; STRASSMANN, 2000). As rainhas da vespa Epiponini *Parachartegus colobopterus* (lichtenstein, 1796) não regulam a atividade de operárias (HERMAN; QUELLER; STRASSMANN, 2000). Nesse caso, a regulação do trabalho é descentralizada e parece emergir via auto-organização, pois cada operária responde às informações locais do ninho ou a outras operárias que de alguma maneira conhecem as necessidades da colônia (ANDERSON; MCSHEA, 2001; JEANNE, 1996).

A idéia de que sociedades complexas evoluíram a partir de sociedades simples tem sido suportada pelo fato de algumas sociedades simples de vespas sociais apresentarem características típicas de sociedades complexas, adquirindo nesse caso, um *status* de sociedade intermediária. Esse é o caso, por exemplo, da vespa *Ropalidia marginata* Lepeletier, 1836, onde rainhas e operárias são morfologicamente semelhantes, mas contrário às sociedades simples típicas, as rainhas não mantêm o monopólio reprodutivo por meio da agressão, mas sim por feromônios (GADAGKAR, 2001). Além disso, a regulação do forrageio nesta espécie depende das interações agressivas descentralizadas entre os membros da colônia (BRUYNDONCKX; KARDILE; GADAGKAR, 2006; LAMBA; CHANDRASEKHAR, 2008). Conhecer os mecanismos de organização do trabalho em sociedades simples pode contribuir para o entendimento de sua evolução.

Independente do tipo de organização do trabalho, centralizado ou descentralizado, um mecanismo comum parece emergir, a agressão. Assim como rainhas utilizam a agressão para regular a atividade na colônia, operárias também o fazem. É o que ocorre nas vespas primitivamente eusociais *Polistes instabilis* Saussure, 1853 (O'DONNELL, 1995, 1998; JHA et al. 2006), *Polistes dominulus* (Christ, 1791) (JHA et al. 2006), *R. marginata* (BRUYNDONCKX; KARDILE; GADAGKAR, 2006; LAMBA; CHANDRASEKHAR, 2008), e também nas vespas altamente eusociais *Polybia occidentalis* (Olivier) (O'DONNELL, 2001, 2006) e *Polybia aequatorialis* Zavattari, 1906 (O'DONNELL, 2003). Evolutivamente, considera-se que houve um salto na função primária da agressão em vespas sociais, do mecanismo de controle reprodutivo para a regulação descentralizada do forrageio (GADAGKAR, 2001). É ainda desconhecido como ocorreu essa transição evolutiva, mas, uma vez que a agressão pode assumir as duas funções em vespas primitivamente eusociais, acredita-se que o estudo desse grupo tem muito a contribuir.

Vespas sociais do gênero *Polistes* Latreille, 1802, (Hymenoptera: Vespidae: Polistini) constituem exemplos de sociedades simples. São classificadas como vespas de fundação independente, pois suas colônias podem ser iniciadas por uma (haplometrose) ou poucas fêmeas fecundadas (pleiometrose). Fêmeas fundadoras produzem uma ou mais gerações de operárias, seguidas por machos e fêmeas reprodutivos. Em geral, as colônias possuem menos de 100 indivíduos e não existem diferenças morfológicas entre as castas (PARDI, 1948; WEST-EBERHARD, 1969; REEVE, 1991). O ciclo colonial pode ser dividido, segundo Jeanne (1972) em: pré-emergência (fase de fundação): do início da construção do ninho até a emergência do primeiro adulto; pós-emergência: da emergência do primeiro adulto até o

declínio irreversível no número de imaturos; declínio: do declínio irreversível no número de imaturos até o abandono do ninho; agregado: do abandono do ninho até o início do processo de fundação.

Polistes versicolor (Olivier, 1791) é uma espécie neotropical que ocorre da Costa Rica à Argentina. Em colônias estudadas no sudeste do Brasil, o ciclo colonial dura de 3 a 10 meses (GOBBI, 1977). Novas colônias são sempre fundadas por fêmeas solitárias, ocasionalmente seguidas por associações, e fundadoras podem vir de agregados (GOBBI; ZUCHI, 1980; GONZALES; NASCIMENTO; GAYUBO, 2002; GOBBI; NOLL; PENNA, 2006). De acordo com Gobbi (1977) as colônias variam de uma a sete fêmeas durante a fase de fundação a até cerca de 100 fêmeas em colônias pós-emergentes maduras. Ninhos podem alcançar cerca de 500 células (OLIVEIRA; CASTRO; PREZOTO, 2010). As fêmeas se organizam segundo uma hierarquia de dominância e as rainhas são frequentemente os indivíduos mais agressivos da colônia (OLIVEIRA; LOPES; PREZOTO, 2006). Essas informações permitem classificar *P. versicolor* como uma sociedade simples.

Este trabalho foi motivado pela oportunidade de observar colônias de *P. versicolor* naturalmente localizadas em uma área urbana, principalmente em edificações, o que facilita a realização de estudos comportamentais. Dentre as vespas sociais que ocorrem no Brasil, *P. versicolor* se destaca como a espécie melhor conhecida, o que incentiva a realização de investigações mais profundas na medida em que esses trabalhos fornecem um arcabouço para novas investigações. Este estudo é uma contribuição ao conhecimento sobre a regulação da atividade de operárias em *P. versicolor*.

2 REGULAÇÃO DA ATIVIDADE DE OPERÁRIAS: RAINHAS SÃO NECESSÁRIAS?

A variedade na complexidade da organização social em Polistinae fornece um rico material para estudos sobre evolução da eusocialidade. Dentre os muitos contrastes, destacam-se aqueles referentes à comunicação entre rainhas e operárias (GAMBOA et al., 1990; REEVE; GAMBOA, 1983, 1987; KARDILE; GADAGKAR, 2003; ANDERSON; MCSHEA, 2001; HERMAN; QUELLER; STRASSMANN, 2000; JEANNE, 2003 apud JHA et al. 2006).

Reeve e Gamboa (1983, 1987) verificaram que em *P. fuscatus*, a rainha direciona agressivamente a atividade das operárias, uma vez que as taxas de forrageio decresceram em colônias que tiveram suas rainhas removidas. Entretanto, a atividade das operárias não se relacionou com a taxa de interação com a rainha e a mesma não induziu diretamente as operárias ao forrageio.

Em contrapartida, Jha et al. (2006), identificaram dois momentos durante a observação de colônias de *Polistes*. Os períodos de inatividade, nos quais indivíduos permanecem em repouso e períodos de atividade colonial, que se iniciam com a ação de um indivíduo que promove o movimento de todos os membros da colônia. Durante os períodos de atividade, vespas saem e chegam do forrageio, alimentam as larvas e interagem umas com as outras, evidenciando o trabalho realizado nesse período. Dessa forma, um indivíduo que dispare os períodos de atividade poderia atuar como regulador do trabalho na colônia. A ocorrência desses períodos em *Polistes* oferece a oportunidade de verificar se a rainha atua como marca-passo dessa atividade. Esses autores relataram que em *P. instabilis* e *P. dominulus*, rainhas e operárias tiveram igual probabilidade de disparar os períodos de atividade. Além disso, a remoção da rainha em colônias de *P. dominulus* não afetou a atividade colonial. Por fim, nas duas espécies estudadas, rainhas não centralizam a regulação do forrageio.

Assim, diferente de *P. fuscatus*, em *P. instabilis* e *P. dominulus* a regulação do trabalho parece estar mais próxima de um sistema descentralizado (auto-organizado). Conseqüentemente, dentro do gênero *Polistes*, podem existir espécies com diferentes graus de organização do trabalho, variando entre a organização centralizada e descentralizada. Estudos adicionais com espécies desse gênero podem demonstrar sistemas intermediários que são úteis para a compreensão de sua evolução.

Uma vez que rainhas de *P. versicolor* são os indivíduos mais agressivos da colônia (OLIVEIRA; LOPES; PREZOTO, 2006), parece razoável suspeitar que elas regulem a atividade das operárias. Dessa forma, dois mecanismos de regulação são possíveis: (i) A rainha pode regular a atividade das operárias disparando os períodos de atividade colonial. (ii) Alternativamente, a rainha pode estimular fisicamente as operárias a saírem da colônia para forragear. Neste estudo, a participação da rainha de *P. versicolor* na iniciação dos períodos de atividade colonial e no estímulo de operárias ao forrageio foi investigada.

2.1 MATERIAL E MÉTODOS

2.1.1 ÁREA DE ESTUDO E DESCRIÇÃO DA AMOSTRA

Estudos foram conduzidos entre Novembro de 2009 e Março de 2010 no município de Juiz de Fora, Minas Gerais, região sudeste do Brasil (21° 46' S, 43° 21' O, 800 m de altitude). Um total de 11 colônias de *P. versicolor* (três colônias pré-emergentes e oito pós-emergentes), localizadas em edificações, a cerca de 2 metros do solo foram estudadas (Tabela 1). Cada colônia possuía em média 84 ± 38 (37 - 134) células, com 32 ± 17 (14 - 64) ovos, 35 ± 20 (7 - 61) larvas, 9 ± 6 (1 - 18) pupas e 13 ± 6 (5 - 23) fêmeas adultas, tendo produzido 31 ± 27 (0 - 68) indivíduos (dados obtidos pela contagem das camadas de mecônio depositadas no fundo das células). Durante os experimentos, a temperatura esteve em torno de 25 ± 3 (15 - 32) °C, umidade relativa do ar em 63 ± 10 (39 - 85) %, velocidade do vento em $0,46 \pm 0,32$ (0 - 1,66) m/s e intensidade luminosa em 720 ± 430 (30 - 1990) lux.

Tabela 1: Número de fêmeas presentes nas colônias de *Polistes versicolor* e horas de filmagem com e sem rainha.

| Colônia | Número de fêmeas | Estágio | Horas de filmagem | |
|--------------|------------------|----------------|-------------------|------------|
| | | | Com rainha | Sem rainha |
| A1 | 20 | pós-emergência | 10 | 10 |
| A5 | 5 | pré-emergência | 9 | 9 |
| A8 | 15 | pós-emergência | 9 | 9 |
| B11 | 17 | pós-emergência | 8 | - |
| B12 | 7 | pré-emergência | 5 | - |
| B13 | 23 | pós-emergência | 4 | - |
| B14 | 8 | pós-emergência | 4 | 4 |
| B15 | 13 | pós-emergência | 5 | - |
| B16 | 6 | pré-emergência | 4 | 4 |
| B17 | 17 | pós-emergência | 8 | - |
| B18 | 11 | pós-emergência | 4 | - |
| Total | 142 | | 70 | 36 |

2.1.2 PROCEDIMENTOS EXPERIMENTAIS

Um total de 106 horas de gravações foram conduzidas. Cada colônia foi observada em campo, por aproximadamente 6 ± 2 (4 - 10) h, sempre no intervalo entre 7 e 18 h, com um notebook (HP Pavilion dv4) e uma web cam (Microsoft LifeCam VX3000), posicionada frontalmente, a aproximadamente 30 centímetros de distância do ninho. Pelo menos 24 horas antes das filmagens, cada fêmea recebeu uma marcação única no tórax, com tinta atóxica a base de água (Foto 1).



Foto 1: Detalhamento das observações comportamentais em colônias de *Polistes versicolor*. Notebook (a); web cam (b); marcação individual (c).

Inicialmente, todas as colônias estavam com suas rainhas presentes, gerando 70 horas de registros comportamentais. Filmagens adicionais foram realizadas em cinco destas colônias, perfazendo 36 horas de registros, onde a rainha foi previamente removida com uma pinça, 14 horas antes do início da observação, que ocorreu sempre no mesmo horário do registro anterior. Assim, se em uma destas colônias a filmagem na qual a rainha esteve presente ocorreu entre 8 e 13 h, então, a observação adicional da colônia sem a rainha ocorreu no próximo dia, entre 8 e 13 h. Destaca-se que o número de indivíduos presentes nas colônias

que foram amostradas por dois dias consecutivos ($n = 5$ colônias) foi o mesmo para as duas sessões de filmagem. Ao final do experimento, todas as colônias foram coletadas sempre no final da tarde, entre 17 e 19 h, com sacos plásticos contendo algodão embebido em éter. As vespas foram acondicionadas individualmente em tubos plásticos com álcool 70% para posterior dissecação.

2.1.3 PERÍODOS DE ATIVIDADE E REPOUSO COLONIAL

Uma colônia foi considerada em repouso quando todos os indivíduos estiveram imóveis. A quebra de repouso foi considerada quando a movimentação de uma vespa foi seguida pela movimentação das demais fêmeas na colônia, sendo esse momento, o início de um período de atividade. Períodos de atividade continuaram até que todos os indivíduos ficassem imóveis por mais de 10 segundos, iniciando um novo período de repouso (JHA et al., 2006).

2.1.4 IDENTIFICAÇÃO DAS RAINHAS

Para identificar as rainhas, os comportamentos de dominância (ou agressão) e subordinação, descritos em detalhes em West-Eberhard (1969), exibidos pelos membros das colônias foram registrados. Comportamentos de dominância estão ilustrados na foto 2, e consistiram em:

- Avançar: Quando uma vespa investe contra outra vespa, que permanece em repouso, podendo ou não haver contato físico;
- Perseguir: Quando uma vespa investe contra uma, que por sua vez se afasta da agressora, havendo então uma perseguição pela superfície do ninho;
- Morder: Quando uma vespa morde o corpo de outra vespa;
- Montar: Quando uma vespa sobe em outra vespa;
- Passar por cima: Quando uma vespa passa por cima de outra vespa;
- Lutar: Quando uma vespa agride outra vespa, freqüentemente observa-se ferroadas e os indivíduos podem até cair do ninho.

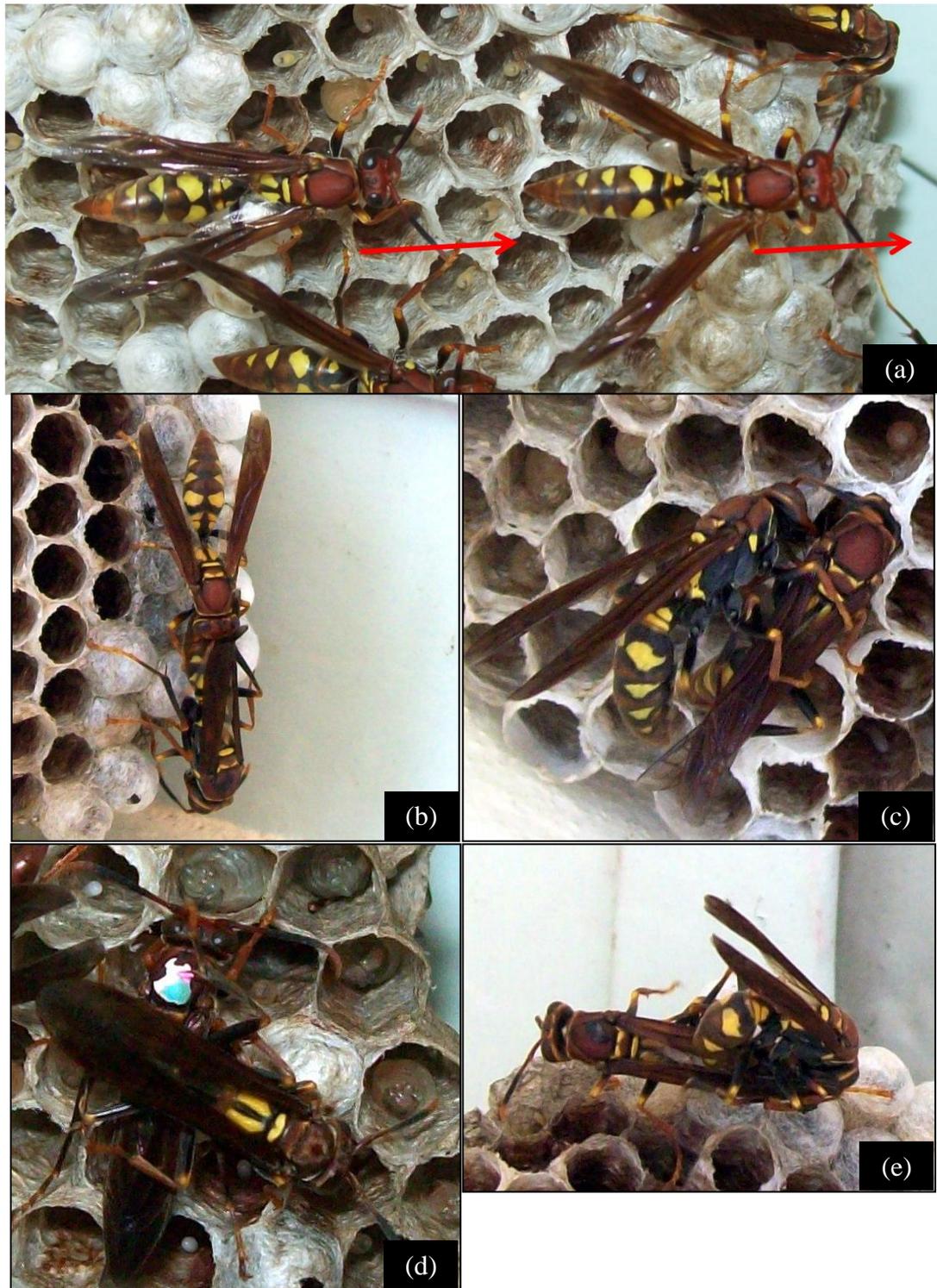


Foto 2: Interações agressivas entre fêmeas de *Polistes versicolor*. (a) Perseguição; (b) Morder; (c) Montar; (d) Passar por cima e (e) Lutar.

Para indivíduos que exibiram esses comportamentos foram computados interações de dominância, enquanto para aqueles que receberam o comportamento agressivo foram computados interações de subordinação.

Para cada fêmea, o índice de dominância D (PREMNATH et al.1990), também citado como FDI (BANG et al. 2010), considerado o índice mais apropriado para construir a hierarquia de dominância em vespas sociais (BANG et al. 2010), foi determinado. Esse índice é dado pela fórmula:

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

Onde,

$\sum_{i=1}^n B_i$ é o somatório dos comportamentos de dominância que um sujeito exibiu a outros membros da colônia.

$\sum_{j=1}^m \sum_{i=1}^n b_{ji}$ é o somatório dos comportamentos de dominância que os indivíduos dominados pelo sujeito exibiram.

$\sum_{i=1}^n L_i$ é o somatório dos comportamentos de subordinação que um sujeito exibiu a outros membros da colônia.

$\sum_{j=1}^p \sum_{i=1}^n l_{ji}$ é o somatório dos comportamentos de subordinação exibidos pelos indivíduos que dominaram o sujeito.

O índice de dominância demonstrou que rainhas de *P. versicolor* ocuparam sempre as primeiras posições na hierarquia, facilitando sua identificação preliminar. Para um exemplo ilustrado, ver Tabela 2. Em adição à identificação comportamental, a dissecação das fêmeas sob estereomicroscópio confirmou que em cada colônia estudada havia uma única rainha, evidenciada pelo desenvolvimento ovariano. Cada rainha apresentou em média $11,5 \pm 6$ (4 - 18) oócitos maduros (Foto 3) além de células espermáticas na espermateca, observada sob microscópio. Apesar de Nagamati-Junior et al. (2010) reportarem evidências de posturas ocasionais de indivíduos além da rainha, sugerindo a ocorrência de poliginia simultânea, destaca-se que estes autores utilizaram colônias maduras de *P. versicolor* com 170 - 488 células enquanto no presente estudo foram utilizadas colônias menores, com 84 ± 38 (37 - 134) células.

Tabela 2: Exemplo de aplicação do índice de dominância FDI (PREMNATH et al. 1990) para uma colônia de *Polistes versicolor* com quatro indivíduos. Os números na matriz 4 x 4 são as vitórias/derrotas entre os animais (α , β , δ , γ) mencionados na linha e na coluna.

| | | Derrota | | | | $\sum B_i$ | $\sum b_{ij}$ |
|---------------|----------|----------|----------|---------|----------|------------|---------------|
| | | γ | δ | β | α | | |
| Vitória | γ | - | 1 | 27 | 3 | 31 | 5 |
| | δ | 0 | - | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | β | 2 | 2 | - | 0 | 4 | 31 |
| | α | 1 | 0 | 0 | - | 1 | 31 |
| $\sum L_i$ | | 3 | 3 | 27 | 3 | | |
| $\sum l_{ij}$ | | 30 | 0 | 3 | 3 | | |
| FDI | | 1,09 | 0,25 | 1,16 | 4,71 | | |

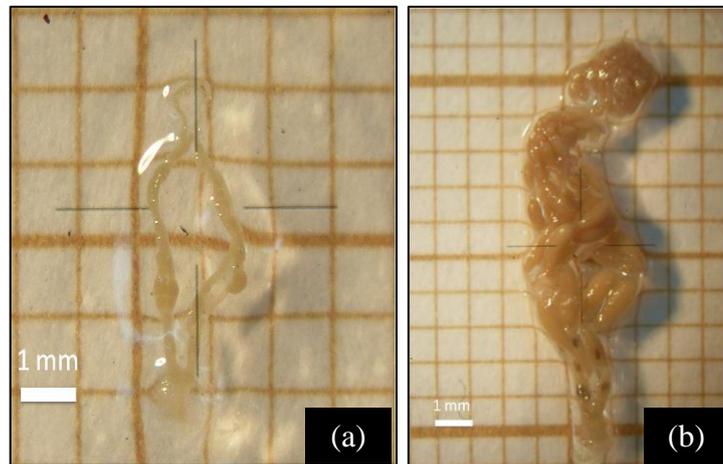


Foto 3: Ovários de uma operária (a) e de uma rainha (b) de *Polistes versicolor*.

2.1.5 ANÁLISE DOS DADOS

Para verificar se rainhas são os principais indivíduos que estimulam os períodos de atividade, em cada colônia onde a rainha esteve presente foram contabilizados:

- O número de períodos de atividade iniciados pela rainha;
- O número de períodos de atividade iniciados por todas as operárias juntas;
- O número médio de períodos de atividade iniciados por uma operária.

As frequências dos comportamentos de rainhas e operárias que especificamente iniciaram os períodos de atividade também foram registradas.

Para verificar se a saída das forrageadoras é influenciada principalmente pela rainha, as interações das operárias um minuto imediatamente antes de sua saída da colônia foram registradas e agrupadas nas seguintes categorias, ilustradas na foto 4:

- Interação com rainhas: Contato físico entre rainha e forrageadora;
- Interação com operárias: Contato físico entre duas operárias;
- Verificar célula: Tocar uma ou mais células do ninho com as antenas, podendo introduzir a cabeça nas células, e ainda realizar trofalaxis com uma larva;
- Sem interação: A forrageadora não interage com adultos (rainha ou operárias) e não verifica célula.

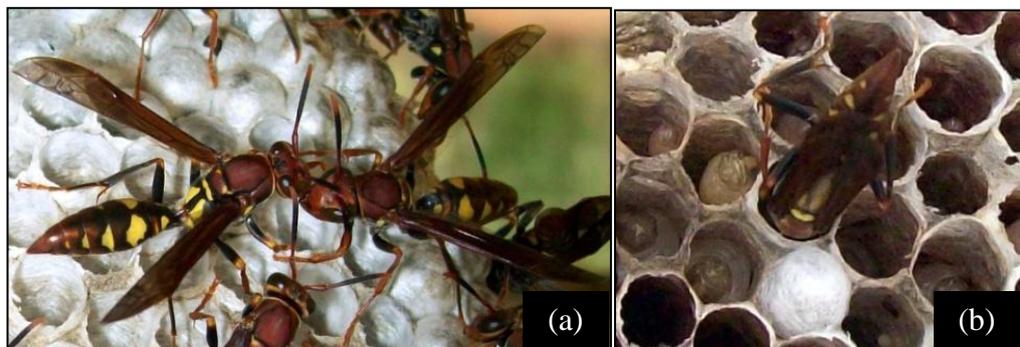


Foto 4: Exemplos de forrageadoras de *Polistes versicolor* interagindo com adultos (rainha ou operárias) (a), e verificando célula (b).

Destaca-se que em um mesmo evento de saída de operária da colônia pode-se pontuar em mais de uma das categorias propostas. Por exemplo, uma operária pode verificar célula e em seguida interagir com outra operária antes de sair da colônia. Nesse caso, foi computado um ponto para cada uma das duas categorias. Da mesma forma, foram consideradas apenas as filmagens onde as rainhas estiveram presentes.

Todas essas variáveis comportamentais foram comparadas com o teste Kruskal-Wallis e submetidos ao teste de comparação múltipla de Dunn, quando necessário.

O efeito da remoção da rainha foi avaliado considerando:

- O número de retornos com recurso, contabilizado quando um indivíduo que chegou do forrageio e realizou trofalaxis com um adulto ou com uma larva (retorno com carboidrato), ou quando a forrageadora depositava o material líquido coletado na parede de uma célula do

ninho (retorno com água) e ainda quando uma fêmea retornava com material visível entre suas mandíbulas (retorno com fibra vegetal ou presa) (Foto 5);

- O tempo total de repouso colonial: Somatório da duração dos períodos de repouso;
- A duração de cada período de repouso: Duração entre o final de um período de atividade e início de outro.

Esses parâmetros foram registrados separadamente, para as sessões de filmagens antes e após a remoção da rainha (n = 5 colônias; 36 horas de registros). Diferenças entre os tratamentos foram verificadas pelo teste de Wilcoxon.

Os dados comportamentais foram coletados por meio do registro de todas as ocorrências de cada comportamento (ALTMANN, 1974). Diferenças significativas entre as variáveis analisadas foram consideradas ao nível de 5% de significância. Todos os dados foram agrupados por colônia. As análises estatísticas foram realizadas com o aplicativo freeware BIOESTAT 5.0.

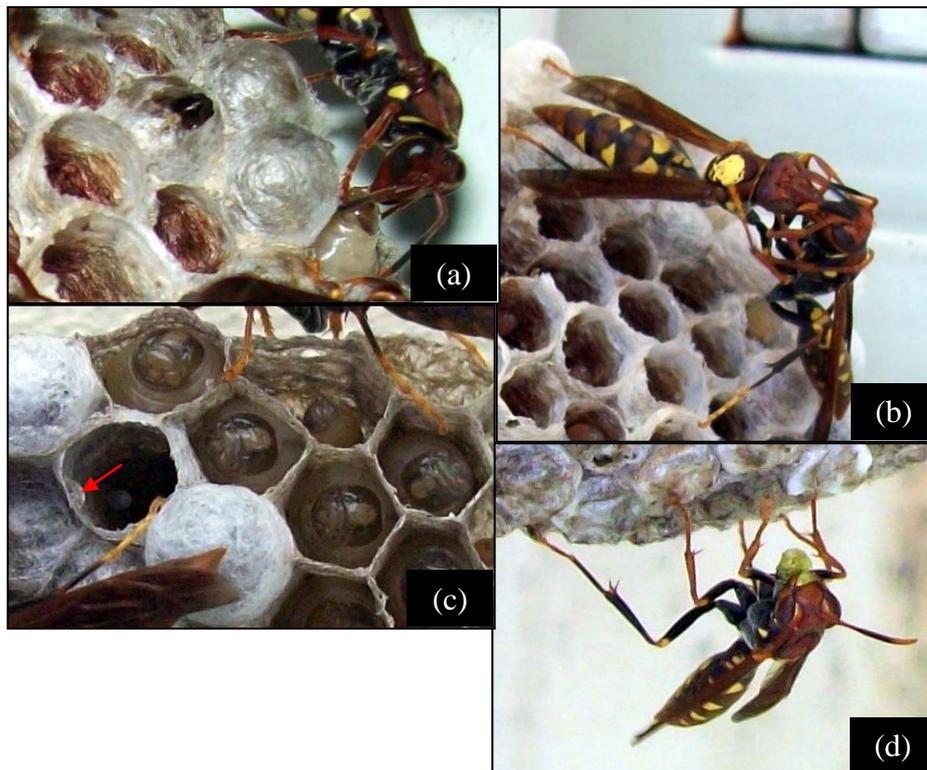


Foto 5: Alguns exemplos de retorno com recurso em colônias de *Polistes versicolor*. Retorno com néctar (a e b), retorno com água (c), retorno com presa (d).

2.2 RESULTADOS

Colônias completas (rainha presente) de *P. versicolor* estiveram em repouso 35% do tempo de observação. Estes períodos de repouso, com duração de 8 ± 11 (1-52) min cada, foram interrompidos por períodos de atividade com duração de 8 ± 11 (1-159) min, e uma frequência de 3,12 períodos de atividade por hora.

Tanto rainhas quanto operárias dispararam os períodos de atividade colonial, variando, contudo, na distribuição de frequência (Kruskall-Wallis: $Z = 27,67$; $p < 0,01$; Gráfico 1). A participação da rainha nessa atividade foi semelhante à de uma operária média (comparação múltipla de Dunn: $p > 0,05$), e significativamente menor, quando comparada ao conjunto de operárias em cada colônia (comparação múltipla de Dunn: $p < 0,05$).

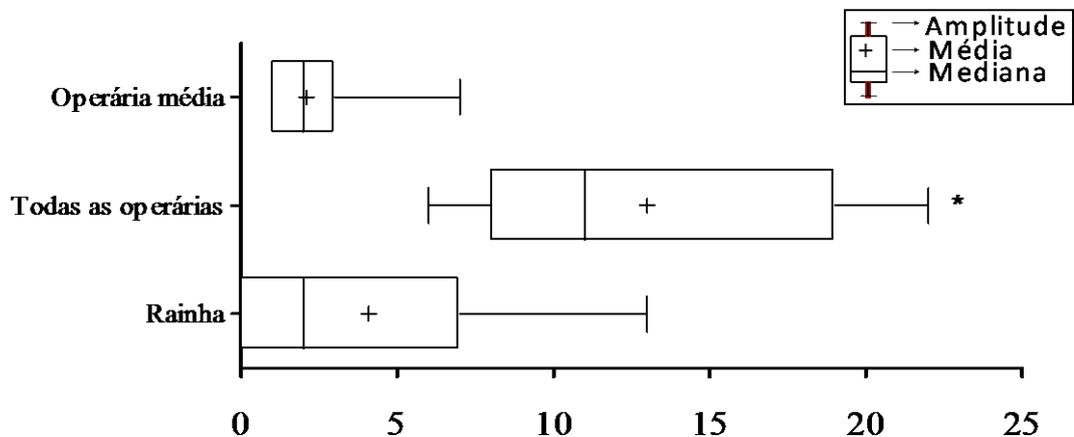


Gráfico 1: Períodos de atividade colonial ($n = 228$) disparados por rainha, todas as operárias e uma operária média em 11 colônias de *Polistes versicolor*. * indica diferença estatísticas entre as classes (Kruskall-wallis: $Z = 27,67$; $p < 0,01$).

Fêmeas dispararam a atividade colonial por meio de oito comportamentos, sendo executados tanto por rainhas quanto por operárias (Gráfico 2). Retorno do forrageio descreve a chegada de uma vespa ao ninho. Verificar célula ocorreu quando uma vespa tocou uma célula com sua antena. Caminhar no ninho descreve a ação de uma vespa se mover pela superfície do ninho. Alarme contra parasitóide refere-se à movimentação abrupta de uma vespa pela superfície do ninho, geralmente acompanhado pela vibração das asas. Vibrar gáster

descreve a ação de uma vespa vibrar o gáster de um lado para o outro ao mesmo tempo em que caminha pela superfície do ninho. Agressão ocorreu quando uma vespa exibiu um comportamento agressivo em direção a outro indivíduo. Antenar companheira ocorreu quando uma vespa tocou sua antena no corpo de outra vespa. Ventilar o ninho refere-se à vibração vigorosa das asas, enquanto a vespa permanece no ninho. Desses comportamentos, operárias retornando do forrageio foi a ação que mais frequentemente iniciou os períodos de atividade em todas as colônias (em 42,61% dos casos, $n = 96$; $Z = 65,75$; $P < 0,01$; comparação múltipla de Dunn: $p < 0,05$).

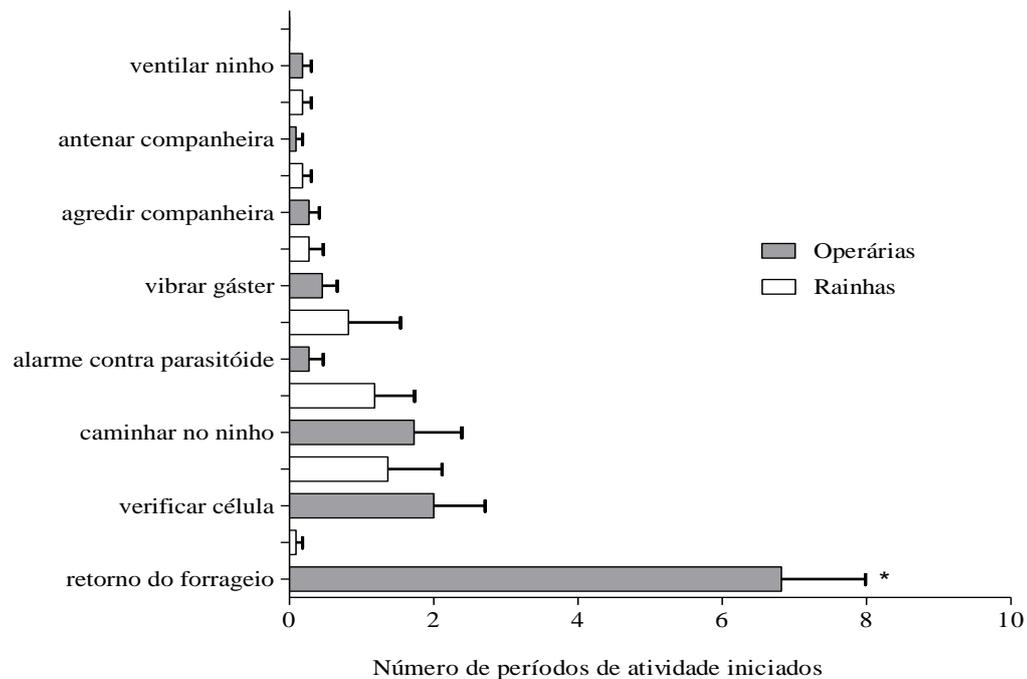


Gráfico 2: Comportamentos que especificamente iniciaram os períodos de atividade colonial ($n = 228$), exibidos por rainhas e operárias em 11 colônias de *Polistes versicolor*. * indica diferença estatística entre as classes (Kruskall-Wallis: $Z = 65,75$; $P < 0,01$; comparação múltipla de Dunn: $p < 0,05$).

Antes de saírem da colônia ($n = 221$ saídas), operárias verificaram células em 65,16% ($n = 144$) dos casos, interagiram com operárias em 48,42% ($n = 107$), interagiram com rainhas em 25,79% ($n = 57$) e saíram da colônia sem interagir com adultos ou imaturos em 11,31% ($n = 25$) dos casos. Não foram observadas diferenças significativas entre as classes de interação antes do forrageio ($Z = 8,74$; $p > 0,05$; Gráfico 3).

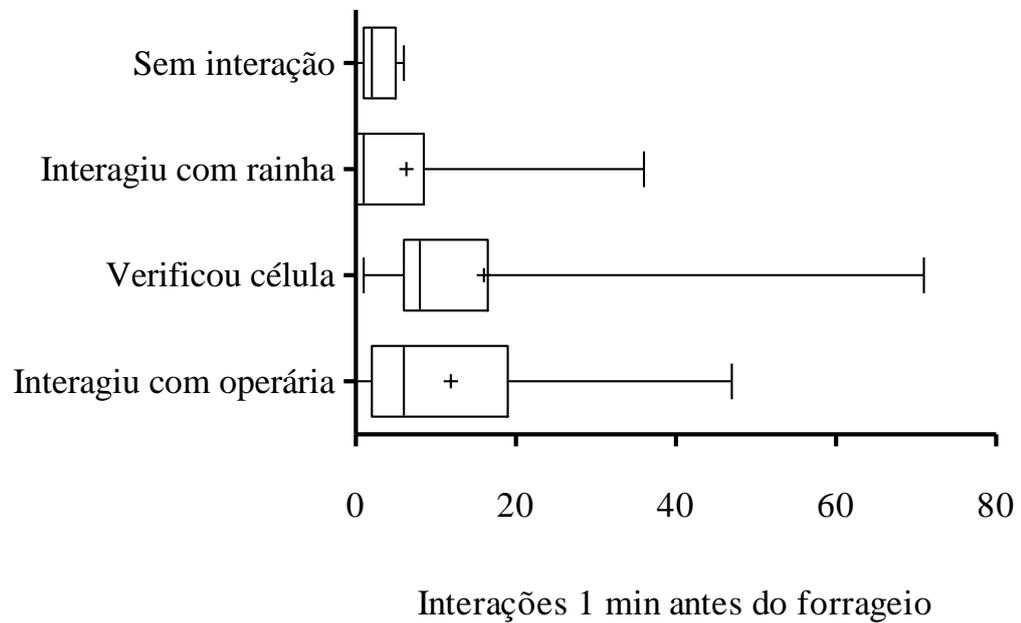


Gráfico 3: Interações de forrageadoras em 11 colônias de *Polistes versicolor* 1 minuto antes de saírem da colônia (n = 333).

A remoção da rainha em cinco colônias não afetou o número de retornos com recurso (Wilcoxon: $W = 9$; $p = 0,31$), a duração dos períodos de repouso ($W = -4$; $p = 0,5$) e o tempo total de repouso das colônias ($W = 1$; $p = 1$) (Gráfico 4).

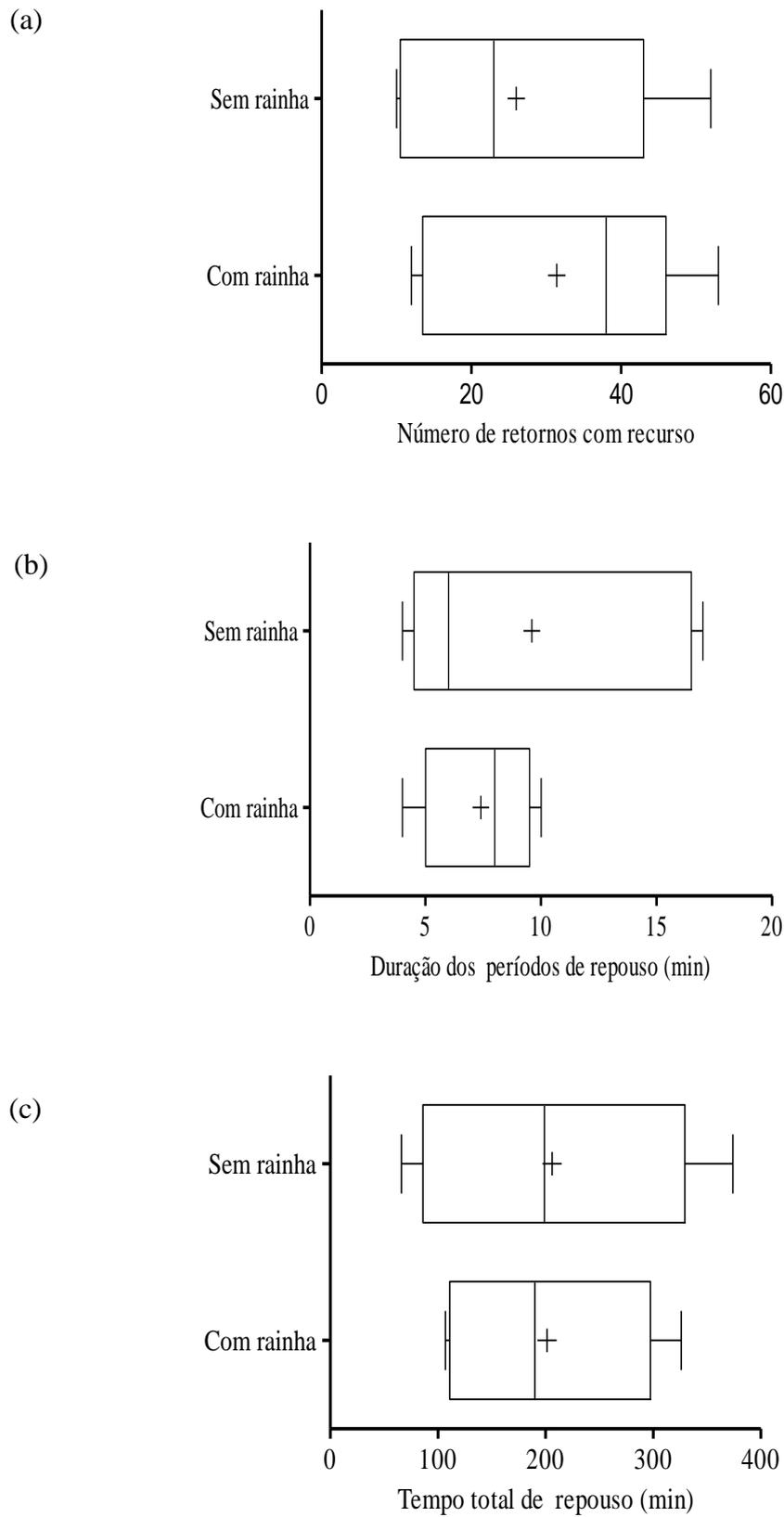


Gráfico 4: Número de retornos com recurso (a); duração dos períodos de repouso (b); e tempo total de repouso (c) antes e após a remoção da rainha em cinco colônias de *Polistes versicolor*.

2.3 DISCUSSÃO

Rainhas de *P. versicolor* não monopolizam a iniciação dos períodos de atividade. Sua contribuição nessa atividade é semelhante à contribuição de uma operária. Uma vez que tanto rainhas quanto operárias são capazes de disparar tais períodos e que as colônias possuem mais operárias do que rainhas, uma parcela significativamente maior de períodos de atividade foi disparada pelas operárias. Dessa forma, a rainha não atua como um marca-passo central da atividade colonial nessa espécie. Ao contrário, a regulação dos períodos de atividade parece estar mais próxima de um sistema auto-organizado. Um sistema é auto-organizado quando apresenta descentralidade na organização dos padrões de comportamento que emergem das interações entre os componentes do sistema (BONABEAU et al., 1997; CAMAZINE et al., 2001 apud JHA et al. 2006). Em espécies cujas colônias são mais populosas, como em vespas enxameantes (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini), a regulação descentralizada da atividade colonial ou a atividade regulada por operárias é considerada um modo mais efetivo de responder as necessidades das colônias (JEANNE, 2003 apud JHA et al. 2006), pois nesse caso, as atividades de manutenção e desenvolvimento continuariam mesmo após a perda da rainha (CAMAZINE et al., 2001 apud JHA et al. 2006). Em contrapartida, se a rainha é o marca-passo da atividade colonial, sua perda deve causar alterações significativas nessas atividades. Em *P. versicolor*, o número de retornos com recurso, a duração dos períodos de repouso e o tempo total de repouso não foram afetados após 14 horas de ausência da rainha, contrariando a hipótese de que a rainha centraliza a regulação da atividade colonial nesta espécie.

Os períodos de atividade colonial foram disparados por diferentes comportamentos, sendo quatro destes (antear, retornar do forrageio, caminhar no ninho e vibrar gáster), também observados na ativação colonial em *P. instabilis* e *P. dominulus* (JHA et al., 2006). Se a atividade colonial é disparada por estímulos comportamentais de determinados indivíduos, deve ser esclarecido o motivo destes comportamentos dispararem a atividade. A maioria dos períodos de atividade foi disparada por operárias que retornaram do forrageio. Este comportamento pode ser uma causa para estimular a atividade, pois as operárias chegam com material para a colônia. Operárias em *Polistes* podem dividir os materiais forrageados com outras companheiras de ninho. Por exemplo, em *Polistes ferreri* Saussure, 1853, a maior parte do néctar e presa é transferida, pelo menos em parte, para outros adultos (DE SOUZA et al., 2008). Dessa forma, o retorno de uma forrageadora é um sinal de trabalho a fazer na

colônia. Períodos de atividade também foram disparados quando indivíduos inspecionavam células ou caminhavam no ninho. Estes dois comportamentos não aparentam estímulos óbvios como aqueles relacionados ao retorno das forrageadoras, mas podem ser interpretados como os primeiros passos para um indivíduo acessar as necessidades da colônia. Outros comportamentos como alarme contra parasitóide e ventilar o ninho são tarefas que podem ser otimizadas quando realizadas por vários indivíduos. Por fim, vibrar gáster, antenar companheira e agredir fisicamente são comportamentos explicitamente sociais que podem servir de comunicação entre os indivíduos, informando, por exemplo, as necessidades da colônia.

Uma vez que antes de sair para o forrageio, operárias interagem indiscriminadamente com rainhas e outras operárias, somado ao fato da remoção da rainha não ter afetado o número de retornos com recurso, sugere-se que rainhas de *P. versicolor* não centralizam o controle da atividade forrageadora. A idéia de que a saída das forrageadoras pode ser regulada por acesso direto as necessidades da colônia ou por interações descentralizadas entre os companheiros de ninho parece mais provável. A comunicação entre indivíduos adultos sobre as necessidades da colônia é conhecida para a vespa primitivamente eusocial *Ropalidia marginata* Lepeletier, 1836 (Hymenoptera: Vespidae: Ropalidiini), onde a agressão entre operárias é utilizada para estimular o forrageio (BRUYNDONCKX; KARDILE; GADAGKAR, 2006; LAMBA; CHANDRASEKHAR, 2008). Em *Polistes*, existem evidências indiretas de que a agressão pode ser utilizada por rainhas e em alguns casos por operárias para regular o forrageio e outras atividades na colônia (GAMBOA et al., 1990; O`DONNELL, 1995; 1998; SUMANA; STARKS, 2004).

Os resultados deste estudo demonstram que mesmo em pequenas colônias de sociedades simples, como *Polistes*, alguns aspectos da organização social como a regulação dos períodos de atividade colonial e o estímulo ao forrageio podem ocorrer, mesmo na ausência da rainha. Em *P. instabilis*, a rainha não orchestra a divisão do trabalho (O`DONNELL, 1998). Ao invés disso, a divisão de trabalho parece ser afetada pela competição reprodutiva entre operárias (MOLINA; O`DONNELL, 2009). Em colônias de *P. instabilis* e *P. dominulus* rainhas não monopolizam a iniciação dos períodos de atividade, não induzem operárias a saírem da colônia e por fim, em colônias de *P. dominulus*, a atividade forrageadora, tempo total de repouso das colônias e duração média dos períodos de repouso não são afetados após 24 horas de ausência da rainha (JHA et al., 2006). Por outro lado, em pequenas colônias de *P. fuscatus*, a rainha atua como marca-passo da atividade colonial e sua

remoção decresce a atividade colonial (REEVE; GAMBOA, 1983, 1987). O contraste entre os resultados dos experimentos de remoção de rainhas em *Polistes* demonstra que existem diferenças entre as espécies do gênero, fazendo deste grupo um modelo para se estudar a evolução da organização centralizada para a descentralizada.

Em conclusão, rainhas de *P. versicolor* não são necessárias para disparar os períodos de atividade colonial ou estimular a saída das forrageadoras. A regulação dos períodos de atividade parece estar mais próxima de um sistema auto-organizado, no qual o retorno de forrageadoras é o principal estímulo para sua ocorrência. Já a atividade forrageadora parece ser influenciada por interações entre vários membros da colônia ou acesso direto de operárias às necessidades da colônia.

3 AGRESSÃO E REGULAÇÃO DO FORRAGEIO

Interações agressivas são comuns entre vespas primitivamente eusociais. Em *Polistes*, tais interações permitem que os membros da colônia se organizem em uma hierarquia linear de dominância, que reflete a competição reprodutiva, pois os indivíduos mais agressivos (rainhas) monopolizam a reprodução. Além disso, operárias podem substituir rainhas perdidas e sua posição relativa na hierarquia de dominância prediz qual indivíduo irá fazer essa substituição (PARDI, 1948; WEST-EBERHARD, 1969; REEVE, 1991).

Além da competição reprodutiva, a agressão pode ser utilizada para estimular indivíduos a realizarem diferentes tarefas na colônia, como por exemplo, o forrageio (O'DONNELL, 2001, 2003, 2006; BRUYNDONCKX; KARDILE; GADAGKAR, 2006; LAMBA; CHANDRASEKHAR, 2008). Em *Polistes*, existem evidências indiretas de que a agressão pode ser utilizada tanto por rainhas quanto por operárias para controlar a atividade de outros membros da colônia (GAMBOA et al., 1990; O'DONNELL 1995, 1998; SUMANA; STARKS, 2004). Apesar disso, evidências experimentais sobre a função da agressão na regulação do forrageio em *Polistes* são escassas.

Em *P. versicolor*, a remoção das rainhas não afeta a atividade forrageadora e antes de sair para o forrageio, operárias frequentemente interagem com vários membros da colônia (ver sessão 2.2). Parece razoável suspeitar que o forrageio seja afetado por tais interações. Este estudo verificou se a agressão constitui um mecanismo de regulação da atividade forrageadora. Para tanto, a demanda por alimento foi manipulada. Se a agressão estimula operárias ao forrageio, espera-se que uma queda na demanda por alimento seja acompanhada por uma queda na frequência de interações agressivas. Essa hipótese foi testada em colônias de *P. versicolor*.

3.1 MATERIAL E MÉTODOS

3.1.1 ÁREA DE ESTUDO E DESCRIÇÃO DA AMOSTRA

O presente estudo foi conduzido entre Março e Dezembro de 2010 no município de Juiz de Fora, Minas Gerais, região sudeste do Brasil, com clima tropical de altitude (21° 46'

S, 43° 21' O, 800 m de altitude). Um total de sete colônias pós-emergentes de *P. versicolor*, localizadas em edificações, a cerca de 2 metros do solo foram observadas com um notebook (HP Pavilion dv4) e uma web cam (Microsoft LifeCam VX3000), posicionada frontalmente, a aproximadamente 30 centímetros de distância do ninho (Foto 1). As colônias possuíam em média, 11 ± 7 (5 - 23) indivíduos. Pelo menos 24 horas antes das filmagens, cada fêmea recebeu uma marcação única no tórax, com uma mistura de corretivo líquido e tinta para tecido (Foto 1).

3.1.2 PROCEDIMENTO EXPERIMENTAL

Cada colônia foi filmada por dois dias. No dia 1, colônias foram observadas sob condições naturais, sem manipulação, entre 11 e 15 h. No dia 2, em adição ao alimento que as vespas traziam para a colônia, foram oferecidas manualmente pedaços de lagartas de último instar de *Spodoptera frugiperda* (Smith, 1797) (Lepidoptera: Noctuidae) na proporção de duas lagartas para cada 10 larvas de *P. versicolor* presentes no ninho. Isto foi repetido a cada hora entre 8 e 11 h do dia 2. As vespas adultas capturavam as lagartas oferecidas, dividiam entre si e ofereciam para as larvas (Foto 5). Após esse período, as colônias foram novamente filmadas entre 11 e 15 h.



Foto 5: Procedimento de suplementação alimentar com *Spodoptera frugiperda* oferecida com pinça à fêmeas de *Polistes versicolor*.

3.1.3 ANÁLISE DOS DADOS

Observações comportamentais consistiram em registrar todas as ocorrências de retorno com recurso (descritos na sessão 2.1.5), bem como as interações agressivas exibidas pelos membros da colônia, conforme descrito por West-Eberhard (1969) (ver sessão 2.1.4).

A frequência horária de retornos com recurso, a agressividade total, bem como a frequência horária de agressão exibida e recebida pelas forrageadoras e não forrageadoras nos dias 1 e 2 foram computadas para cada colônia e as médias foram comparadas pelo teste de Wilcoxon. Diferenças estatísticas foram consideradas ao nível de 5% de significância.

Para verificar se indivíduos que não forrageiam tem maior chance de acessar as necessidades da colônia do que forrageadoras, foram observados 200 sessões de um minuto, espaçadas por intervalos de 5 minutos nas filmagens do dia 1, em cinco das sete colônias estudadas. Em cada sessão de um minuto foram registradas todas as ocorrências do

comportamento verificar célula (ALTMANN, 1974; Foto 3). A frequência com que forrageadoras e não forrageadoras verificaram células foi comparada com o teste Mann-Whitney ao nível de 5 % de significância.

O número de vespas em cada colônia foi estimado pela contagem de todos os indivíduos presentes no ninho durante o período de observação. O número de vespas em cada colônia foi o mesmo para os dois dias de filmagens. Um indivíduo que tenha retornado à colônia com algum recurso pelo menos uma vez durante o período de observação de um dia particular foi considerado uma forrageadora para aquele dia.

3.2 RESULTADOS

Comparando os dias 1 e 2, houve uma queda significativa no número de retornos com recurso após a suplementação alimentar das colônias (Wilcoxon: $W = 190$, $p < 0,01$). O mesmo foi observado para a frequência de interações agressivas ($W = 3,57$, $p < 0,01$) (Gráficos 5 e 6).

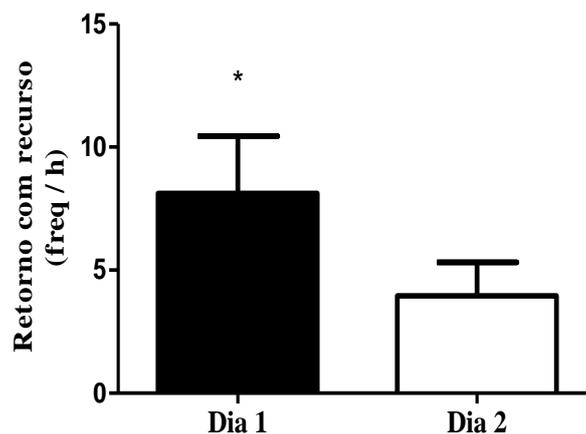


Gráfico 5: Frequência horária de retornos com recurso no dia 1 (antes da suplementação alimentar) e dia 2 (após suplementação alimentar) em colônias de *Polistes versicolor*. * indica diferença estatística entre as classes (Wilcoxon: $W = 190$, $p < 0,01$).

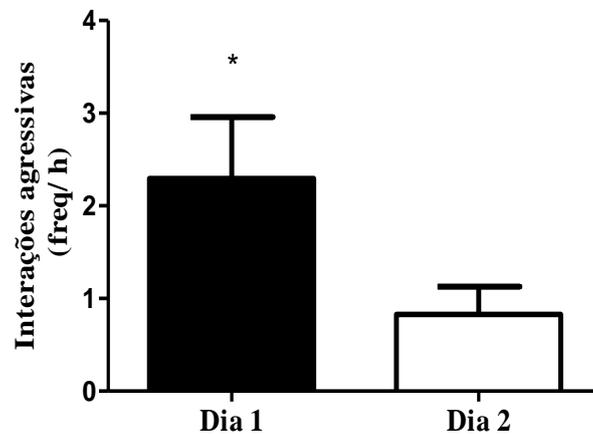


Gráfico 6: Frequência horária de interações agressivas no dia 1 (antes da suplementação alimentar) e dia 2 (após suplementação alimentar) em colônias de *Polistes versicolor*. * indica diferença estatística entre as classes ($W = 3,57$, $p < 0,01$).

Tanto não-forrageadoras quanto forrageadoras diminuíram os níveis de agressividade após a suplementação alimentar ($W = 2,42$, $p < 0,05$ para não-forrageadoras; $W = 4,43$, $p < 0,01$ para forrageadoras) (Gráfico 7). Em contrapartida, forrageadoras receberam menos agressão após a suplementação ($W = 4,72$, $p < 0,01$) enquanto a agressão recebida pelas não-forrageadoras foi semelhante entre os dois dias ($W = 1,64$, $p > 0,05$) (Gráfico 8).

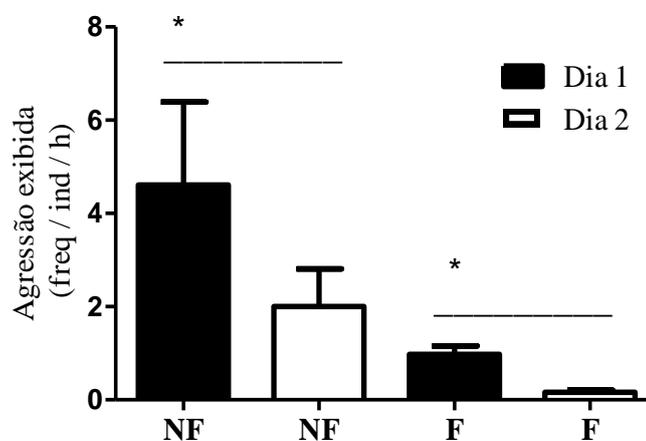


Gráfico 7: Frequência horária de agressão exibida por não forrageadoras (NF) e forrageadoras (F) no dia 1 (antes da suplementação alimentar) e dia 2 (após suplementação alimentar) em colônias de

Polistes versicolor. * indica diferença estatística entre as classes ($W = 2,42$, $p < 0,05$ para não forrageadoras; $W = 4,43$, $p < 0,01$ para forrageadoras).

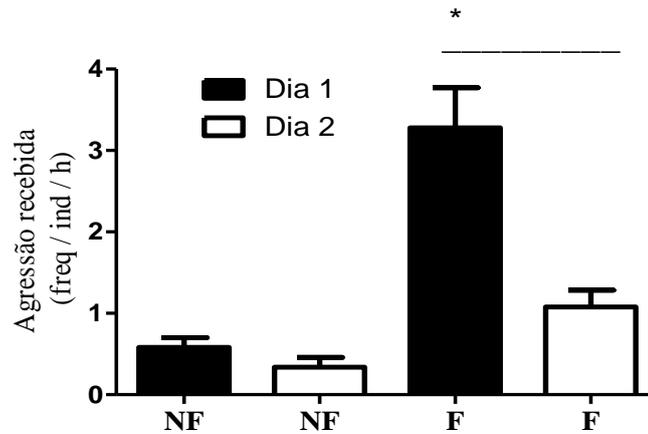


Gráfico 8: Frequência horária de agressão recebida por não forrageadoras (NF) e forrageadoras (F) no dia 1 (antes da suplementação alimentar) e dia 2 (após suplementação alimentar) em colônias de *Polistes versicolor*. * indica diferença estatística entre as classes ($W = 1,64$, $p > 0,05$ para não forrageadoras; $W = 4,72$, $p < 0,01$ para forrageadoras).

Forrageadoras ($n = 33$) e não forrageadoras ($n = 30$) verificaram células em frequências similares (Mann Whitney: $U = 5484$, $p < 0,05$; Gráfico 9).

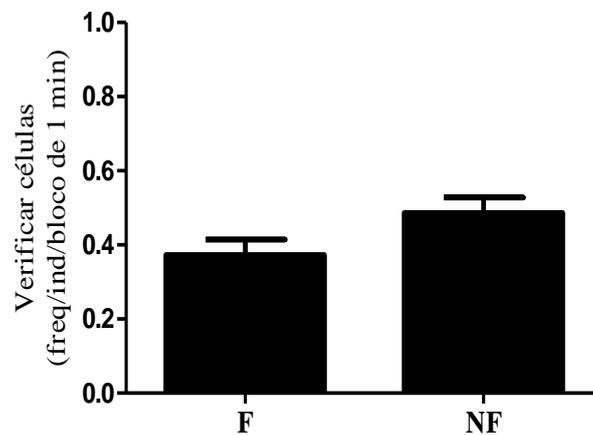


Gráfico 9: Frequência com que 33 forrageadoras (F) e 30 não forrageadoras (NF) verificaram células no dia 1 (antes da suplementação alimentar) em 5 colônias de *Polistes versicolor*.

3.4 DISCUSSÃO

A utilização de lagartas de *S. frugiperda* diminuiu a demanda por alimento nas colônias de *P. versicolor* estudadas. Isto é evidenciado pela queda na frequência de retornos com recurso após a suplementação alimentar, validando a metodologia. Bruyndonckx, Kardile e Gadagkar (2006) diminuíram a demanda alimentar em colônias de *R. marginata* utilizando lagartas de *Corcyra cephalonica* (Stainton, 1865) (Lepidoptera: Pyralidae). Além disso, Lamba e Chandrasekhar (2008) aumentaram a demanda alimentar transferindo colônias de *R. marginata* para caixas que poderiam ser fechadas, impedindo a saída das forrageadoras. Esses resultados demonstram que a demanda alimentar em vespas sociais pode ser facilmente manipulada.

Uma queda na demanda alimentar é seguida por uma queda nos níveis de agressividade em *P. versicolor*, sugerindo que a agressão é utilizada como mecanismo para a regulação do forrageio. Em suporte a essa hipótese, destaca-se que a queda nos níveis de agressividade não foi aleatória. A manipulação na demanda alimentar diminuiu somente a agressividade direcionada as forrageadoras. A queda na agressividade direcionada a forrageadoras após suplementação alimentar também foi observada em *R. marginata*, onde a agressão é utilizada para sinalizar níveis de fome na colônia (BRUYNDONCKX; KARDILE; GADAGKAR, 2006; LAMBA; CHANDRASEKHAR, 2008). Em *P. occidentalis* e *P. equatorialis* (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini), operárias utilizam a agressão para recrutar indivíduos ao forrageio (O'DONNELL, 2001, 2003, 2006). Em *Polistes*, existem evidências indiretas de que a agressão pode ser utilizada para controlar a divisão de recursos após o forrageio e recrutar forrageadoras de néctar em *P. instabilis* (O'DONNELL, 1995, 1998). Gamboa et al. (1990) verificaram que rainhas de *P. fuscatus* utilizam a agressão para regular a atividade de operárias. Esses resultados sugerem que a agressão como mecanismo de regulação do forrageio é amplamente difundida entre as vespas sociais.

Uma vez que a suplementação alimentar diminuiu a agressividade de todos os membros da colônia, sugere-se que a regulação do forrageio pela agressão seja um processo descentralizado. De fato, a remoção da rainha não afeta a atividade forrageadora e antes de forragear, operárias interagem indistintamente com rainha e operárias (ver sessão 2.2). A regulação descentralizada do forrageio pode ser adaptativa, por permitir a manutenção dessa atividade mesmo na ausência da rainha. Se ao contrario, a regulação do forrageio fosse centralizada na rainha, a morte ou desaparecimento da mesma comprometeria o

funcionamento da colônia. A organização descentralizada do forrageio é especialmente interessante em *P. versicolor*, uma vez que o ciclo colonial dura até 10 meses e a morte ou desaparecimento de rainhas são comuns (GOBBI, 1977).

As interações agressivas entre os membros da colônia têm interferência direta e indireta na regulação do trabalho em *P. versicolor*. Interferência direta porque a agressão estimula a saída de forrageadoras, mas também indireta porque o retorno das forrageadoras à colônia dispara os períodos de atividade (ver sessão 2.2).

Evolutivamente, considera-se que houve um salto na função primária da agressão em vespas sociais, do mecanismo de controle reprodutivo para a regulação descentralizada do forrageio. De maneira geral, em sociedades complexas, como Epiponini, a agressão não é utilizada para controlar a reprodução, tendo apenas a função mais derivada de regular o forrageio. Já em sociedades simples, como *P. versicolor*, a dupla função da agressão, controle da reprodução e regulação do forrageio é evidente. Investigar como os indivíduos diferem entre a agressão relacionada à dominância reprodutiva e aquela relacionada ao forrageio é um passo crítico para a compreensão do salto evolutivo na função da agressão. Sumana e Starks (2004) verificaram que dos comportamentos frequentemente designados como comportamentos de dominância (avançar, perseguir, montar, morder, passar por cima e lutar), nem todos estão ligados à dominância reprodutiva. Segundo esses autores, o comportamento avançar teria uma função de regular a atividade de operárias. Isso revela a necessidade de se reavaliar as funções de cada um desses comportamentos agressivos. Nesse sentido, *P. versicolor* destaca-se como um modelo atrativo.

4 CONCLUSÃO

Interações agressivas estimulam a saída das forrageadoras, regulando indiretamente os períodos de atividade colonial, já que tais períodos são disparados pelo retorno das forrageadoras. Uma vez que tais interações são exibidas pelos diferentes membros da colônia, conclui-se que regulação da atividade de operárias em *P. versicolor* está mais próxima de um sistema descentralizado, auto-organizado e independente da rainha.

REFERÊNCIAS

- ALTMANN, J. Observational study of behavior: sampling methods. **Behaviour**, v. 49, p. 227-267, 1974.
- ANDERSON, C.; MCSHEA, D. W. Individual versus social complexity, with particular reference to ant colonies. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophy Society**, v. 76, p. 211–237, 2001.
- BANG , A.; DESHPANDE, S; SUMANA, A.; GADAGKAR, R.. Choosing an appropriate index to construct dominance hierarchies in animal societies: a comparison of three indices. **Animal Behavior**, v. 79, n° 3, p. 631-636, 2010.
- BONABEAU, E.; THERAULAZ, G.; DENEUBOURG, J. L.; ARON, S.; CAMAZINE, S. Self-organization in social insects. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 12, p. 188–193, 1997.
- BOURKE, A. F. G. Colony size, social complexity and reproductive conflict in social insects. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 12, p. 245–257, 1999.
- BRUYNDONCKX, N; KARDILE, S. P.; GADAGKAR, R. Dominance behaviour and regulation of foraging in the primitively eusocial wasp *Ropalidia marginata* (Lep.) (Hymenoptera: Vespidae). **Behavioral Processes**, v. 72, p. 100–103, 2006.
- DE SOUZA, A. R.; RODRIGUES, I. L.; ROCHA, J. V. A.; REIS, W. A. A.; LOPES, J. F. S.; PREZOTO, F. Foraging behavior and dominance hierarchy in colonies of the neotropical eusocial wasp *Polistes ferreri* (Hymenoptera: Vespidae) in different stages of development. **Sociobiology**, v. 52, n° 2, p. 293-303, 2008.
- GADAGKAR, R. **The Social Biology of *Ropalidia marginata*: Toward Understanding the Evolution of Eusociality**. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, 2001.
- GAMBOA, G. J.; WACKER, T. L.; SCOPE, J. A.; CORNELL, T. J.; SHELLMAN-REEVE, J. S. The mechanism of queen regulation of foraging by workers in paper wasps (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera, Vespidae). **Ethology**, v. 85, p. 335–343, 1990.
- GOBBI, N. **Ecologia de *Polistes versicolor* (Hymenoptera: Vespidae)**. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, SP, Brasil. 1977.
- GOBBI, N.; ZUCCHI, R. On the ecology of *Polistes versicolor versicolor* (Olivier) in southern Brazil (Hymenoptera Vespidae, Polistinae): I—phenological account. **Naturalia**, v. 5, p. 97–104, 1980.
- GOBBI, N.; NOLL, F. B.; PENNA, M. A. H. “Winter” aggregations, colony cycle, and seasonal phenotypic change in the paper wasp *Polistes versicolor* in subtropical Brazil. **Naturwissenschaften**, v. 93, p. 487–494, 2006.

- GONZALEZ, J. A.; NASCIMENTO, F. S.; GAYUBO, S. F. Observations on the winter aggregations of two polistine paper wasps (Hymenoptera Vespidae Polistinae). **Tropical Zoology**, v. 15, p.1–4, 2002.
- HERMAN, R. A.; QUELLER, D. C; STRASSMANN, J. E. The role of queens in colonies of the swarm-founding wasp, *Parachartergus colobopterus*. **Animal Behaviour**, v. 59, p. 841–848, 2000.
- JEANNE, R. L. Social biology of the neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v. 144, p. 63-150, 1972.
- JEANNE , R. L. Regulation of nest construction behavior in *Polybia occidentalis*. **Animal Behavior**, v. 52, p. 473-488, 1996.
- JHA, S.; CASEY-FORD, R.; PEDERSEN, J. S.; PLATT, T. G.; CERVO, R.; QUELLER, D. C.; STRASSMANN, J. The queen is not a pacemaker in the small-colony wasps *Polistes instabilis* and *P. dominulus*. **Animal Behaviour**, v. 71, p. 1197–1203, 2006.
- KARDILE, S. P.; GADAGKAR, R. Regulation of worker activity in the primitively eusocial wasp *Ropalidia cyathiformis*. **Behaviour**, v. 140, p. 1219–1234, 2003.
- LAMBA, S.; CHANDRASEKHAR, K.; GADAGKAR, R. Signaling hunger through aggression—the regulation of foraging in a primitively eusocial wasp. **Naturwissenschaften**, v. 95, n° 7, p. 677-680, 2008.
- MOLINA, Y; O'DONNELL, S. Worker reproductive competition affects division of labor in a primitively social paper wasp (*Polistes instabilis*). **Insectes Sociaux**. V. 56, p. 14-20, 2009.
- NAGAMATI JUNIOR, K; SIMOKOMAKI, K.; GRUBER, C. V.; DEL LAMA, M. A. Sociogenetic structure of *Polistes (Aphanilopterus) versicolor* Olivier, 1791 colonies (Hymenoptera, Vespidae, Polistini). **Genetics and Molecular Biology**, v.33, n° 4, p. 669-675, 2010.
- O'DONNELL, S. Division of labor in post-emergence colonies of the primitively eusocial *Polistes instabilis* de Suassure (Hymenoptera: Vespidae). **Insectes Sociaux**, v. 42, p. 17–29, 1995.
- O'DONNELL, S. Effects of experimental forager removals on division of labor in the primitively eusocial wasp *Polistes instabilis* (Hymenoptera: Vespidae). **Behaviour**, v. 135, p. 173 – 193, 1998.
- O'DONNELL, S. Worker biting interactions and task performance in swarmfounding eusocial wasp (*Polybia occidentalis*, Hymenoptera: Vespidae). **Behavioral Ecology**, v. 12, p. 353–359, 2001.
- O'DONNELL, S. The development of biting interactions and task performance in a tropical eusocial wasp. **Behaviour**, v. 140, p. 255–267, 2003.

- O'DONNELL, S. *Polybia* wasp biting interactions recruit foragers following experimental worker removals. **Animal Behavior**, v. 71, p. 709–715, 2006.
- OLIVEIRA, S. A.; LOPES, J. F. S.; PREZOTO, F. Dominance hierarchy in different stages of development in colonies of the neotropical eusocial paper wasp *Polistes versicolor* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology**, v. 48, n° 2, p. 515-526, 2006.
- OLIVEIRA, S. A.; CASTRO, M. M.; PREZOTO, F. Foundation pattern, productivity and colonies success of *Polistes versicolor* (Olivier, 1791) (Hymenoptera, Vespidae). **Journal of Insect Science**. v.10, p. 1-10, 2010.
- PARDI, L. Dominance order in *Polistes* wasps. **Physiological Zoology**, v. 21, p. 1–13, 1948.
- PREMNATH, S.; CHANDRASHEKARA, K.; CHANDRAN, S.; GADAGKAR, R. Constructing dominance hierarchies in a primitively eusocial wasp. In: Veeresh GK, Mallik B, Viraktamath CA (Editores) **Social Insects and the Environment: Proceedings of the 11th International Congress of IUSI**, 1990.
- 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**, v. 13, p. 63–74, 1983.
- REEVE, H. K.; GAMBOA, G. J. Queen regulation of worker foraging in paper wasp: a social feedback control system (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera: Vespidae). **Behaviour**, v. 106, p. 147–167, 1987.
- REEVE, H.K. *Polistes*. In: Ross, K.G., Matthews, R.W. (Editores), **The Social Biology of Wasps**. Ithaca, Cornell University Press, p. 99–148, 1991.
- RICHARDS, O. W. **The social wasps of the Americas excluding the Vespinae**. London, British Museum (Natural History), 1978.
- SUMANA, A.; STARKS, P. T. The function of dart behavior in the paper wasp, *Polistes fuscatus*. **Naturwissenschaften**, v. 91, p. 220–223, 2004.
- WEST-EBERHARD, M. J. The social biology of polistine wasps. **Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan**, v. 140, p. 1–100, 1969.