

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

**Composição de enxames de vespas sociais Neotropicais
(Hymenoptera: Vespidae: Polistinae: Epiponini) e suas
implicações com a evolução do comportamento social**

Giovanna Tocchini Felippotti

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP,
como parte das exigências para obtenção do
título de Doutor em Ciências, Área:
Entomologia

RIBEIRÃO PRETO / SP

2010

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

**Composição de enxames de vespas sociais Neotropicais
(Hymenoptera: Vespidae: Polistinae: Epiponini) e suas
implicações com a evolução do comportamento social**

Giovanna Tocchini Felippotti

Orientador: Prof. Dr. Ronaldo Zucchi

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP,
como parte das exigências para obtenção do
título de Doutor em Ciências, Área:
Entomologia

RIBEIRÃO PRETO / SP

2010

Dedico esta tese a minha mãe,
Sidnéa, pela grande força, amor e
dedicação demonstrados durante
todos os anos.

“Marimbondo furibundo
Vai mordendo meio mundo
Cuidado com o marimbondo
Que esse bicho morde fundo!”

(Vinícius de Moraes)



Agradecimentos

Ao meu orientador, Prof. Dr. Ronaldo Zucchi, pela confiança, apoio e amizade dispensados a mim durante os anos de doutorado e por todas outras ocasiões que foram necessária sua incrível ajuda.

Ao Dr. Sidnei Mateus, meu “co-orientador”, por toda a confiança, suporte e amizade, pois sem sua enorme capacidade de trabalho, o desenvolvimento desta tese não seria possível.

Ao Prof. Dr. Evandro Camillo pela orientação no início do doutorado e ao Prof. Dr. Fábio Santos Nascimento, pelo apoio no início do doutorado. Além da sincera amizade e confiança.

Aos meus pais, pelo apoio, carinho e amor sempre demonstrados durante toda a minha vida, em especial a minha mãe por ser esta pessoa incrivelmente corajosa e batalhadora.

A minha irmã, por todo apoio que necessitei no desenvolver da minha tese, me fazendo sorrir mesmo nos momentos mais difíceis.

Ao Elynton, por todo amor, compreensão e companheirismo dedicados a mim em todos os momentos.

Aos meus familiares, em especial tia Morena e primos Fe e Fa, pelo apoio, carinho e preocupação demonstrados e por serem pessoas especiais.

Aos professores da banca que aceitaram o convite, pela compreensão, amizade e contribuição neste momento tão importante.

Aos colegas do laboratório do setor de Ecologia e Evolução da FFCLRP-USP que direta ou indiretamente contribuíram para este trabalho.

A Coordenação do curso de Entomologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, USP e a secretária da pós-graduação pelos serviços e informações prestados.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Nível Superior (CAPES) pela concessão de minha bolsa de doutoramento.

A todos aqueles que diretamente ou indiretamente contribuíram na realização deste trabalho.

Muito Obrigada.

Resumo

Vespas sociais formam dois grupos distintos quanto à fundação de seus ninhos: as fundadoras independentes, onde uma fêmea inseminada funda o ninho solitariamente podendo uma ou mais fêmeas unir-se a ela, e as fundadoras por enxame, onde um grande número de operárias acompanhado por uma ou mais rainhas iniciam um novo ninho. Portanto, enxameio é um processo sincronizado onde as operárias constroem um novo ninho, sendo que este processo pode ocorrer de duas formas distintas: por evacuação, produzido quando o ninho é abandonado por motivo de predação ou dano e por reprodução, onde parte da população adulta deixa o ninho para iniciar um novo ninho em um novo local. Como objetivos este trabalho teve o intuito de conhecer a composição dos enxames de algumas espécies de vespas sociais da tribo Epiponini e seu papel no desenvolvimento do comportamento social, através de análises morfométricas aliadas ao desenvolvimento ovariano, idade relativa e análise de outros caracteres morfofisiológicos.

Os resultados para as diferentes espécies estudadas mostraram que ocorre uma grande variação na quantidade de rainhas e operárias que compunham os enxames, onde a maioria dos enxames apresentou rainhas jovens e/ou velhas, onde variações foram observadas, principalmente em operárias e intermediárias (quando presentes). Assim, aspectos referentes ao fenômeno da oligoginia cíclica puderam ser verificados nos enxames analisados, pois o número de rainhas variou assim como a idade relativa da população entre outros aspectos fisiológicos.

Todos os indivíduos, exceto os machos, apresentaram uma grande variação no tamanho da glândula de Dufour, relacionada a idade relativa observada, assim como a quantidade de tecido adiposo. A glândula de Dufour foi analisada em todos os enxames estudados, e apresentou pequena variação no seu tamanho de acordo com a casta, provavelmente seja utilizada para sintetizar compostos referentes ao reconhecimento de

companheiras de ninho, para a sinalização de ovos das rainhas e também provavelmente utilizada pelas escoteiras para a sinalização de trilha de cheiro durante a migração em espécies onde a glândula de Richards não é desenvolvida.

Diferenças foram observadas na quantidade de tecido adiposo armazenado nas fêmeas dos diferentes enxames analisados, possivelmente esteja relacionada com as diferentes tarefas realizadas dentro da colônia e com a idade do indivíduo, outra possibilidade seria a época do ano em que os enxames foram coletados, pois na estação chuvosa é sabido que as vespas encontram mais recursos disponíveis, assim podem armazenar energia para uma possível migração.

A glândula de Richards presente na região do apódema transversal do quinto esternito gastral foi observada em 12 dos 15 enxames analisados, onde *Agelaia pallipes*, *Chartergellus communis* e *Leipomeles dorsata* não apresentam esta glândula.

De acordo com as análises morfométricas, *Apoica pallens* e *Agelaia pallipes* mostraram diferenças estatisticamente significantes entre as castas. Os enxames de *Chartergellus communis*, *Leipomeles dorsata*, *Synoeca chalibea*, *S. virginea*, *Protopolybia exigua* e a maioria dos enxames de *Polybia* mostraram baixa diferenciação morfológica entre as castas, exceto o enxame I de *Polybia paulista* e o enxame de *Polybia emaciata* que mostrou uma média diferenciação entre as castas.

Assim, podemos sugerir que de acordo com a idade relativa das fêmeas, os enxames de *Apoica pallens*, *Agelaia pallipes*, *Chartergellus communis*, *Leipomeles dorsata*, *Synoeca chalibea*, *S. virginea*, os enxames II e III de *Polybia ebehardae*, e os enxames de *Polybia paulista* e de *P. emaciata* foram originados de um processo de fissão. Os enxames de *Protopolybia exigua*, o enxame I de *Polybia ebehardae* e de *Polybia rejecta* foram originados pelo processo de abandono por causas desconhecidas, ou seja, por “absconding”.

Abstract

Social wasps show two distinct groups according to nest founding: independent founding and founding by swarm. Swarming is a process of nest construction where a group of workers and one or more queens leave the old nest, then they initiate a new nest founding in another place. In tribe Epiponini, all genera founding their nests by swarm. That is associated with a high complexity in relation to the differentiation between castes. The present work aimed to quantify the number of individuals that composed the 15 swarms. For that propose, it was observed ovarian development, spermatheca, Richards' glands, fat body and relative age of adult females.

Results showed that a large variation in number of queens and workers occurred in all swarms, which in the majority showed old and/or young queens. So, the mechanisms of cyclical oligogyny could be observed in all swarms analyzed where variation in queens numbers were observed the relative age as well as another physiological aspects.

Dufour's gland was analyzed in all swarms and showed a large variation related to relative age of adult females, but a little variation related to caste, probably due to synthesis of compounds related to nestmate recognition, marking to queens' eggs and scent mark trail produced by scouts in species where Richards' glands were not found.

Fat body content showed differences in storage quantity. That variation could be related to different task performed by individuals according to relative age, and also, it could be due to season that swarms were collected, because in the rain season, wasps found more available resources and can storage more energy to a possible emigration.

Richards' glands were found in 12 to 15 swarms analyzed, which *Agelaia pallipes*, *Chartergellus communis* and *Leipomeles dorsata* did not present that gland.

Moreover, morphometric analyzes showed statistically significant differences between castes in *Apoica pallens* and *Agelaia pallipes*. *Chartergellus communis*, *Leipomeles dorsata*, *Synoeca chalibea*, *S. virginea*, *Protopolybia enxigua* and the most of *Polybia* swarms showed little morphometric differentiation between castes, except the swarm I of *Polybia paulista* and swarm of *Polybia emaciata* that showed median morphometric differentiation between castes.

Therefore, according to relative age, we can suggest that *Apoica pallens*, *Agelaia pallipes*, *Chartergellus communis*, *Leipomeles dorsata*, *Synoeca chalibea*, *S. virginea*, swarms II and III of *Polybia ebehardae*, swarms of *Polybia paulista* and swarm of *P. emaciata* were originated to fission process. *Protopolybia exigua* swarms, swarms I of *Polybia ebehardae* and swarm of *Polybia rejecta* were originated to "absconding" process.

Sumário

INTRODUÇÃO	11
MATERIAL E MÉTODOS	20
RESULTADOS E DISCUSSÕES.....	28
Gênero <i>Apoica</i> Lepeletier	28
<i>Apoica pallens</i> Fabricius, 1804.....	29
Resultados	29
Discussão	36
Gênero <i>Agelaia</i> Ducke	39
<i>Agelaia pallipes</i> Olivier, 1791	39
Resultados	40
Discussão	49
Gênero <i>Chartergellus</i> Bequaert	53
<i>Chartergellus communis</i> Richards, 1978	53
Resultados	53
Discussão	60
Gênero <i>Leipomeles</i> Möebius	65
<i>Leipomeles dorsata</i> Fabricius, 1804	65
Resultados	66
Discussão	75
Gênero <i>Synoeca</i> de Saussure.....	77
<i>Synoeca chalibea</i> de Saussure, 1852	77
Resultados	78
<i>Synoeca virginea</i> Fabricius, 1804	86

Resultados	87
Discussão	94
Gênero <i>Protopolybia</i> Ducke.....	101
<i>Protopolybia exigua exigua</i> de Saussure, 1854.....	101
Resultados	102
Enxame I – Nova Xavantina/MT.....	102
Enxame II – Pedregulho/SP	110
Discussão	119
Gênero <i>Polybia</i> Lepeletier	123
<i>Polybia ebehardae</i> Cooper 1993.....	123
Resultados	124
Enxame I – Nova Mutum/MT.....	124
Enxame II – Ribeirão Preto/SP	132
Enxame III – Nova Mutum/MT	140
<i>Polybia paulista</i> von Ihering, 1896	148
Resultados	148
Enxame I – Ribeirão Preto/SP	148
Enxame II – Pedregulho/SP	156
<i>Polybia emaciata</i> Lucas, 1879	164
Resultados	165
<i>Polybia rejecta</i> Fabricius, 1798.....	174
Resultados	174
Discussão	183
DISCUSSÃO GERAL.....	187
CONCLUSÕES.....	201
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	203

Introdução

Entre os aspectos interessantes na organização social dos insetos sociais, problemas relativos a origem das castas são importantes para entender a diversidade social nos insetos (Sakagami *et al.* 1996). Castas podem ser definidas pela pressão do ambiente ou por fatores genéticos ou morfológicos, sendo que a diferenciação morfológica é caracterizada por especializações de funções em favor da sobrevivência, como reprodução e defesa.

Segundo Crozier & Pamilo (1996), a maioria dos insetos possuem algum grau de socialidade, principalmente se forem considerados os comportamentos de corte e acasalamento como hábitos sociais. Assim, várias formas de classificação sobre os diferentes níveis sociais vistos nos insetos foram adotados (Michener 1969; Bourke & Franks 1995; Crozier & Pamilo 1996).

Portanto, segundo Michener (1969) e Wilson (1971) insetos sociais são aqueles que apresentam simultaneamente, sobreposição de pelo menos duas gerações adultas, cuidado cooperativo com a cria e divisão de trabalho reprodutivo.

Muitas diferenças são encontradas entre os insetos sociais, tais como tamanho da colônia, número de rainhas reprodutivas, padrão comportamental e diferenças morfológicas entre as rainhas e as operárias. As vespas além de serem importantes no estudo do comportamento social, por apresentarem vários graus de socialidade, desde espécies solitárias até as altamente sociais (West-Eberhard 1978, 1996; Wilson 1985; Itô 1986; Spradbery 1991), são um grupo bastante representativo (Noll & Zucchi 2002).

A família Vespidae é composta por seis subfamílias Euparagiinae, Masarinae, Eumeninae, Stenogastrinae, Polistinae e Vespinae. Destas apenas três – Stenogastrinae,

Polistinae e Vespinae – apresentam os estágios de organização social citados por Wilson (1971) e apresentam espécies eussociais (Carpenter 1993). Esta família oferece interessantes contrastes morfológicos, pois a diferenciação de castas não é aparentemente observada nos Stenogastrinae, enquanto em Vespinae é evidente (van der Vecht 1957; Matssura & Yamane 1984). Entre os Polistinae, a diferenciação entre as castas pode ser tanto discreta como evidente (Jeanne *et al.* 1995), tornando-a intermediária entre os Stenogastrinae e Vespinae (Carpenter 1982).

Dentro de Polistinae está o grupo monofilético formado pela tribo Epiponini, o qual é composto por 19 gêneros (Carpenter 2004), e possui distribuição geográfica ampla, estendendo-se da Argentina até os Estados Unidos. Esta tribo é interessante, pois exhibe colônias perenes e um comportamento de fundação por enxame, onde um pequeno número de rainhas inseminadas e um grande número de operárias fundam uma nova colônia, visto que a dominância reprodutiva pode envolver a utilização de feromônios (West-Ebehard 1977). Nos Epiponini, ocorre variação no número de rainhas durante o ciclo colonial. Em certos casos e em certos períodos, pode ocorrer apenas uma rainha (monoginia) ou poucas rainhas (oligoginia) na colônia (West-Ebehard 1973, 1978; Richards 1978; Jeanne 1980, 1981) Assim, o grupo se caracteriza como permanentemente poligínico, mostrando uma grande diversidade de castas.

Vespas da tribo Epiponini são conhecidas por formar novas colônias através de enxames, portanto, enxameio refere-se à construção de uma nova colônia por um grupo de operárias, que são acompanhadas por uma ou mais rainhas (Forsyth 1981; Mateus 2005).

O processo de enxameio pode acontecer de duas maneiras distintas:

1. **Enxame de evacuação (*absconding*):** são enxames produzidos quando o ninho é abandonado por motivo de predação ou outros danos ao ninho (Richards & Richards 1951; West-Eberhard 1982).

2. Enxame reprodutivo (fissão): enxames produzidos quando uma parte da população adulta deixa a colônia para começar um novo ninho (West-Eberhard 1982; Jeanne 1991).

Assim, as vespas sociais formam dois grupos distintos de acordo com a fundação de seus ninhos (Jeanne 1980). O primeiro grupo, denominado como fundação independente, ocorre quando o ninho é iniciado por uma rainha inseminada, podendo uma ou mais fêmeas inseminadas unirem-se à fundadora. O segundo grupo, denominado por fundação por enxames, ocorre quando uma ou várias rainhas seguido de um grupo de operárias iniciam uma colônia. Vespas enxameadoras ocorrem em Vespinae (*Provespa*), Ropalidiini (*Ropalidia* e *Polybioides*) e dentro dos 19 gêneros Neotropicais da tribo Epiponini (Carpenter 2004). Tal nível de fundação está associado a uma ampla complexidade em relação às diferenças entre as suas castas (Shima *et al.* 1998).

Fundação por enxame está limitada as regiões tropicais e subtropicais e ao menos nas vespas sociais pode ser uma adaptação ao alto risco de predação (Richards & Richards 1951; Jeanne 1979), ocasionada por vertebrados ou por formigas (Forsyth 1978) e estes eventos podem levar a perda da prole e a destruição do ninho, mas não ao extermínio da colônia (Bouwma *et al.* 2005). Quando um ninho é atacado ou danificado, as vespas abandonam o ninho formando um agrupamento temporário geralmente em folhas de árvores próximas, posteriormente o enxame migra para um novo local e começam a construir um novo ninho. Essas interrupções no ciclo colonial são custosas por ocasionar a redução no número de operárias e devido ao tempo que demora, cerca de 30 dias, para o desenvolvimento de ovo a adulto (Machado 1977). Se a colônia experimenta um evento deste tipo, alcança o final do ciclo com redução no número da população, sendo capazes de

emitir menos enxames, mas se experimentam mais de um evento desses em um mesmo ciclo, a colônia corre o risco de extinção (Bouwma *et al.* 2005). Os custos para realizar um enxame de abandono “*absconding*” estão relacionados aos custos da emigração e aos custos de fundar um novo ninho e criar a nova prole adulta (Bouwma *et al.* 2005).

Pelo menos duas vantagens são relacionadas ao modo de fundação por enxame. A primeira vantagem seria de que as fundadoras se beneficiariam pelo aumento da habilidade em defender a cria durante o estágio de fundação colonial (Forsyth 1981) e a segunda vantagem seria a de reduzir os riscos de falha de uma colônia inicial devido ao atrito entre os adultos fundadores. Segundo Jeanne (1991) a desvantagem no processo de enxameio seria a redução do número de unidades reprodutivas por cada colônia. E, segundo Queller (1989, 1995), Gadagkar (1990) e Strassmann *et al.* (1997) a inevitável perda de indivíduos antes da produção da prole é mais bem absorvido por grandes grupos de indivíduos do que por uma ou poucas fundadoras.

Portanto, antes de ocorrer o enxameio, as vespas escoteiras investigam novos locais para a construção do novo ninho, posteriormente recrutando os membros da colônia via trilha de cheiro (Smith *et al.* 2002; Mateus 2005). Desta maneira, as escoteiras sinalizam o momento das operárias deixarem o ninho velho através de muitos contatos bucais e “*dragging*”, fazendo com que a população deixe o ninho aos poucos, voando em volta do ninho original em movimentos circulares e saindo em busca do caminho químico já estabelecido, pousando em folhas de árvores em volta do ninho original e seguindo a trilha deixada pelas escoteiras até o local do novo ninho (Smith *et al.* 2002; Mateus 2005).

O caminho químico ou trilha de cheiro é feita com os produtos glandulares produzidos no 5º esternito gastral, através do comportamento de “*dragging*”, onde as vespas escoteiras passam seu abdômen sobre folhas e ramos ao longo do percurso (Jeanne *et al.* 1983; Smith *et al.* 2002; Mateus 2005). A glândula localizada no 5º esternito gastral

primeiramente foi denominada por West-Eberhard (1977) como “órgão de Richards”, onde posteriormente Richards (1978) apresentou evidências de que as modificações indicavam a presença de uma glândula, sendo então denominada por “glândula de Richards” por Jeanne & Post (1982). Experimentos realizados por Jeanne (1981) com *Polybia sericea* mostraram que o caminho químico é feito com os produtos da glândula presente no 5º esternito gastral, onde as secreções apresentam um aspecto de cera amarronzado, facilmente visível e que possui um forte e característico cheiro de couro. De acordo com Jeanne *et al.* (1983) e Smith *et al.* (2002), os gêneros *Angiopolybia*, *Agelaia*, *Parachartergus*, *Leipomeles*, *Chartergellus* e *Nectarinella* não possuem glândulas externas no 5º esternito gastral, mas operárias foram observadas realizando o comportamento de “*dragging*” em vários substratos (Jeanne *et al.* 1983; Smith *et al.* 2002; Mateus 2005). Francescato *et al.* (1993, 1994) estudando *Polybioides tabidus*, onde a glândula de Richards também é ausente, sugere que nesta espécie a trilha química seja produzida com produtos da glândula de Dufour.

Mateus (2005), estudando o processo de enxameio forçado em seis colônias de *Parachartergus fraternus*, verificou que apesar desta espécie não ter glândula no 5º esternito gastral, as escoteiras foram eficientes em fazer o caminho químico entre o ninho original até o local do novo ninho, onde as escoteiras realizando o comportamento de “*dragging*” abriam levemente os últimos seguimentos gastrais, deixando um aspecto molhado no 6º esternito gastral, possivelmente liberando produtos glandulares que se espalhavam sobre o abdômen, podendo estes ser originados da glândula de Dufour e também do reservatório de veneno. Assim, foi observado que a migração não foi imediata, podendo sugerir que os produtos glandulares responsáveis pelo caminho químico ainda não estavam prontos (Mateus 2005).

Clarke *et al.* (1999) estudaram a composição química da glândula de Richards presente em *Polybia sericea* e compararam com a composição da glândula de Dufour, a qual

se acredita ser responsável pelo processo de enxameio em *Polybioides tabidus*. Observaram que a diferença química entre elas é notável, onde a química empregada na trilha de cheiro ou caminho químico produzido é bem mais simples em *P. tabidus* do que em *Polybia sericea* e, além disso, os compostos apresentaram baixa volatilidade (Clarke *et al.* 1999).

A glândula de Dufour é uma glândula exócrina abdominal encontrada nos himenópteros aculeados, sendo do ponto de vista uma das glândulas mais simples em vespas (Billen 2006). Esta glândula é formada por um único tubo fino, dos quais o lúmen central é formado por um epitélio colunar simples com micro-vilosidades e cutícula (Billen 2006). Na região próxima a base do ferrão, o diâmetro do duto estreita enquanto torna-se dorsoventralmente achatado (Billen 2006) e se abre na parede dorsal da vagina (Billen 1987). Para muitos autores, esta glândula teria papel na colocação de ovos, onde a secreção da glândula serviria para atar os ovos na parede das células (Billen 1987), ou seja, uma vez que esta secreção fosse aplicada ao ovo, permitiriam as vespas reconhecer seus próprios ovos daqueles colocados por outras fêmeas (Downing & Jeanne 1983; Downing 1991).

A função da glândula de Dufour em vespas sociais ainda continua duvidosa (Dani 1996). Entretanto, nos Stenogastrinae, é utilizada para nutrição larval e defesa do ninho (Turillazzi 1985; Keegans *et al.* 1993; Sledge *et al.* 2000). Em abelhas primitivas e nos Vespinae, como *Dolichovespula saxonica*, a glândula de Dufour produz substâncias que são utilizadas para marcar a entrada do ninho, apesar da origem dessas substâncias permanecerem desconhecidas (Steinmetz & Schmolz 2003). A substância produzida pela glândula de Dufour poderia ser fonte de lubrificação do ferrão das vespas (Spradbery 1973), substâncias que marcariam os ovos em interações de dominância (Downing & Jeanne 1983), de atração dos machos durante o acasalamento (Reed & Landolt 1990 *apud* Billen 2002; Fratini *et al.* 1996) e de substâncias envolvidas no reconhecimento de companheiras de ninho (Dani *et al.* 1996).

O tecido adiposo distribuído ao longo do corpo dos insetos, preferencialmente embaixo do integumento e rodeando o intestino e órgão reprodutivo (Dean *et al.* 1985 *apud* Aresse & Soulages 2010) , possui um papel importante no estoque de energia e na sua utilização, sendo o centro de depósito do excesso de nutrientes, síntese de muitas proteínas presentes na hemolinfa (Aresse & Soulages 2010) e de grande atividade biosintética e metabólica (Law & Wells 1989 *apud* Aresse & Soulages 2010).

O nível de nutrientes acumulados no tecido adiposo modula vários aspectos importantes na vida dos insetos, como a taxa de crescimento dos insetos, o tempo de metamorfose e o desenvolvimento do ovo (Mirth & Riddiford 2007 *apud* Aresse & Soulages 2010), coordenando o crescimento dos insetos com a metamorfose ou reprodução pelo estoque ou liberação de componentes centrais para estes eventos (Aresse & Soulages 2010). Além disso, o tecido adiposo, sendo um órgão endócrino (Hoshizaki 2005 *apud* Aresse & Soulages 2010), produz vários peptídeos antimicrobianos (Ferradon *et al.* 2007) e participam da detoxificação do metabolismo de nitrogênio (Keely 1985 *apud* Aresse & Soulages 2010).

Em insetos holometábolos, as reservas no tecido adiposo são importantes, pois durante os estágios larvais, essas reservas acumuladas podem ser utilizadas durante a metamorfose para a sobrevivência pela etapa de metamorfose (Mirth & Riddiford 2007 *apud* Aresse & Soulages 2010) bem como prover reservas de energia para os novos adultos (Aresse & Soulages 2010). Assim, as quantias de nutrientes estocados quando larvas têm conseqüências para a vida adulta como tamanho reduzido resultando em fecundidade reduzida (Briegel 1990). Entre os adultos que não se alimentam esta reserva de energia mantém a vida e a reprodução (Briegel 1990), entretanto, os adultos que se alimentam usam suplemento alimentar para melhorar seu status energético, principalmente para a reprodução, onde o desenvolvimento dos ovos envolve mobilização de substâncias das reservas do tecido adiposo para os ovários (Aresse & Soulages 2010).

A complexidade das vespas da tribo Epiponini (Carpenter 1997) é vista através da divisão de trabalho, comunicação, construção e defesa do ninho (Jeanne 1991). Entretanto, a ausência na diferenciação morfológica das castas em várias espécies, sugere que essa determinação possa ser pós-imaginal (West-Eberhard 1978, 1981) e todos os indivíduos serem totipotentes (Strassmann *et al.* 2002; Mateus 2005), como, por exemplo, observado em *Parachartergus fraternus*, onde possivelmente exista um polietismo etário, de fêmeas com ovários desenvolvidos desempenhando diferentes funções dentro da colônia (Mateus 2005). Entretanto, a diferenciação entre rainha e operária pode ser determinada pela oferta de nutrientes durante o período larval, implicando em determinação das castas na fase pré-imaginal (Hunt *et al.* 1996). A poliginia, assim como a reprodução através de enxames, é um sinal de alta socialidade, sofisticada e obrigatória (Noll *et al.* 2004).

As vespas que pertencem à tribo Epiponini se destacam por apresentarem diferenciação morfológica através da condição ovariana da fêmea. Quando observado o desenvolvimento ovariano e não sendo verificada a inseminação, as fêmeas são classificadas como intermediárias, por serem ora próximas das rainhas, ora das operárias (Richards & Richards 1951).

Baseado em estudos morfológicos e morfométricos, Richards (1971, 1978), disse desconhecer o papel das intermediárias em algumas espécies de Epiponini. Em algumas espécies esta casta poderia estar relacionada ao processo de oviposição (Simões 1977) e oofagia (Naumann 1970). De acordo com Richards (1978) as intermediárias poderiam ter diferentes origens, podendo ser rainhas suprimidas ou até em alguns casos, ser um estágio de desenvolvimento de rainhas. Assim, Hastings *et al.* (1998) usando técnicas de biologia molecular, demonstraram que apesar do grande número de intermediárias em *Brachygastra mellifica*, os machos são produzidos apenas por rainhas.

Estudos mais recentes sobre a diferenciação entre as castas, ciclo colonial e estudos do comportamento em algumas espécies de Epiponini começam a entender um pouco melhor o papel das intermediárias. Deste modo, como observado por Mateus (2005), as intermediárias de *Parachartergus fraternus* fazem parte do grupo das operárias, porém com certo grau de desenvolvimento ovariano, provavelmente por um período da vida, elas realizam diversas tarefas no ninho, atuam como forrageiras de material de construção e água, também como construtoras e escoteiras durante o enxameio, e esporadicamente realizam postura de ovos que são comidos geralmente pelas rainhas durante as diversas fases do ciclo colonial. De acordo com Mateus (2005) a síndrome comportamental das intermediárias difere muito das rainhas, elas atuam como operárias diferentemente das rainhas que nunca realizam tarefas intranidais, apenas postura.

Recentemente, Noll *et al.* (2004) propuseram os seguintes grupos:

1. Sem castas: nenhuma diferença de tamanho ou forma associado com a reprodução, onde todas as fêmeas desenvolvem seus ovários;
2. Apenas casta fisiológica: nenhuma diferença morfológica, mas condição ovariana clara pela esterilidade de todas as operárias;
3. Rainhas maiores, mas na maioria das vezes com a mesma forma;
4. Rainhas com formas diferentes com alguns caracteres menores do que operárias.

Portanto, este trabalho teve como objetivo o conhecimento da composição de enxames de vespas sociais da tribo Epiponini e seu papel no desenvolvimento do comportamento social, através de análises morfométricas aliadas ao desenvolvimento ovariano, idade relativa e análise de outros caracteres morfofisiológicos.

Material e Métodos

Material

Os enxames foram coletados utilizando rede entomológica ou saco plástico com chumaço de algodão embebido em éter, posteriormente conservados em álcool absoluto e etiquetados com os dados de coleta. Foram examinados 15 enxames de epiponíneos, pertencentes a sete gêneros: *Agelaia*, *Apoica*, *Synoeca*, *Protopolybia*, *Chartergellus*, *Leipomeles* e *Polybia* sendo que as diferentes espécies de vespas foram coletadas em diferentes Estados e municípios do Brasil, conforme a lista a seguir:

- *Agelaia pallipes* (Nova Xavantina – MT, 14-XII-2001, S. Mateus col.)
- *Apoica pallens* (Ribeirão Cascalheira – MT, 26-XI-2006, S. Mateus col.)
- *Synoeca chalibea* (Nova Mutum – MT, 15-IX-2002, S. Mateus & F. B. Noll col.)
- *Synoeca virginea* (Ribeirão Cascalheira – MT, 02-XI-2006, S. Mateus col.)
- *Protopolybia exigua* I (Nova Xavantina – MT, 11-XII-2002, S. Mateus col.)
- *Protopolybia exigua* II (Pedregulho – MT, 10-III-2005, S. Mateus col.)
- *Chartergellus communis* (Pedregulho – SP, 22-IX-2000, S. Mateus col.)
- *Leipomeles dorsata* (Presidente Figueiredo – AM, 22-IX-2005, S. Mateus & S. R. Andena col.)
- *Polybia ebehardae* I (Nova Mutum – MT, 10-IX-2002, S. Mateus & F. B. Noll col.)
- *Polybia ebehardae* II (Ribeirão Preto – SP, 14-VIII-2002, S. Mateus col.)

- *Polybia ebehardae* III (Nova Mutum – MT, 10-IX-2002, S. Mateus & F. B. Noll col.).
- *Polybia paulista* I (Ribeirão Preto – SP, 20-I-2003, S. Mateus col.)
- *Polybia paulista* II (Pedregulho – SP, 26-IX-2007, S. Mateus col.)
- *Polybia emaciata* (Ribeirão Cascalheira – MT, 01-XII-2006, S. Mateus col.)
- *Polybia rejecta* (Nova Mutum – MT, 09-IX-2002, S. Mateus & F. B. Noll col.)

Métodos

1. Contagem dos indivíduos

Cada população estudada teve o número total de indivíduos contados, para que o número de fêmeas (rainhas, operárias e intermediárias) e de machos fosse conhecido para cada enxame.

2. Análise do Desenvolvimento Ovariano

Quando possível, todas as fêmeas de cada enxame foram dissecadas e seus ovários classificados para o estabelecimento de padrões de desenvolvimento ovariano. Foi verificada também a inseminação, utilizando lâminas preparadas para a observação da espermateca, visando à observação da presença (emaranhado de fios de coloração amarelada) ou ausência (coloração transparente) de espermatozoides.

Três tipos de desenvolvimento ovariano foram empregados (Figura 1): tipo A: ovários atrofiados ou com pouco desenvolvimento; tipo B: ovários em desenvolvimento com a presença de alguns ovócitos pouco maduro; tipo C: ovários com ovócitos desenvolvidos de tamanho suficiente para postura. Para as espécies analisadas foram utilizados padrões de desenvolvimento ovariano, de acordo com os seguintes artigos: Noll *et al.* (1996) (*Protopolybia exigua exigua*), Noda *et al.* (2003) (*Synoeca* spp.), Noll (2000) (*Leipomeles dorsata*), Mateus *et al.* (1999) (*Chartergellus communis*), Noll *et al.* (1997) (*Agelaia pallipes*), Shima *et al.* 1994 (*Apoica pallens*) e Shima *et al.* 1996a (*Polybia* spp.).

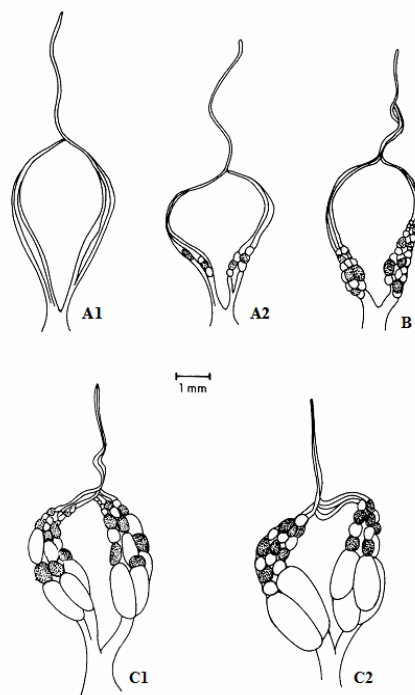


Figura 1. Padrões de desenvolvimento ovariano. tipo A: ovários atrofiados (A1) ou com pouco desenvolvimento (A2); tipo B: ovários em desenvolvimento com a presença de alguns ovócitos pouco maduro; tipo C: ovários com ovócitos desenvolvidos de tamanho suficiente para postura (C1 e C2). (Modificado de Shima *et al.* 1996a)

3. Análise da Idade Relativa

Para estimar a idade relativa das fêmeas adultas, foram feitas observações da pigmentação do apódema transverso do 5º esternito gastral. Para tanto, fêmeas escolhidas aleatoriamente foram analisadas com a ajuda de um programa de captura de imagem acoplado a um estereomicroscópio binocular, onde todas as fotos após a captura foram convertidas para tons de cinza através de programa de manipulação de imagens. Para a análise os seguintes padrões foram utilizados: (1) – indivíduo de idade jovem; (2) – indivíduo de idade intermediária; e (3) – indivíduo de idade avançada (velho) (Figura 2).

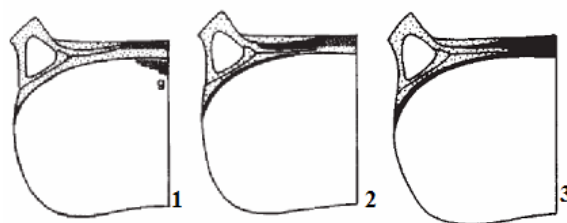


Figura 2. Esquema do 5º esternito gastral indicando a idade relativa das fêmeas. (1) idade mais jovem; (2) idade intermediária; (3) idade relativamente avançada. (Modificado de Noda *et al.* 2003)

4. Quantidade Relativa de Tecido Adiposo

Foram utilizados parâmetros relativos definidos por pouco, médio e muito, permitindo assim a comparação entre o estado fisiológico das fêmeas com suas respectivas idades relativas, pois assim como observado por Shima (1991), o objetivo não foi quantificar o tecido adiposo numericamente, mas apenas avaliar o conteúdo de tecido adiposo presente.

5. Análise da Glândula de Richards

Fêmeas foram escolhidas aleatoriamente de cada enxame, onde cada fêmea teve o 5º esternito gastral removido para a verificação da condição ou estado desta glândula quanto à presença ou ausência da mesma, a qual esta associada às margens anteriores dos esternitos (Figura 3). Todas as fêmeas foram analisadas com a ajuda de um programa de captura de imagem acoplado a um estereomicroscópio binocular.

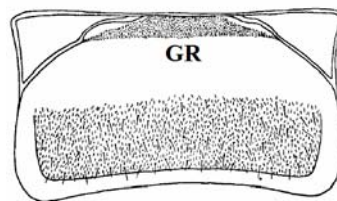


Figura 3: Esquema do 5º esternito gastral mostrando a localização da glândula de Richards. (GR: Glândula de Richards – Modificado de Richards 1971).

6. Análise da Glândula de Dufour

Todas as fêmeas dissecadas foram examinadas para a análise do tamanho relativo da glândula de Dufour (Figura 4). Foram utilizados quatro (4) padrões de comprimento, seguindo a ordem crescente de tamanho, onde o número 1 é o menor tamanho encontrado e o número 4 o maior.

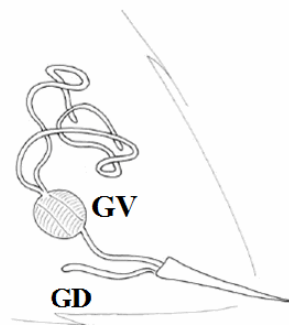


Figura 4: Visão esquematizada do aparelho de ferrão, mostrando a localização da glândula de Dufour (GD) e a glândula de veneno (GV). (Modificado de Billen 2002).

7. Análise Morfométrica

Quando possível todas as rainhas, intermediárias e algumas operárias (escolhidas aleatoriamente) de todos os enxames foram utilizadas. Para a detecção de diferenças morfométricas entre as castas, foram feitas medidas de 11 partes corporais externas, provenientes da cabeça, mesossoma, metassoma e asa (Tabela 1, Figura 5). Imagens foram capturadas com o auxílio de câmera digital acoplado a um estereomicroscópio binocular.

Tabela 1 – Descrição das variáveis morfométricas empregadas.

Estrutura	Medida efetuada
Cabeça	Largura máxima (HW) – passando pelas fossas antenais; Diâmetro mínimo inter-orbital (IDM);
Mesossoma	Largura do mesoscuto (MSW)
Metassoma	Comprimento do 1º tergo gastral (T ₁ L) – comprimento máximo medido dorsalmente, Altura basal do 1º tergo gastral (T ₁ AH) – largura máxima medida dorsalmente; Largura basal do tergo II (T ₂ BW); Altura do 5º esternito gastral (EST5V); Largura do 5º esternito gastral (EST5H); Altura do 6º esternito gastral (EST6V); Largura do 6º esternito gastral (EST6H);
Asa	Comprimento da asa (WL) - da extremidade anterior da 1ª célula submarginal (SM ₁) até a margem final da célula marginal (MC)

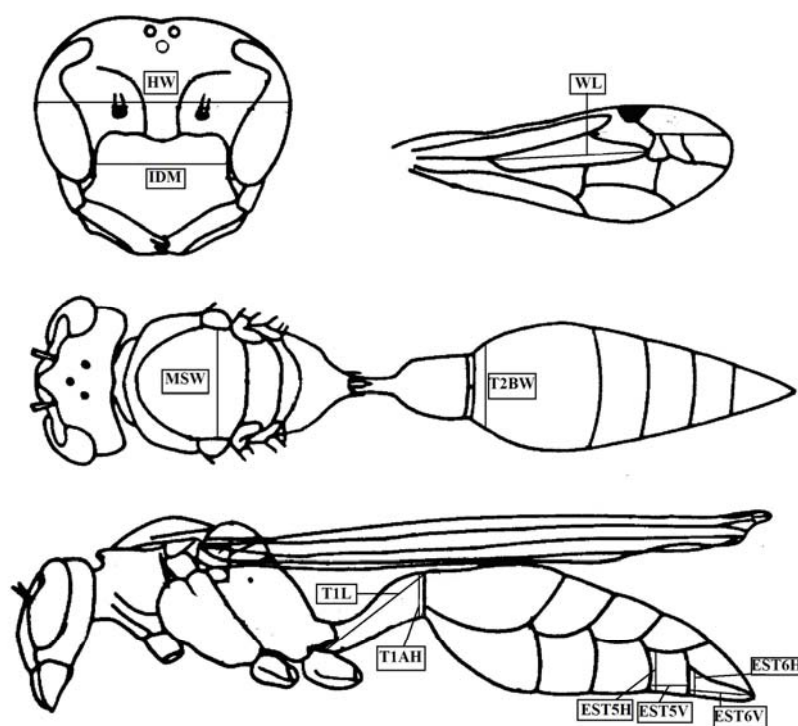


Figura 5. Medidas representativas das análises morfométricas: Largura máxima da cabeça (HW); Distância Mínima Interorbital (IDM); Comprimento da asa (WL); Largura do mesoscuto (MSW); Largura Basal do Tergo II (T2BW); Comprimento do tergo I (T1L); Altura Basal do Tergo I (T1AH); Largura do 5º esternito gastral (EST5H); Altura do 5º esternito gastral (EST5V); Largura do 6º esternito gastral (EST6H); Altura do 6º esternito gastral (EST6V). [Modificado de Shima (1991)].

8. Análise Estatística

Os dados obtidos após a mensuração foram tratados estatisticamente segundo duas análises multivariadas – Distâncias Generalizadas de Mahalanobis (Anderson 1958) e Análise do Discriminante (Rao 1973). As análises foram convertidas para milímetros e logaritimizadas e foram feitas utilizando um programa de medidas.

As Distâncias de Mahalanobis foram feitas para a identificação do nível de diferenciação entre os grupos ou classes, proporcionando melhor diferenciação entre as castas. A análise do discriminante foi realizada para identificar os caracteres significantes na diferenciação das castas. Nessas análises, o modo de inclusão das variáveis que será usado será o do tipo *forward stepwise*.

Os valores de Lambda de Wilks também foram observados para saber a contribuição conjunta da variável. O Lambda de Wilks é a razão dos determinantes da matriz de soma dos quadrados dos resíduos sobre a matriz da soma total dos quadrados. Quando valores se aproximam de 1, isso significa que o resíduo é grande e a variável não apresenta boa discriminação. Valores de F *to remove* e o seu valor de *p* associado representam o F obtido a partir do Lambda parcial e sua respectiva probabilidade (Noll 2000).

Análises Canônicas foram realizadas para determinar o tipo de alometria envolvida. O número de raízes é igual ao número de grupos menos 1. Assim, apenas a primeira raiz explica a variação, isso é se houver apenas variação no tamanho entre os grupos, havendo variação na segunda raiz, a diferenciação encontrada também é devido à forma (Noll 2000).

Resultados e Discussões

GÊNERO *Apoica* Lepeletier

Como em outros Hymenoptera noturnos os ocelos grandes e a coloração pálida também são observados nas vespas sociais do gênero *Apoica*, embora essas vespas não possuam hábitos exclusivamente noturnos e possam se defender durante o dia, neste período as vespas normalmente se agrupam lado a lado cobrindo todo o favo (Richards 1978).

Howard *et al.* (2002) sugere que os níveis de luminosidade possam atuar como um estímulo visual para as vespas do gênero *Apoica* se moverem. Assim, as vespas noturnas guardam os ninhos e os resfriam através de ventilação produzida por suas asas durante o dia, entretanto as atividades ligadas à visão, como coleta de material de construção e de alimento apenas ocorrem durante a noite (Schremmer 1972 *apud* Howard *et al.* 2002; Hunt *et al.* 1995).

Os ninhos são muito característicos, construídos geralmente em galhos de árvores ou arbustos, consistindo de um único favo com as células voltadas para baixo e sem invólucro, de forma circular fixado diretamente no substrato (Richards 1978). *A. arborea* difere das outras espécies do gênero, pois constrói as células diretamente no substrato (van der Vecht 1972).

Apoica pallens Fabricius, 1804

Segundo Richards (1978) esta espécie é encontrada desde o México até a Argentina. No Brasil é encontrada nos Estados do AM, GO, MG, MT, PA, PR, RJ, RS e SC.

Os ninhos são em forma de um cone raso, normalmente de 30 a 40 cm de diâmetro, construídos com fibra vegetal (tricoma de folhas de algumas espécies vegetais) com coloração amarelo-amarronzado ou vermelho-amarronzado.

O enxame recém-estabelecido era composto de um pequeno favo e continha apenas ovos nas poucas células.

RESULTADOS

Número de indivíduos, desenvolvimento ovariano e inseminação.

No enxame analisado, os três tipos de desenvolvimento ovariano foram observados (Figura 6), onde apenas 0,3% foram observados com o tipo C de desenvolvimento ovariano e 99,7% com o tipo A de desenvolvimento ovariano (Figura 6). Apenas um indivíduo foi encontrado com o tipo C de desenvolvimento ovariano e estava inseminado, sendo classificada como rainha.

Portanto, o enxame de *Apoica pallens* era composto por 386 indivíduos, sendo 385 operárias e apenas uma rainha (Tabela 2).

Tabela 2 – Quantidade de indivíduos encontrados no enxame de *Apoica pallens* analisado.

Enxame	<i>Apoica pallens</i>
Indivíduos	
Rainha	1
Operária	385
Intermediária	0
Macho	0
Total	386

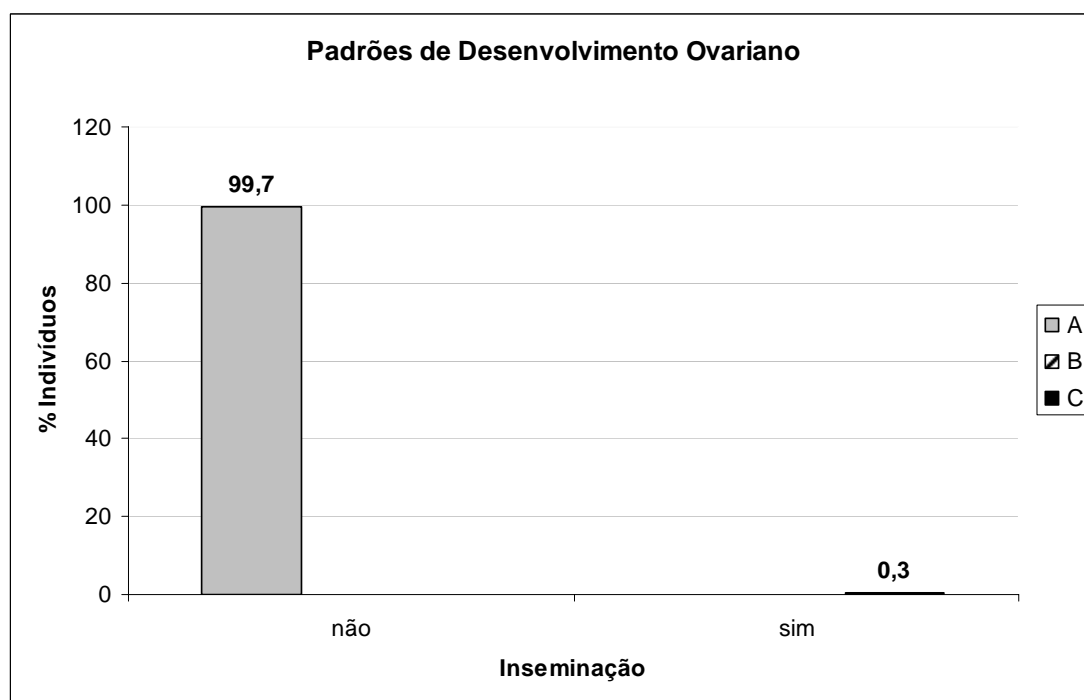


Figura 6 – Porcentagem de fêmeas encontradas no enxame de *Apoica pallens* de acordo com o padrão de desenvolvimento ovariano e a inseminação. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Idade Relativa

Todas as fêmeas, tanto a rainha como as operárias, foram observadas com idade relativa 1, ou seja, todas eram indivíduos relativamente jovens (Figura 7).

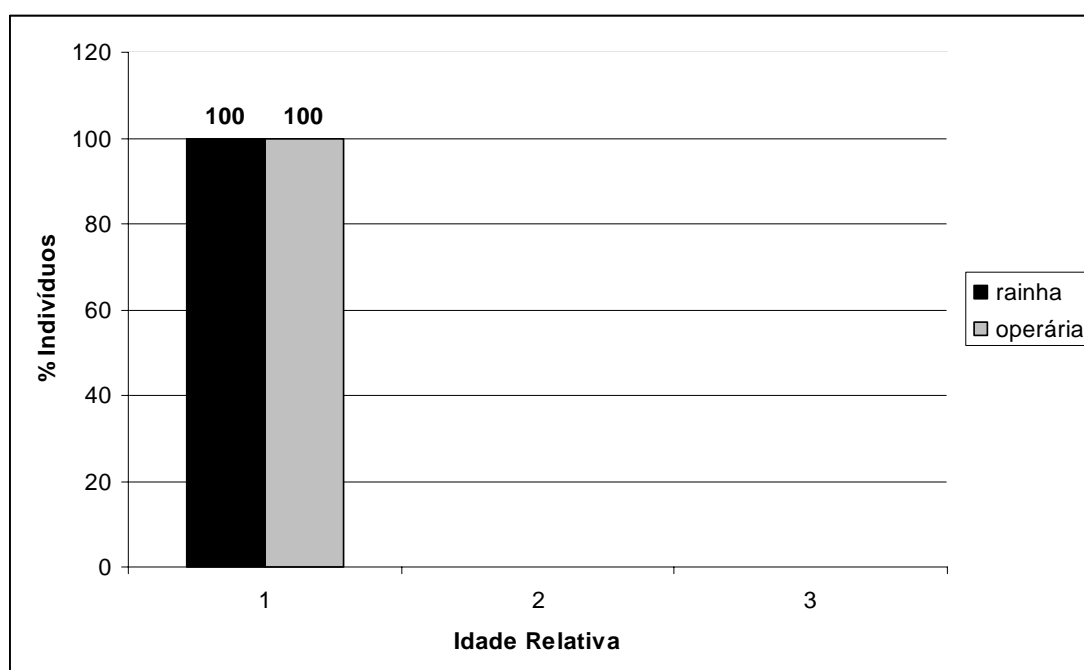


Figura 7 – Frequência de rainha e operárias de acordo com a pigmentação do apódema transversal do 5º esternito gastral observados no enxame de *Apoica pallens*. Todos os valores estão em porcentagem (%). 1- jovem; 2- idade intermediária; 3-velho.

Quantidade Relativa de Tecido Adiposo

Em relação à quantidade de tecido adiposo armazenado (Figura 8), a rainha e 15,1% das operárias foram observadas tendo pouca quantidade de tecido adiposo armazenado. Entretanto, a maioria das operárias apresentou muita quantidade de tecido adiposo armazenado (Figura 8).

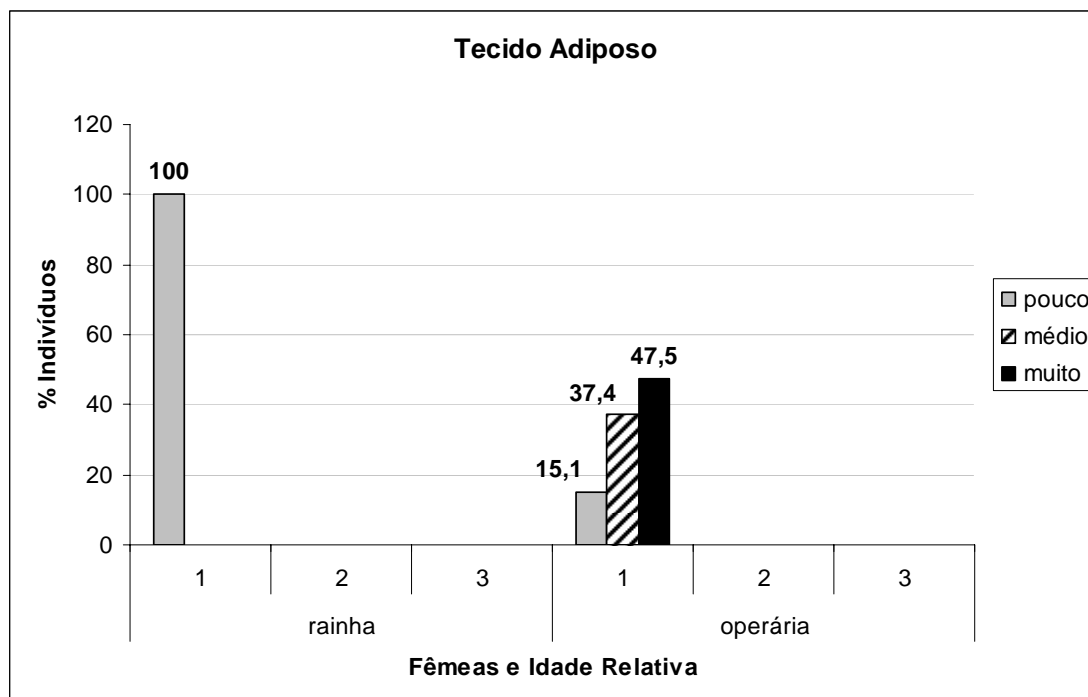


Figura 8 – Quantidade relativa de tecido adiposo de acordo com a idade relativa encontrado no exame de *Apoica pallens*. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Glândula de Dufour

De acordo com os tamanhos relativos utilizados (veja material e métodos), no exame de *Apoica pallens* foram observados três tamanhos relativos de glândula de Dufour (Figura 9). A rainha foi observada tendo tamanho relativo 4, o que indica que possui um tamanho de glândula relativamente grande (Figura 9). Entre as operárias, a maioria (49,5%), apresentou tamanho 4, sendo que o restante, 21,2% e 29,3% apresentou, respectivamente, tamanhos 2 e 3 da glândula de Dufour (Figura 9).

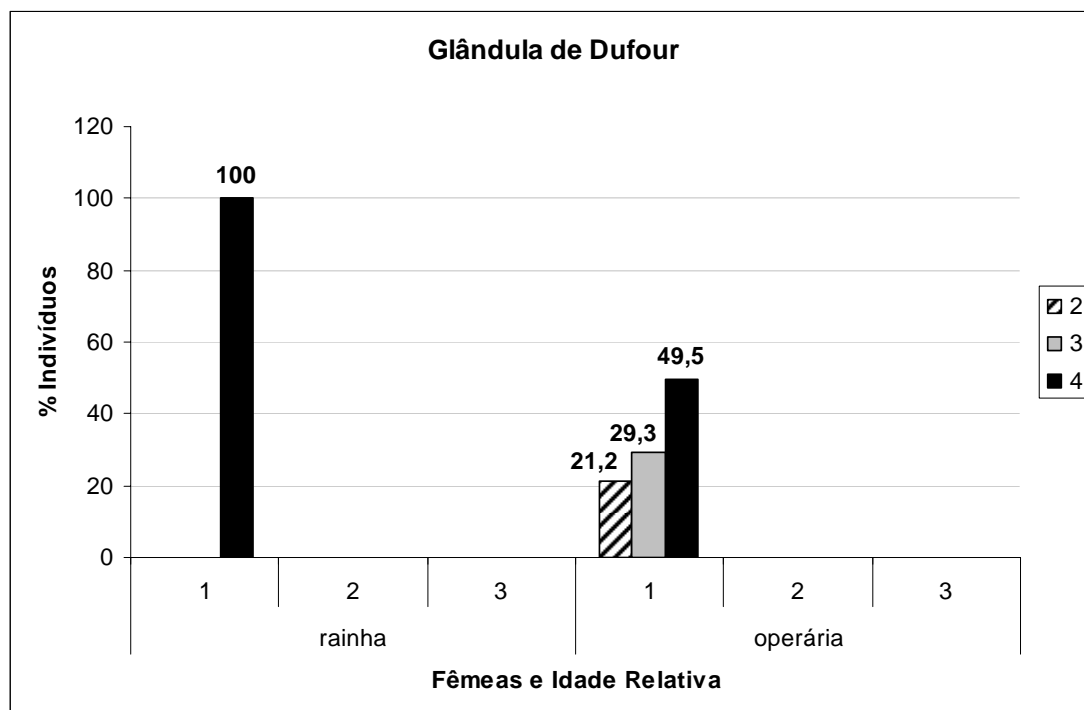


Figura 9 – Tamanho relativo da glândula de Dufour de acordo com a idade relativa encontrada no enxame de *Apoica pallens*. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Análise Morfométrica

Distâncias de Mahalanobis foram calculadas para rainha e operárias (Tabela 3).

Nenhuma diferença significativa foi observada entre a rainha e as operárias.

Em relação à média dos caracteres medidos, três caracteres evidenciaram diferença significativa entre a rainha e as operárias (Tabela 4). Distância mínima interorbital (IDM), comprimento do 1º terço gastral (T1L) e comprimento da asa (WL) foram maiores em operárias do que na rainha (Tabela 4).

A comparação dos grupos (Tabela 5) mostrou que a rainha e as operárias foram classificadas corretamente, indicando a baixa sobreposição em relação à morfometria (Figura 10).

Tabela 3 – Distâncias de Mahalanobis encontradas para rainha e operárias do enxame de *Apoica pallens*.

Relações	D ²	F	P > F
Rainha-Operária	21,91	1,77	0,07

Tabela 4 – Médias determinadas para rainha e operárias para cada variável morfométrica analisada do enxame de *Apoica pallens*.

Caracteres	Média ± Desvio Padrão		
	Rainhas (n=1)	Operárias (n=99)	Bonferroni R/O
HW	3,23 ± 0,00	3,58 ± 0,24	#
IDM	1,35 ± 0,00	1,43 ± 0,04	***
MSW	2,25 ± 0,00	2,24 ± 0,08	#
T1AH	1,07 ± 0,00	1,10 ± 0,10	#
T1L	3,87 ± 0,00	4,26 ± 0,16	**
T2BW	2,72 ± 0,00	2,71 ± 0,13	#
WL	9,68 ± 0,00	10,35 ± 0,21	**
EST5H	3,56 ± 0,00	3,67 ± 0,15	#
EST5V	2,12 ± 0,00	2,19 ± 0,06	#
EST6H	2,85 ± 0,00	2,90 ± 0,07	#
EST6V	2,46 ± 0,00	2,56 ± 0,06	#

* $p < 0,001$; ** $p < 0,02$; *** $p < 0,05$; # Sem significância ($p > 0,05$)

Tabela 5 – Classificação da matriz das fêmeas no enxame de *Apoica pallens*.

	Classificação na matriz		
	% Correta	Rainha	Operária
Rainha	100	1	0
Operária	100	0	99
Total	100	1	99

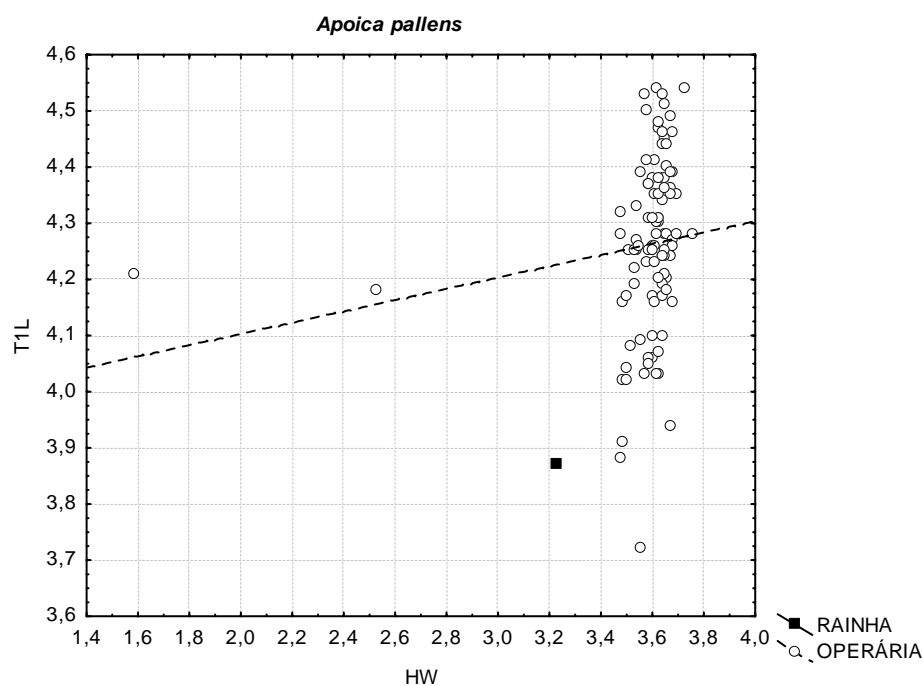


Figura 10 - Discriminação entre as castas do enxame de *Apoica pallens*, utilizando duas variáveis. Quadrado = rainha; Círculos = operárias.

Morfologia Externa

Nenhuma diferença significativa na morfologia externa entre a rainha e as operárias foi observada.

Glândula de Richards

Glândula de Richards presente na rainha e nas operárias no exame de *Apoica pallens* (Figura 11), onde a rainha e as operárias apresentaram suas glândulas com desenvolvimento semelhante, entretanto, apenas a concentração de substâncias pareceu variar, pois na rainha a concentração se apresentou mais escura do que em operárias (Figura 11).

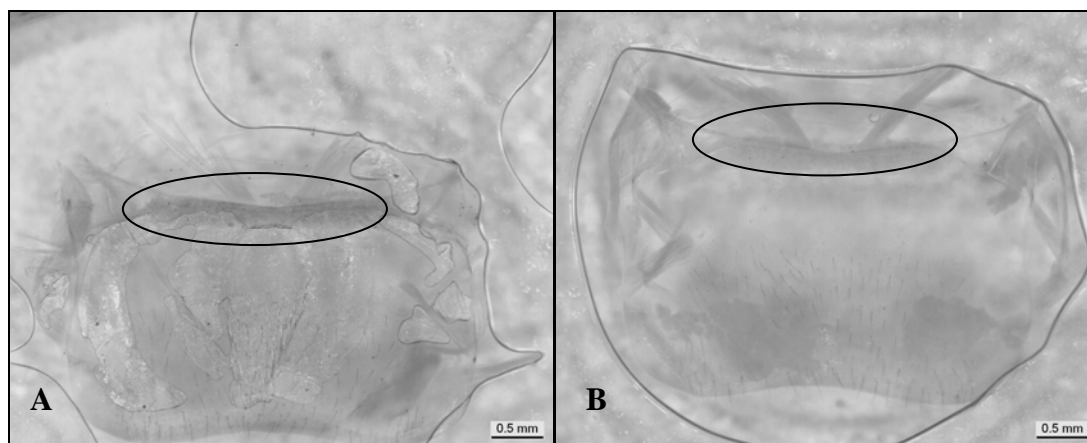


Figura 11. Visualização do apódema transverso do 5º esternito gastral do enxame de *Apoica pallens*, indicando a localização da Glândula de Richards. A: Rainha; B: Operária.

DISCUSSÃO

O enxame de *Apoica pallens* era composto por 386 indivíduos, onde apenas um era rainha e 385 operárias (Tabela 2). O número de rainha representou 0,3% do total dos indivíduos que compunham o enxame, assim, este dado não está de acordo com as observações de Richards & Richards (1951) e Richards (1978) onde um típico enxame seria composto de 1-15% de rainhas do total de indivíduos pertencentes a um enxame, entretanto, estes mesmos autores observam que muita variação possa ocorrer.

Todos os indivíduos do enxame de *Apoica pallens* eram relativamente jovens (Figura 7), assim, este dado foi relacionado aos observados em relação às quantidades de tecido adiposo (Figura 8) e os tamanhos relativos da glândula de Dufour (Figura 9). A rainha foi observada possuindo pouca quantidade de tecido adiposo (Figura 8) e tamanho de glândula de Dufour relativamente grande (Figura 9), assim a pequena quantidade de tecido adiposo poderia estar relacionada à ativação dos ovários, uma vez que a produção de ovos era evidente, onde para o desenvolvimento dos ovos a mobilização de substâncias das

reservas de tecido adiposo são utilizadas (Aresse & Soulages 2010). A provável marcação de ovos estaria começando, pois como observado por Ratnieks (1993; 1995) e Katzav-Gozansky *et al.* (1997), rainhas de *Apis* produzem feromônios de marcação dos ovos por meio das substâncias produzidas pela glândula de Dufour, as quais previnem que seus ovos sejam comidos pelas operárias durante a inspeção.

Entre as operárias, diferentes quantidades de tecido adiposo (Figura 8) e diferentes tamanhos de glândula de Dufour (Figura 9) foram observados, o que sugeriria que estas variações sejam devido as diferentes atividades desempenhadas por estes indivíduos, pois observações em formigas, abelhas e vespas indicaram que indivíduos que realizam tarefas fora do ninho, como forrageamento, contem menos estoques de tecido adiposo do que aqueles que realizam tarefas dentro do ninho (Mackay 1983; O'Donnell & Jeanne 1995; Blanchard *et al.* 2000; Toth & Robinson 2005) e operárias mais jovens apresentariam secreções de glândula de Dufour compostas por uma mistura mais simples de substâncias, geralmente com um ou poucos tipos de hidrocarbonetos e que as mais velhas incrementaram com substâncias mais complexas de ação feromonal (Patricio 1995 *apud* Abdalla & Cruz-Landim 2001).

Devido a presença da glândula de Richards (Figura 11) e de acordo com Howard *et al.* (2002), provavelmente seus produtos sejam usados para a produção de substâncias relacionadas ao caminho químico feito para guiar o enxame para o novo ninho. Jeanne (1981), observou que em *Polybia sericea*, as substâncias de marcação de trilha secretada pela glândula do 5º esternito gastral pelas escoteiras é deixada em objetos ao longo de trilhas servindo para guiar os outros indivíduos até o local do novo ninho. Entretanto, Hunt *et al.* (1995) forçaram a migração de um enxame de *A. pallens* e observaram que as vespas não marcaram o substrato fazendo uma trilha de cheiro, mas levantavam seus abdomens,

provavelmente para permitir a abertura do 5º e 6º esternitos e conseqüentemente a possível liberação das substâncias fabricadas nestes esternitos, liberando-as no ar. Entretanto, acredita-se que o enxame migrou durante o dia, pois após o enxame ser localizado a tarde não mais foi visto quando procurado nas primeiras horas após o pôr-do-sol (Hunt *et al.* 1995), como Ducke (1905 *apud* Richards 1978) já havia relatado para *Apoica* em observações diurnas. O mesmo padrão de comportamento foi observado por Howard *et al.* (2002), onde as vespas de *A. pallens* não foram observadas fazendo o comportamento de *dragging*, mas sim liberando os compostos desta glândula no ar, o que chamou de “calling behaviour”.

Em relação à média dos caracteres medidos, três caracteres mostraram diferenças significantes entre a rainha e as operárias (Tabela 4). As distâncias de Mahalanobis indicaram que não existe diferença significativa entre rainha e operárias (Tabela 3), entretanto, através da comparação de grupos, rainha e operárias foram classificadas corretamente, sugerindo que com a progressão do ciclo colonial, as rainhas menores provavelmente são eliminadas durante o processo de oligoginia cíclica. Estes resultados divergem dos encontrados por Shima *et al.* (1994) e Noll (2000), onde entre rainhas e operárias diferenças morfométricas significantes foram observadas. Entretanto, fêmeas com ovários desenvolvidos, mas não inseminadas foi previamente encontrada nesta espécie, sugerindo que um tipo secundário de produção de intermediárias, onde estas poderiam surgir de rainhas e não de operárias (Pelegriani 1996 *apud* Noll 2000). Assim, uma análise mais cuidadosa do desenvolvimento ovariano e inseminação devem ser realizadas, pois problemas referentes ao número de rainhas podem provocar falhas nas interpretações estatísticas mais rigorosas (Hunt *et al.* 1996).

GÊNERO *Agelaia* Ducke

Agelaia anteriormente chamado de *Stelopolybia* está distribuído do México a Argentina, com 15 espécies encontradas no Brasil (Hermes & Köhler 2004) sendo o terceiro maior gênero dentro de Epiponini, com 31 espécies descritas (Moretti *et al.* 2008). Algumas espécies podem alcançar colônias extremamente grandes, como *A. vicina*, que tem a maior colônia entre as vespas e abelhas, com populações estimadas de mais de um milhão de indivíduos (Zucchi *et al.* 1995; Hunt *et al.* 2001).

Este gênero está entre os dois gêneros da tribo Epiponini que também forrageiam carne de animais mortos. Segundo O'Donnell (1995) e Silveira *et al.* (2005), *Agelaia testacea*, *A. hamiltoni*, *A. multipicta*, *A. panamensis*, *A. areata*, *A. yepocapa*, *A. angulata*, *A. pallipes*, *A. fulvofasciata* e *A. cajannensis* foram observadas praticando necrofagia em uma ampla variedade e vários tamanhos de carcaças. Operárias de *Agelaia* possuem uma modificação na estrutura de suas mandíbulas, provavelmente associado à necrofagia (O'Donnell 1995).

Possuem uma grande diversidade de ninhos (Jeanne 1975; Wenzel 1998), muitos são construídos sem envelope, dentro de cavidade de troncos de árvores, embora algumas espécies como *A. timida* e *A. baezae* construam um envelope verdadeiro (Cooper 2000).

Agelaia pallipes Olivier, 1791

Possui coloração amarelo-amarronzado com marcas pretas sobre a cabeça e tórax, enquanto o primeiro e segundo tergitos possuem coloração mais marrom e do terceiro ao sexto tergito mais preto (Richards 1978).

Esta espécie é encontrada desde a Costa Rica até a Argentina. No Brasil ocorre nos Estados do AM, CE, GO, MA, MG, MT, PA, PR, RJ e SP (Richards 1978).

O enxame estudado de *A. pallipes* estava em processo de migração, estando a população agrupada em folhas de um arbusto no Campus da UNEMAT, a qual está localizada no município de Nova Xavantina/MT.

RESULTADOS

Número de indivíduos, desenvolvimento ovariano e inseminação

O enxame de *Agelaia pallipes* analisado continha 3281 indivíduos. Este enxame apresentou dois tipos de desenvolvimento ovariano, os tipos A e C (Figura 12). Sendo constatada apenas inseminação nas fêmeas com tipo C de desenvolvimento ovariano, estas foram denominadas por rainhas (Tabela 6). Portanto, fêmeas com tipo A de desenvolvimento ovariano foram denominadas por operárias (Tabela 6), por não estarem inseminadas.

Tabela 6 – Quantidade de indivíduos encontrados no enxame de *Agelaia pallipes* analisado.

Enxame	<i>Agelaia pallipes</i>
Indivíduos	
Rainhas	14
Operárias	3267
Intermediária	0
Macho	0
Total	3281

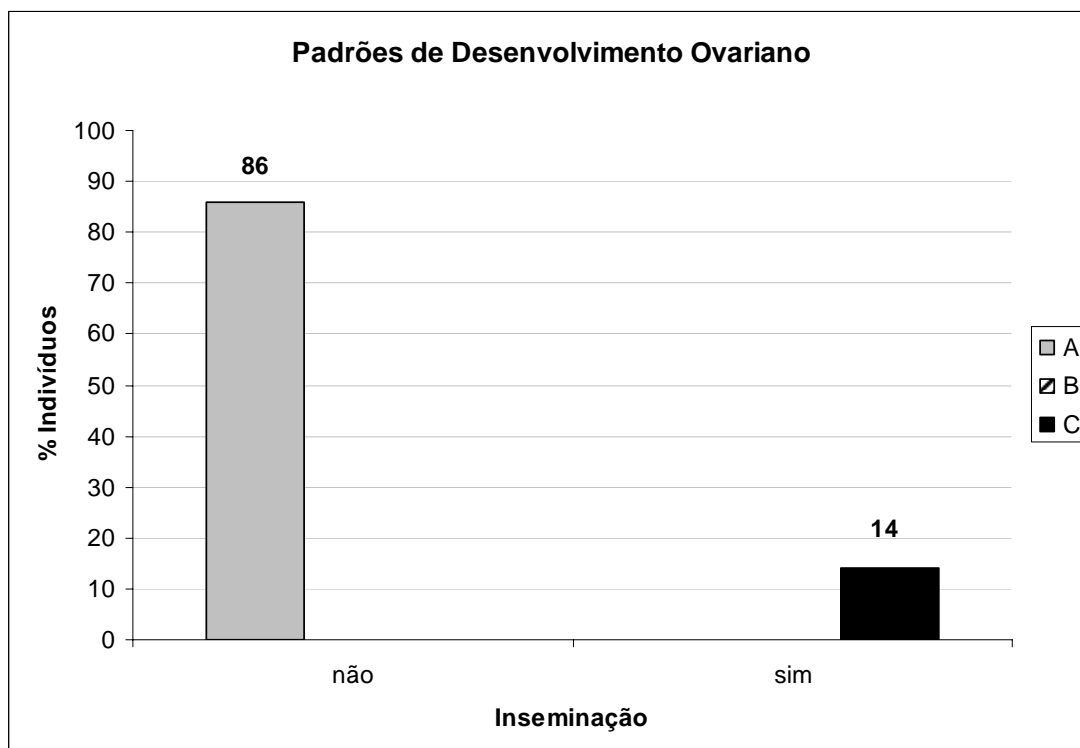


Figura 12 – Porcentagem de fêmeas encontradas no enxame de *Agelaia pallipes* de acordo com o padrão de desenvolvimento ovariano e a inseminação. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Idade Relativa

De acordo com a pigmentação do apódema transversal do 5º esternito gastral, foi observado que todas as operárias analisadas eram indivíduos jovens e que todas as rainhas eram indivíduos relativamente velhos (Figura 13).

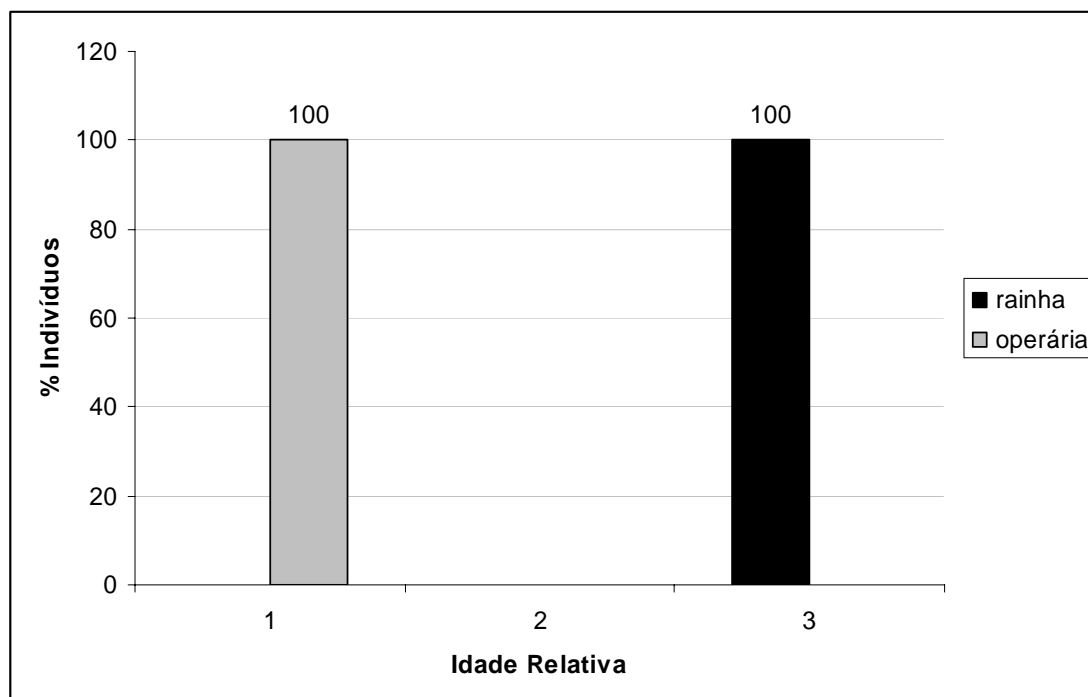


Figura 13 – Frequência de rainhas e operárias de acordo com a pigmentação do apódema transversal do 5º esternito gastral observadas no exame de *Agelais pallipes*. Todos os valores estão em porcentagem (%). 1- jovem; 2- idade intermediária; 3-velho.

Quantidade Relativa de Tecido Adiposo

No exame de *A. pallipes*, todas as quantidades de tecido adiposo foram observadas, tanto para rainhas quanto para operárias. A maioria das rainhas apresentou pouca quantidade de tecido adiposo (78,6%), entretanto entre as operárias, a maioria apresentou média quantidade de tecido adiposo (37,2%) (Figura 14).

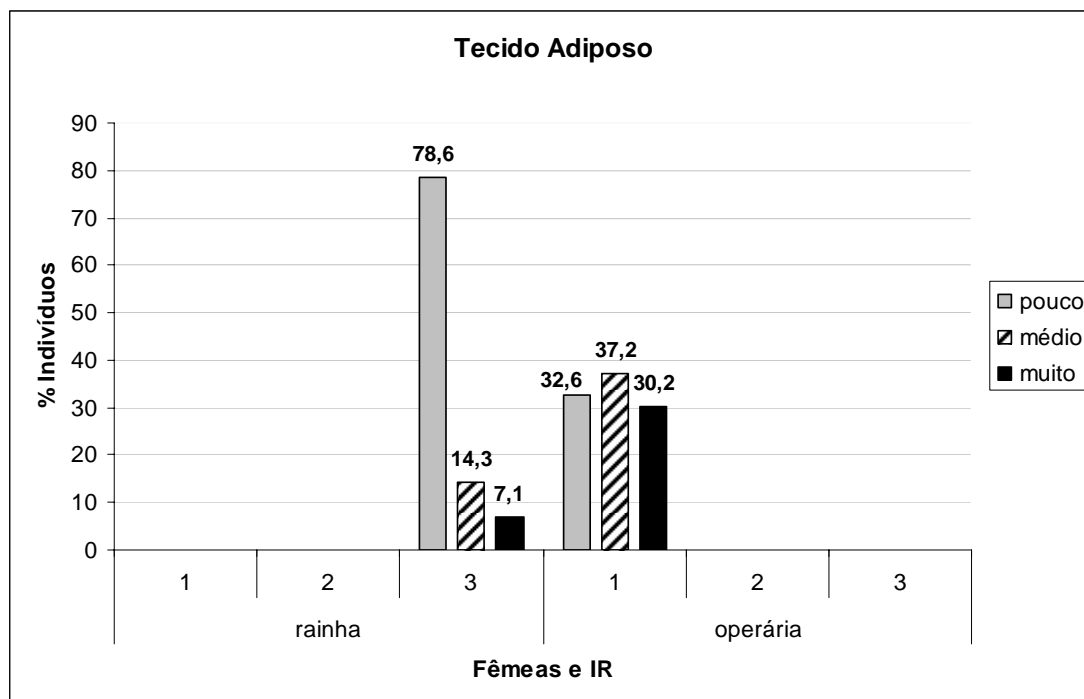


Figura 14 – Quantidade relativa de tecido adiposo encontrado no enxame de *Agelais pallipes* em relação à idade relativa de rainhas e operárias. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Glândula de Dufour

Três tamanhos relativos de glândula de Dufour foram encontrados no enxame de *A. pallipes* e relacionados com a idade relativa das fêmeas (Figura 15). A maioria das rainhas (57,1%) apresentou tamanho 3 de glândula de Dufour, onde 42,9 % apresentou tamanho 4 de glândula de Dufour (Figura 15). Entre as operárias, a maioria (45,4%) foi observada tendo tamanho relativo 4 de glândula de Dufour e os tamanhos relativos 2 e 3 foram observados, respectivamente, em 30,2% e 24,4% das operárias (Figura 15).

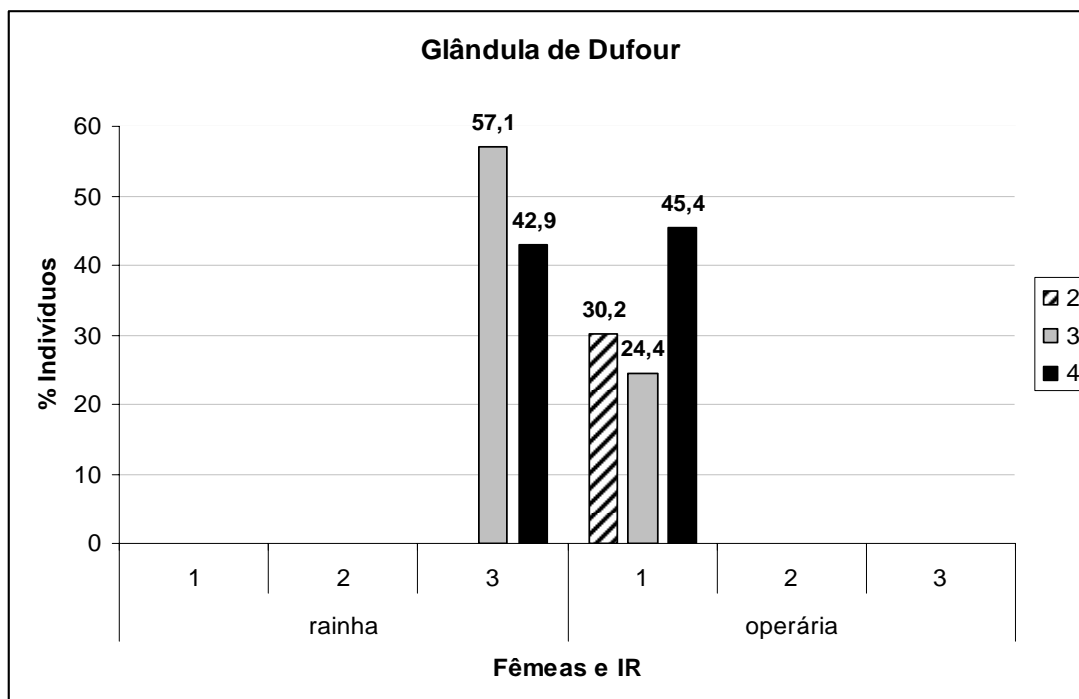


Figura 15 – Tamanho relativo da glândula de Dufour encontrada entre rainhas e operárias do enxame de *Agelaia pallipes* em relação à idade relativa. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Análise Morfométrica

Em relação às médias dos caracteres medidos entre rainhas e operárias, todos os caracteres evidenciaram diferença significativa, exceto na largura máxima da cabeça (HW) (Tabela 7). Todos os caracteres, exceto HW foram maiores em rainhas do que em operárias (Tabela 7).

A comparação dos grupos após a análise do discriminante mostrou que rainhas e operárias foram classificadas corretamente, indicando a baixa sobreposição em relação a morfometria (Tabela 8), como indicado na Figura 16.

Nove dos onze caracteres medidos foram incluídos no modelo de discriminação (Tabela 9). Largura do 6º esternito gastral (EST6H), largura máxima da cabeça (HW),

largura do mesoscuto (MSW), altura do 5º esternito gastral (EST5V) e comprimento do 1º terço gastral (T1L) apresentaram valores de p significantes. Os valores encontrados para Lambda (em torno de 0,08; Tabela 9) mostram a grande discriminação entre as castas.

As distâncias de Mahalanobis (Tabela 10) calculadas entre rainhas e operárias mostram que existe diferença significativa entre as castas.

Tabela 7 – Médias determinadas para rainhas e operárias para cada variável morfométrica analisada do enxame de *Agelaia pallipes*.

Média ± Desvio Padrão			
Caracteres	Rainhas (n= 14)	Operárias (n= 86)	Bonferroni R/O
HW	2,64±0,03	2,66±0,06	#
IDM	1,25±0,02	1,16±0,03	*
MSW	1,77±0,03	1,56±0,05	*
T1AH	0,80±0,05	0,62±0,09	*
T1L	2,35±0,09	2,13±0,10	*
T2BW	2,20±0,12	1,85±0,11	*
WL	4,94±0,09	4,65±0,17	*
EST5H	2,78±0,06	2,24±0,11	*
EST5V	1,16±0,02	0,98±0,04	*
EST6H	1,94±0,04	1,60±0,05	*
EST6V	1,48±0,03	1,35±0,06	*

* $p < 0,001$; ** $p < 0,02$; *** $p < 0,05$; # Sem significância ($p > 0,05$)

Tabela 8 – Classificação da matriz das fêmeas após análise da função discriminante no enxame de *Agelais pallipes*.

Classificação na matriz			
	% Correta	Rainha	Operária
Rainha	100	14	0
Operária	100	0	86
Total	100	14	86

Tabela 9 – Variáveis morfométricas discriminatórias entre rainhas e operárias do enxame de *Agelais pallipes*, reveladas pela análise da função discriminante. Os dados da análise são baseados em dados originais em mm.

Variável	λ de Wilks	F	p > F
EST6H	0,08	19,08	> 0,001
HW	0,11	62,52	> 0,001
MSW	0,07	7,26	0,01
EST5V	0,07	11,89	> 0,001
EST5H	0,07	3,02	0,09
WL	0,07	3,26	0,07
T1L	0,07	5,09	0,03
T1AH	0,07	2,51	0,12
EST6V	0,07	2,17	0,14

Tabela 10 – Distâncias de Mahalanobis encontradas para rainhas e operárias do enxame de *Agelais pallipes*.

Relações	D ²	F	P > F
Rainha-Operária	118,32	145,36	> 0,001

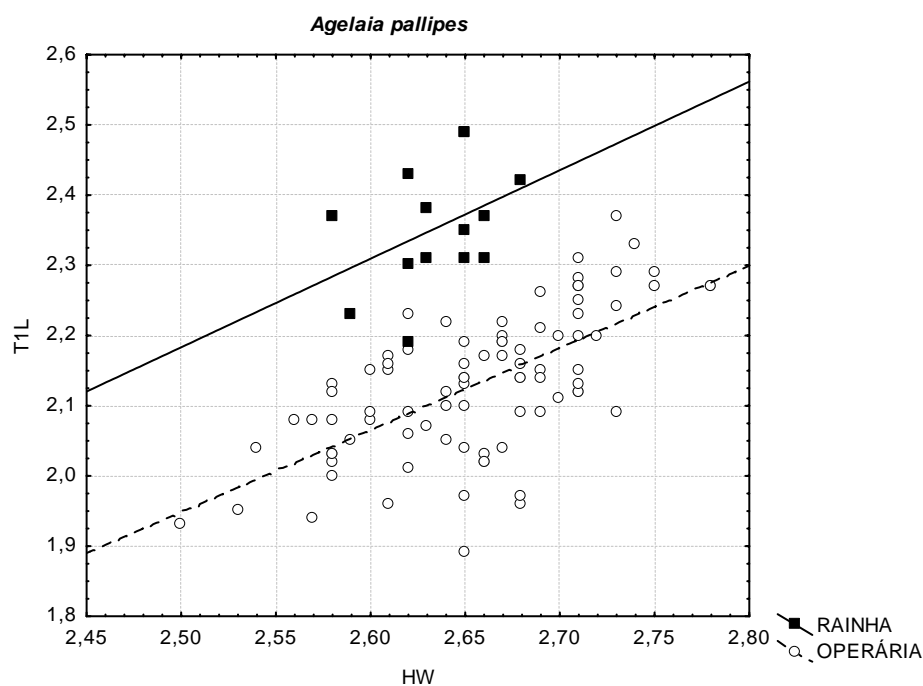


Figura 16 - Discriminação das castas do enxame de *Agelaia pallipes*, utilizando duas variáveis obtidas após a análise do discriminante. Quadrados = rainhas; Círculos = operárias.

Morfologia Externa

A Figura 17 mostra diferenças no padrão de coloração encontrada entre rainhas e operárias. Operárias apresentam coloração de um amarelo mais claro em relação às rainhas, onde a coloração amarela é mais opaca. No vértice, operárias apresentam faixas escuras e rainhas não. As faixas escuras são mais negras em operárias enquanto em rainhas são de coloração marrom escuro.

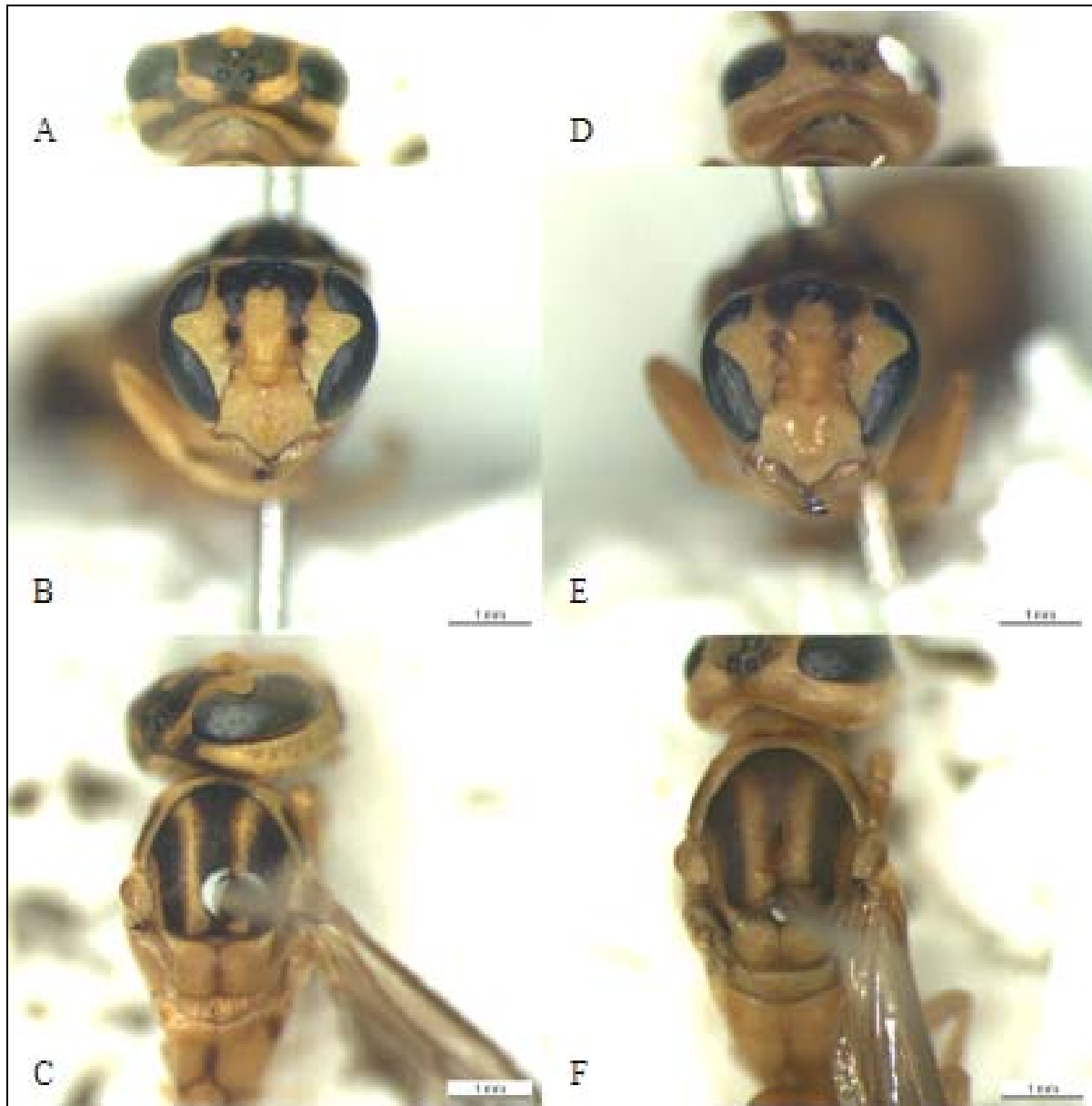


Figura 17. Coloração encontrada em rainhas e operárias do enxame de *Agelaia pallipes*.
A-C: Operárias; D-F: Rainhas.

DISCUSSÃO

O enxame de *A. pallipes* era composto por 3281 indivíduos, onde 3267 eram operárias e 14 eram rainhas (Tabela 6). O número de rainhas representou apenas 0,4% do total de indivíduos pertencentes a este enxame, não estando de acordo com as observações de Richards & Richards (1951) e Richards (1978), onde em um enxame o número de rainhas compreenderia 1-15% do total dos indivíduos, podendo, no entanto, estar de acordo com a afirmação de que ocorre muita variação dentro dos enxames de espécies pertencentes à tribo Epiponini (Richards & Richards 1951; Richards 1978).

Em relação a idade relativa das fêmeas, rainhas eram indivíduos relativamente velhos, enquanto operárias eram relativamente jovens (Figura 13).

Comparando-se os dados de idade relativa com o tamanho da glândula de Dufour encontrado nas fêmeas, é possível sugerir que rainhas, por serem indivíduos relativamente mais velhos, apresentaram tamanhos de glândula relativamente grandes (Figura 15), o que poderia ser explicado pelo fato de rainhas mais jovens possuírem glândulas de Dufour menores do que as em idade mais avançada (Abdalla & Cruz-Landim 2001) por estarem ativas e podem ter a função de marcação dos ovos como observado em rainhas de *Apis*, onde rainhas produzem feromônios de marcação dos ovos que previne os ovos serem comidos durante a inspeção pelas operárias (Ratnieks 1993, 1995; Katzav-Gozansky *et al.* 1997).

As operárias apresentaram tanto glândula de Dufour pequena como em tamanhos relativamente maiores, podendo sugerir que essa diferença de tamanho seja devido às diferentes tarefas realizadas pelas operárias de espécies sociais (Abdalla & Cruz-Landim 2001), onde as operárias mais jovens apresentaram secreções compostas por uma mistura

mais simples de substâncias, geralmente com um ou poucos tipos de hidrocarbonetos e que as mais velhas incrementaram com substâncias mais complexas com funções feromonais (Patricio 1995 *apud* Abdalla & Cruz-Landim 2001).

A quantidade de tecido adiposo armazenado de rainhas e operárias variaram de pouco a muito (Figura 14). Essa variação poderia ser devido às atividades desempenhadas pelos indivíduos, pois estudos com formigas, abelhas e vespas mostraram que indivíduos que realizam tarefas fora do ninho, como forrageamento e defesa contem menos estoques de tecido adiposo do que aqueles que realizam tarefas dentro do ninho (Mackay 1983; O'Donnell & Jeanne 1995; Blanchard *et al.* 2000; Toth & Robinson 2005).

Como anteriormente observado por Jeanne *et al.* (1983) e Smith *et al.* (2002), o gênero *Agelaia*, assim como os gêneros *Angiopolybia*, *Leipomeles*, *Nectarinella*, *Parachartergus* e *Chartergellus*, não possuem a glândula de Richards, entretanto, o comportamento de *dragging* foi observado. Jeanne (1975) descreveu a migração realizada por enxames de *Agelaia areata*, as quais provavelmente foram atacadas por formigas do gênero *Eciton*. Os enxames foram observados a certa distância, onde foi possível observar diferentes tipos de comportamento, como troca de alimento entre forrageadoras e operárias que permaneciam no agrupamento e também o comportamento de *dragging* nas folhas da vegetação mais afastadas do enxame atraídas por objetos mais proeminente no ambiente (Jeanne 1975). O comportamento de *dragging* foi realizado por operárias, possivelmente para depositar a substância produzida por alguma glândula, pois como observado por Jeanne (1975), o 5º esternito ou o 6º esternito estavam em contato com o substrato, sendo que a frequência de *dragging* aumentava no final da tarde e concentrava-se em apenas uma direção. Segundo Naumann (1975), comportamento semelhante foi observado em *Polybia catillifex*, *P. oecodoma*, *Agelaia myrmecophila*, *Leipomeles dorsata* e *Angiopolybia pallens*.

Em relação às médias dos caracteres medidos, todos evidenciaram diferença significativa, exceto largura máxima da cabeça (HW) (Tabela 7). Os valores de Lambda de Wilks e a Distância de Mahalanobis indicaram que existe diferença significativa entre rainhas e operárias (Tabelas 9 e 10, respectivamente), podendo ser observado através da comparação entre os grupos (Tabela 8) onde rainhas e operárias foram classificadas corretamente, sugerindo que rainhas menores são eliminadas durante o processo de oligoginia cíclica (West-Eberhard 1978; Noll & Zucchi 2002). Esses resultados estão de acordo com o esperado para espécies de *Agelaia* baseados em prévios estudos (Jeanne & Fagen 1974; Richards 1978; Noll *et al.* 1997; Hunt *et al.* 2001).

As diferenças de coloração (Figura 17) encontradas entre rainhas e operárias de *A. pallipes* foram semelhantes às encontradas por Jeanne & Fagen (1974) para *Agelaia areata* (citado como *Stelopolybia areata*), onde rainhas possuem as marcas escuras de um tom de marrom escuro enquanto as operárias apresentam coloração mais negra e a coloração escura e clara é mais contrastante em operárias do que em rainhas (Figura 17). Assim, foi observado que existe a diferença tanto na morfometria quanto na coloração das fêmeas, como ocorre em *Chartergellus communis* (Mateus *et al.* 1999) e em espécies de *Agelaia* (Noll *et al.* 1997b) e diferente do que acontece com algumas espécies de *Polybia*, onde a diferenciação é vista através da forma e do tamanho (Noll *et al.* 1997c; Noll & Zucchi 2000). Rainhas e operárias diferem tanto na morfologia quanto na fisiologia (Noll & Zucchi 2002).

Diferenciação também pode ser vista através da diferenciação do desenvolvimento ovariano (Figura 12), onde os resultados encontrados estão de acordo aos encontrados anteriormente para *Agelaia pallipes* e *A. multipicta* (Noll *et al.* 1997b), *Apoica flavissima* (Shima *et al.* 1994) e *Protonectarina sylveirae* (Shima *et al.* 1996), onde apenas as rainhas

eram os indivíduos que estavam inseminados e possuíam grande desenvolvimento ovariano, diferentemente do encontrado entre as operárias e também nenhuma intermediária foi encontrada.

Portanto a alta diferenciação entre as castas e a ausência de intermediárias sugere que nesta espécie a diferenciação seja pré-imaginal, sendo documentado anteriormente em *Agelaiia flavipennis* (Evans & West-Ebehard 1970), *A. areata* (Jeanne & Fagen 1974), *A. vicina* (Sakagami *et al.* 1996; Baio *et al.* 1998), *A. pallipes* e *A. multipicta* (Noll *et al.* 1997a), *A. yepocapa* (Hunt *et al.* 2001), *Protonectarina sylveirae* (Shima *et al.* 1996b, 2003), *Polybia scutellaris* (Noll *et al.* 1997b), *Epipona guerini* (Hunt *et al.* 1996), *Apoica flavissima* (Shima *et al.* 1994), *Apoica pallens* (Jeanne *et al.* 1995) e *Polybia dimidiata* (Shima *et al.* 1996a).

GÊNERO *Chartergellus* Bequaert

Possuem ninhos arbóreos de múltiplos favos com envelope simples, geralmente camuflados com materiais encontrados próximo aos ninhos. Os favos podem ter um ou mais pedúnculos, as células voltadas para baixo, com saída geralmente circular e de posição inferior (Richards 1978; Wenzel 1998; Mateus *et al.* 1999).

Chartergellus communis Richards, 1978

Distribui-se desde o Mato Grosso até o Norte de São Paulo, sendo encontrados em vegetação de cerrado *stricto sensu* e cerradão (Richards 1978). Segundo Mateus *et al.* (1999), os ninhos coletados possuíam um envelope simples, resistentes e de coloração acinzentada com estrias mais escuras feitas de carvão vegetal e os favos eram construídos do mesmo material e de forma geralmente ovalada. De acordo com Mateus *et al.*, (1999) esta espécie mostrou grande plasticidade para locais de nidificação e foram coletados ninhos em troncos e galhos de árvores vivas, postes de cimento e de madeira, paredes de pedra e barranco.

Um ninho recém fundado, contendo apenas ovos foi coletado no município de Pedregulho-SP em parede de alvenaria (Figura 18).

RESULTADOS

Número de indivíduos, desenvolvimento ovariano e inseminação

O ninho recém fundado era composto por 168 indivíduos, sendo 24 rainhas e 144 operárias, não sendo encontradas nem intermediárias e nem machos (Tabela 11). Neste ninho foram encontrados indivíduos apenas com dois tipos de desenvolvimento ovariano, tipo A (85,7%) e tipo C (14,3%) (Figura 19). Uma vez que inseminação foi observada apenas

em fêmeas com tipo C de desenvolvimento ovariano, estas foram consideradas como sendo rainhas. E, as fêmeas não inseminadas consideradas como operárias.

Tabela 11 – Quantidade de indivíduos encontrados no enxame de *Chartergellus communis* analisado.

Enxame	<i>Chartergellus communis</i>
Indivíduos	
Rainha	24
Operária	144
Intermediária	0
Macho	0
Total	168

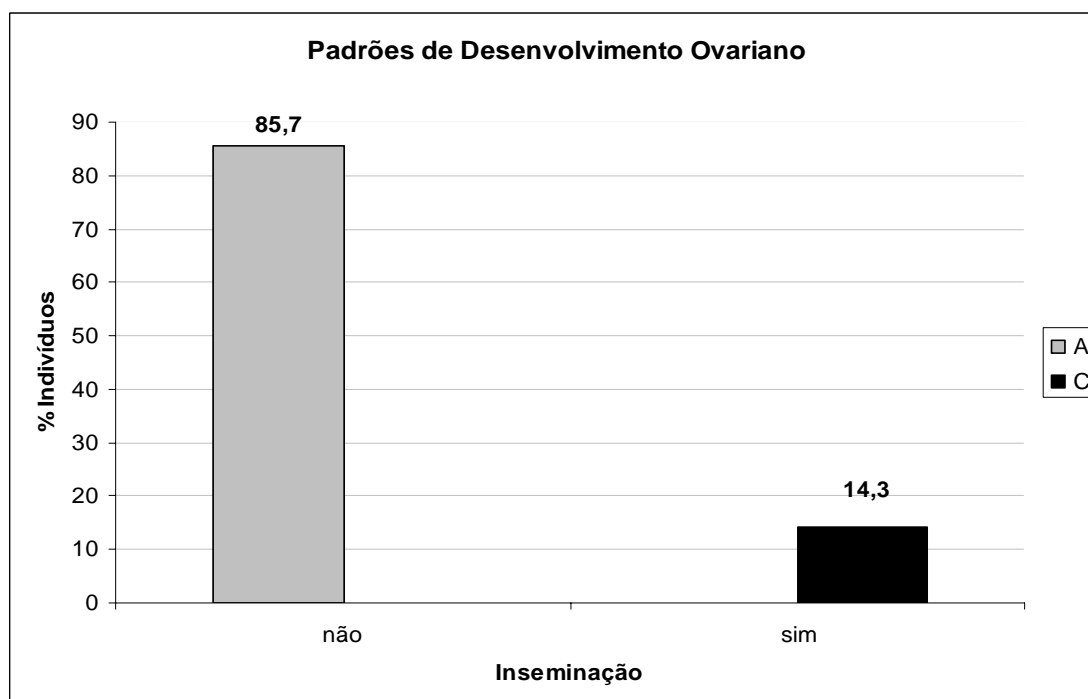


Figura 19 – Porcentagem de fêmeas encontradas no enxame de *Chartergellus communis* de acordo com o padrão de desenvolvimento ovariano e a inseminação. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Idade Relativa

De acordo com a pigmentação do apódema transversal do 5º esternito gastral das fêmeas do ninho recém fundado de *C. communis* todas as rainhas (100%) e a maioria das operárias (87,3%) eram indivíduos relativamente jovens (Tabela 20). Operárias também foram observadas em idade intermediária (Tabela 20).

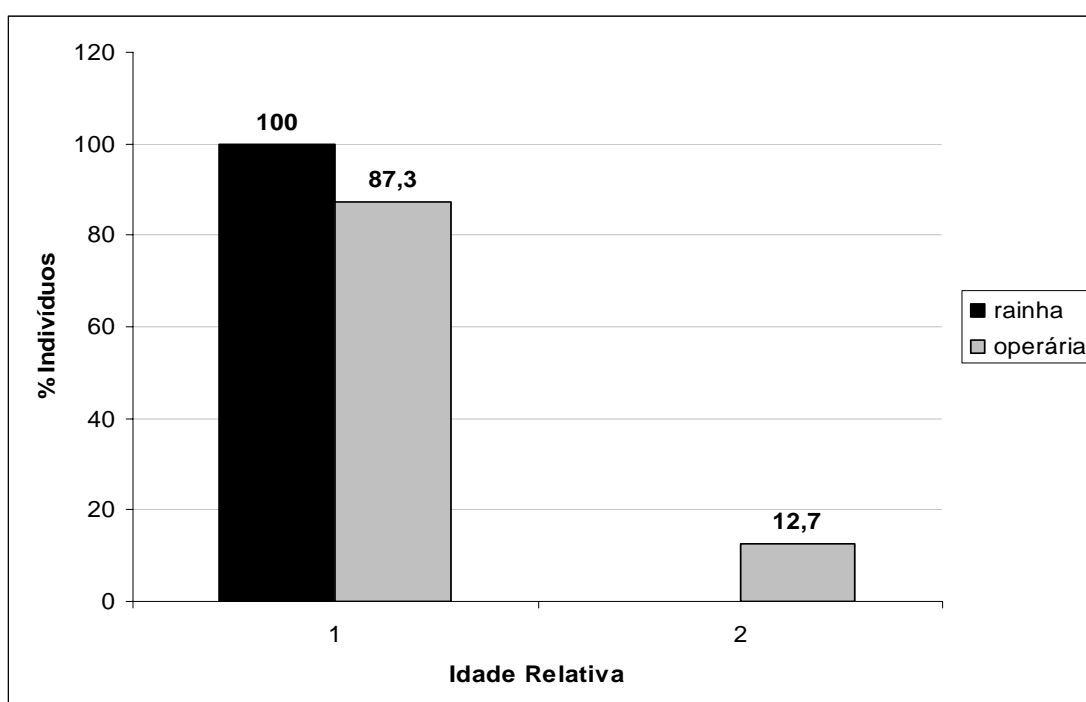


Figura 20 – Frequência de rainhas e operárias de acordo com a pigmentação do apódema transversal do 5º esternito gastral observados no enxame de *Chartergellus communis*. Todos os valores estão em porcentagem (%). 1- jovem; 2- idade intermediária; 3-velho.

Quantidade Relativa de Tecido Adiposo

Em relação à quantidade relativa de tecido adiposo encontrado em rainhas e operárias de *C. communis* foi possível identificar que todas as rainhas e a maioria das

operárias (57%) apresentaram pouca quantidade de tecido adiposo armazenado (Figura 21). Apenas entre as operárias foi observada maior quantidade (10%) de tecido adiposo armazenado (Figura 21).

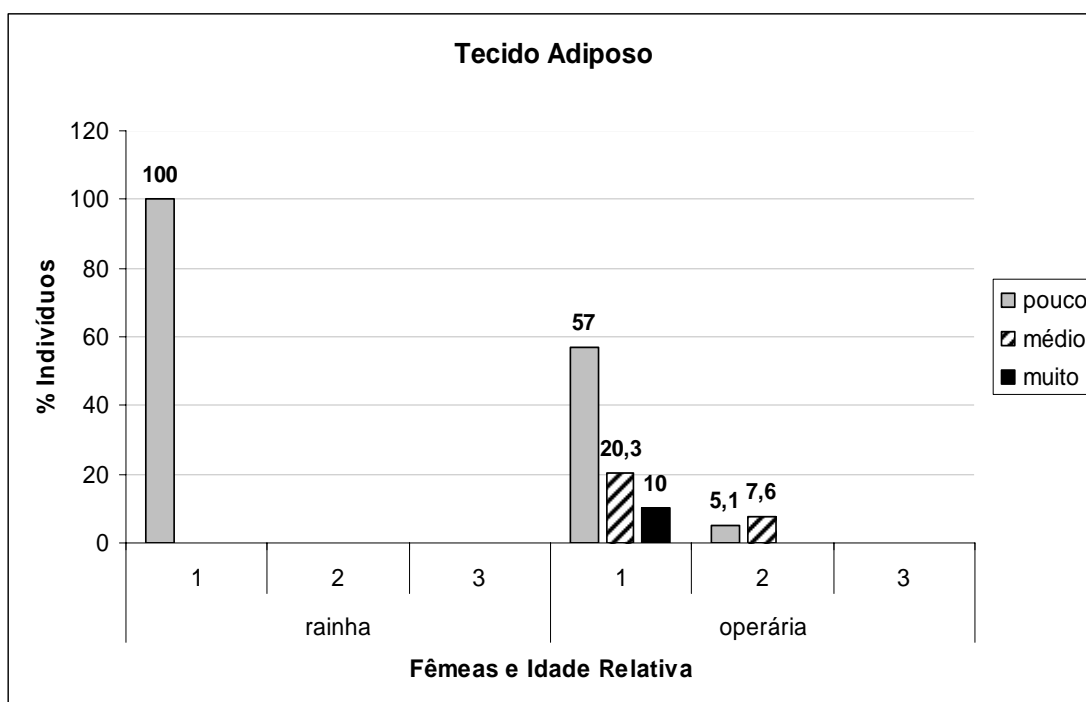


Figura 21 – Quantidade relativa de tecido adiposo de acordo com a idade relativa encontrado em rainhas e operárias no enxame de *Chartergellus communis*. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Glândula de Dufour

Dos padrões de tamanho relativo de glândula de Dufour padronizado, todos os padrões foram observados no enxame de *C. communis* e comparados com a idade relativa das fêmeas (Figura 22). Todas as rainhas apresentaram tamanho 1 de glândula de Dufour (Figura 22). Entre as operárias, a maioria tanto em idade jovem quanto em idade intermediária, apresentaram tamanho relativo 2 de glândula de Dufour (Figura 22).

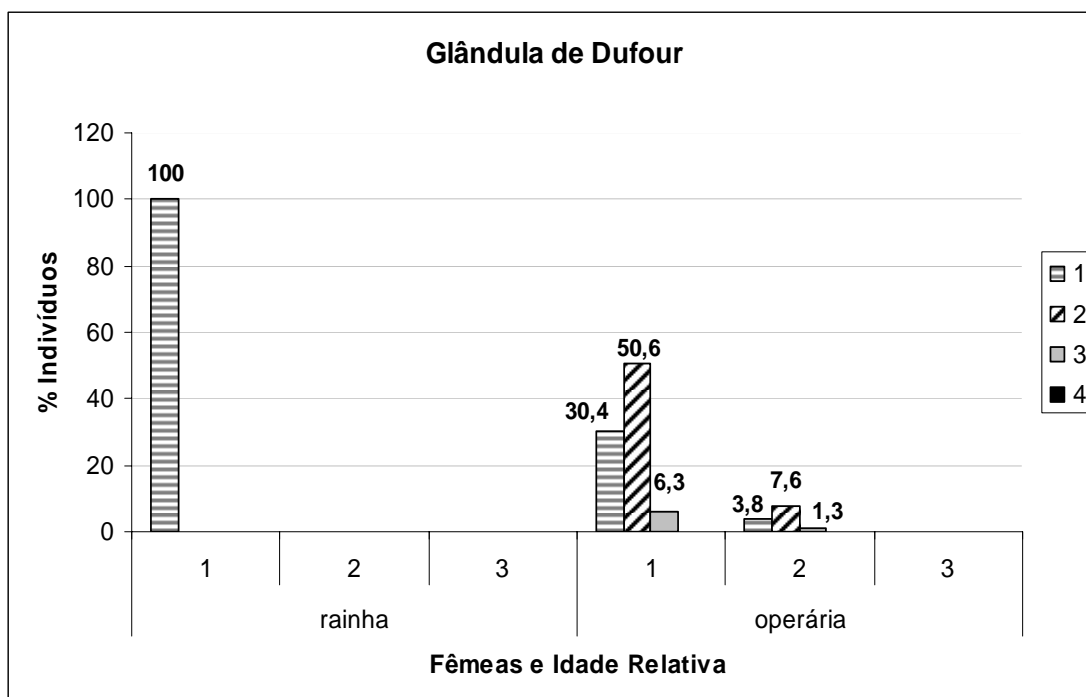


Figura 22 – Tamanho relativo da glândula de Dufour em relação a idade relativa encontrada em rainhas e operárias no enxame analisado de *Chartergellus communis*. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Análise Morfométrica

Entre as médias dos caracteres medidos (Tabela 12) apenas dois caracteres foram estatisticamente significantes entre rainhas e operárias. A altura do 5º esternito gastral (EST5V) e a altura do 6º esternito gastral (EST6V) foram maiores em rainhas do que operárias.

Após a análise do discriminante, a comparação entre os grupos mostrou que rainhas e operárias foram parcialmente classificadas corretamente (Tabela 13) indicando que as castas são morfologicamente mal separadas, mostrando uma sobreposição entre elas (Figura 23).

Dos caracteres medidos, seis foram incluídos no modelo da análise do discriminante (Tabela 14). Altura do 6º esternito gastral (EST6V), largura do 5º esternito gastral (EST5H), altura do 5º esternito gastral (EST5V) e comprimento da asa (WL) apresentaram valores de p significantes. Os valores encontrados para Lambda de Wilks (em torno de 0,7; Tabela 14) indicam a baixa discriminação entre as castas quando associadas no modelo (Figura 23). A distância de Mahalanobis (Tabela 15) entre rainhas e operárias foi estatisticamente significativa, indicando que existe diferença entre as castas.

Tabela 12– Médias determinadas para rainhas e operárias para cada variável morfométrica analisada do enxame de *Chartergellus communis*.

Média ± Desvio Padrão			
Caracteres	Rainhas (N= 24)	Operárias (N= 76)	Bonferroni R/O
HW	3,05 ± 0,02	3,03 ± 0,07	#
IDM	1,42 ± 0,04	1,40 ± 0,05	#
MSW	2,37 ± 0,05	2,38 ± 0,09	#
T1AH	1,32 ± 0,15	1,37 ± 0,19	#
T1L	2,27 ± 0,09	2,24 ± 0,12	#
T2BW	3,25 ± 0,10	3,21 ± 0,14	#
WL	4,25 ± 0,08	4,24 ± 0,14	#
EST5H	3,17 ± 0,08	3,22 ± 0,12	#
EST5V	1,10 ± 0,04	1,07 ± 0,05	**
EST6H	2,53 ± 0,10	2,50 ± 0,10	#
EST6V	1,62 ± 0,06	1,56 ± 0,07	*

* $p < 0,001$; ** $p < 0,02$; *** $p < 0,05$; # Sem significância ($p > 0,05$)

Tabela 13 – Classificação da matriz das fêmeas após análise da função discriminante no enxame de *Chartergellus communis*.

Classificação na matriz			
	% Correta	Rainha	Operária
Rainha	57,1	12	9
Operária	94,9	4	75
Total	87	16	84

Tabela 14– Variáveis morfométricas discriminatórias entre rainhas e operárias do enxame de *Chartergellus communis*, reveladas pela análise da função discriminante. Os dados da análise são baseados em dados originais em mm.

Variável	λ de Wilks	F	p > F
EST6V	0,71	7,31	0,01
EST5H	0,75	13,16	> 0,001
EST5V	0,72	8,72	> 0,001
WL	0,69	5,76	0,02
EST6H	0,68	3,33	0,07
IDM	0,67	2,52	0,12

Tabela 15 – Distâncias de Mahalanobis encontradas para rainhas e operárias do enxame de *Chartergellus communis*.

Relações	D ²	F	P > F
Rainha-Operária	3,13	8,21	> 0,001

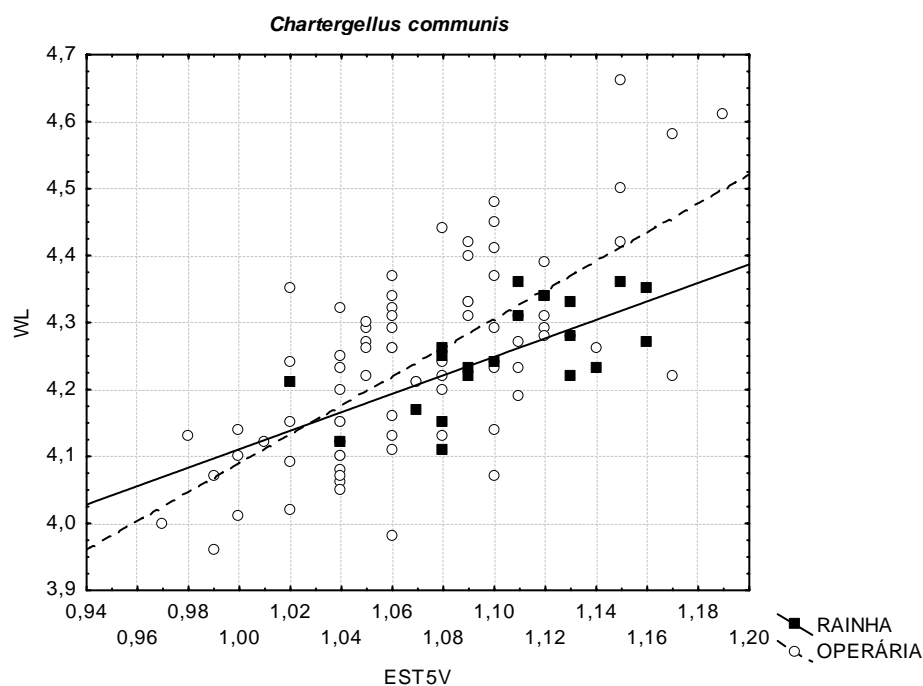


Figura 23- Discriminação entre as castas do enxame de *Chartergellus communis*, utilizando duas variáveis obtidas após a análise do discriminante. Quadrados = rainhas; Círculos = operárias.

Morfologia externa

Observando as partes corporais externas das fêmeas de *C. communis* podemos visualizar que ocorre diferença de coloração presentes na gena e no metasoma entre rainhas e operárias. Portanto, a Figura 24 mostra que em rainhas a coloração destas faixas é de um amarelo mais opaco enquanto nas operárias as faixas possuem coloração amarelo mais vivo.

DISCUSSÃO

O enxame de *C. communis* era composto por 168 indivíduos (Tabela 11). Nenhum macho e nenhum intermediária acompanharam o enxame, concordando com os dados

encontrados em Mateus *et al.* (1999) para colônias recém-fundadas da mesma espécie. Em relação ao padrão de desenvolvimento ovariano (Figura 19), praticamente os mesmos padrões ovarianos encontrados para o ninho em fase de pré emergência observado por Mateus *et al.* (1999) foram encontrados neste enxame, exceto o que eles chamaram de tipo 3 de desenvolvimento ovariano. Os tipos 1 e 2 referidos em Mateus *et al.* (1999) foram agrupados e denominados como tipo A de desenvolvimento ovariano. Agrupando e comparando as porcentagens de indivíduos encontrados com estes tipos de desenvolvimento ovariano [tipo 1 e 2 – Mateus *et al.*(1999)], poderemos ver que praticamente a mesma quantidade foi encontrada [85,7% (Tabela 11); 91% (Table 1 -Mateus *et al.* 1999)]. Em relação às fêmeas inseminadas, 24 foram encontradas e denominadas como rainhas, representando 14,3% das fêmeas pertencentes ao enxame. Entretanto, Mateus *et al.* (1999) encontraram apenas 8 rainhas no ninho em fase de pré emergência, o que representou 3 % das fêmeas observadas. Estes resultados estão de acordo com os observados por Richards & Richards (1951) e Richards (1978), que observaram que em um enxame, o número de rainhas representaria de 1-15% dos indivíduos pertencentes ao enxame.

Observando a idade relativa das fêmeas pode-se observar que era composto, na maioria por indivíduos jovens, exceto por algumas operárias apresentarem idade intermediária (Figura 20).

Dados sobre idade relativa foram comparados com as quantidades de tecido adiposo armazenado e com o tamanho da glândula de Dufour nas fêmeas analisadas. Assim, rainhas apresentaram pouca e média quantidade de tecido adiposo e possuíam tamanho de glândula de Dufour relativamente pequeno (Figuras 21 e 22, respectivamente), como em *Apis mellifera*, onde rainhas recém-emergidas apresentaram glândulas menores, utilizam as secreções para prevenir seus ovos de serem devorados pelas operárias e as reservas de tecido

estariam sendo utilizadas para a produção de ovos (Abdalla & Cruz-Landim 2001) e na possibilidade de fabricação dos hidrocarbonetos presentes na cutícula desses insetos, pois quase os mesmos hidrocarbonetos presentes na cutícula são encontrados nas secreções da glândula de Dufour em *Polistes dominulus* (Dani *et al.* 1994 *apud* Dani *et al.* 1996), podendo variar entre os indivíduos de uma mesma espécie de colônias diferentes provavelmente servindo como reconhecimento de companheiras de ninho (Tëngo *et al.* 1991 *apud* Dani *et al.* 1996; Oldham *et al.* 1994 *apud* Dani *et al.* 1996).

Assim, as variações encontradas em relação à quantidade de tecido adiposo armazenado pelas operárias (Figura 21) estariam relacionadas às diferentes tarefas que cada operária desempenharia dentro da colônia, pois segundo Mackay (1983), O'Donnell & Jeanne (1995), Blanchard *et al.* (2000) e Toth & Robinson (2005), indivíduos de vespas, abelhas e formigas que realizam tarefas fora do ninho, como forrageamento e defesa continham menos estoques de tecido adiposo do que aqueles que realizam tarefas dentro do ninho.

As fêmeas de *C. communis* não tem a glândula de Richards localizada no 5º esternito gastral, assim como observado nos gêneros *Angiopolybia*, *Leipomeles*, *Chartergellus*, *Parachartergus* e *Nectarinella* (Jeanne *et al.* 1983; Smith *et al.* 2002), mas operárias foram observadas realizando o comportamento de *dragging* em vários substratos (Smith *et al.* 2002).

Mateus *et al.* (2007) observaram o processo de enxameio em três colônias de *Chartergellus communis*, onde em todas as colônias, foram observadas fêmeas escoteiras realizando o comportamento de *dragging* em locais próximos ao ninho original e que as outras fêmeas pertencentes ao enxame, foram guiados ao novo local do ninho através desse provável caminho químico feito pelas escoteiras. Mateus (2005), estudando o processo de enxameio de seis colônias de *Parachartergus fraternus* observou que as escoteiras também realizavam o comportamento de *dragging* em diversos substratos fazendo assim uma provável trilha química,

e diferente de outras espécies já estudadas, as escoteiras de *P. fraternus* marcavam o local de novo ninho aspergindo veneno no substrato. Em *Apoica pallens*, os indivíduos flexionavam o abdômen dorsalmente expondo a base do quinto e sexto esternito, provavelmente liberando alguma substância desta glândula fazendo com que os indivíduos da população migrassem formando pequenos agrupamentos temporários (Howard *et al.* 2002).

De acordo com Mateus *et al.* (2007), o comportamento de pré-enxameio foi observado em três colônias de *C. communis*, o qual variou de 5 a 96 horas, não sendo observado o comportamento de agrupamento temporário durante este pré-enxameio como visto por Jeanne (1975) para colônias de *Stelopolybia areata* (= *Agelaia areata*).

Após a análise estatística foi possível determinar que as diferenças morfométricas entre as castas de *C. communis* são baixas, como anteriormente observado em *Pseudopolybia vespiceps* (Shima *et al.* 1998) e *Chartergellus communis* (Mateus *et al.* 1999). Diferenças na coloração entre rainhas e operárias (Figura 24) foram as mesmas encontradas por Mateus *et al.* (1999), mostrando que apresenta diferenças principalmente na forma e na coloração entre as castas, diferentemente do que ocorre em algumas espécies de *Polybia* (Noll *et al.* 1997c; Noll & Zucchi 2000), onde a diferenciação ocorre em relação ao tamanho e a forma.

A baixa diferenciação entre as castas nesta espécie sugere que a diferenciação seja pós-imaginal, como anteriormente visto em colônias *Parachartergus smithii* (Mateus *et al.* 1997) *P. fraternus* (Mateus *et al.* 2004), *Pseudopolybia difficilis* (Jeanne 1996b) *P. vespiceps* (Shima *et al.* 1998), *Chartergellus communis* (Mateus *et al.* 1999), *Brachygastra lecheguana* (Shima *et al.* 2000), *Synoeca cyanea* (Noda *et al.* 2003), *Metapolybia docilis* (Baio *et al.* 2003), *Protopolybia pumila* (Naumann 1970), *P. exigua exigua* (Noll *et al.* 1996), *P. chartergoides* (Nascimento 2003; Felippotti *et al.* 2007) e *Angiopolybia pallens* (Gelin *et al.* 2008). Outros gêneros que seguem o mesmo padrão podem ser encontrados em Noll *et al.* (2004).

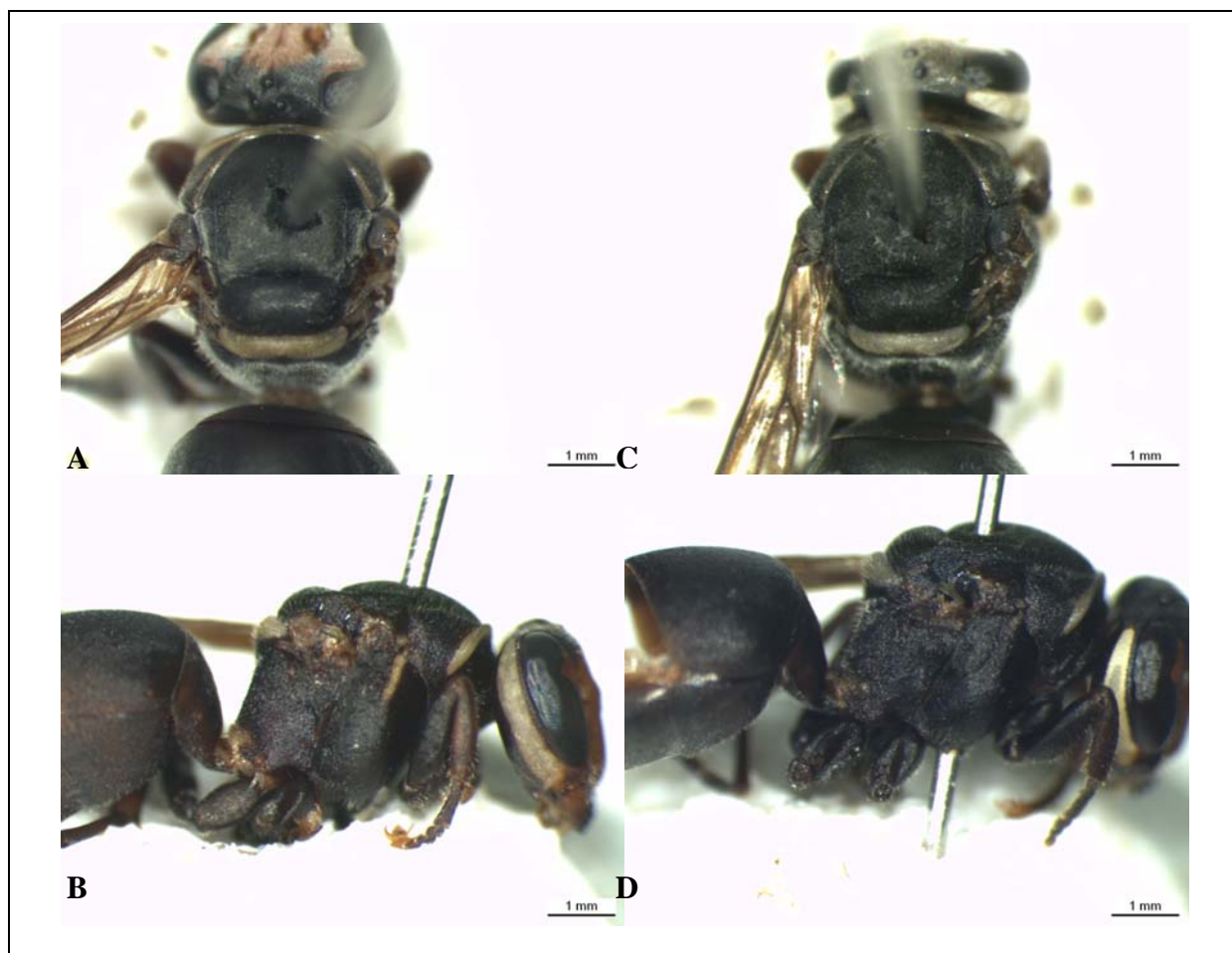


Figura 24. A-B: rainha, metanoto e gena com amarelo opaco; C-D: operária, metanoto e gena com amarelo mais evidente.



Figura 18. Ninho de *C. communis* construído em parede de pedra. Foto: Sidnei Mateus.

GÊNERO *Leipomeles* Möebius

Richards (1978) descreve o ninho de *Leipomeles* como sendo bem característico, onde o ninho possui um envelope que cobre a parte inferior da folha e que não se projeta muito, possuindo uma entrada próxima ao topo da folha. Os indivíduos constroem normalmente em torno de doze pequenos favos, possuindo cada um seu próprio pedúnculo. Algumas vezes os favos são fundidos formando um favo maior. O envelope do ninho é normalmente esverdeado, aparentemente devido ao musgo usado na construção e dependendo da espécie, uma substância pegajosa provavelmente de origem vegetal é colocada sobre o pedúnculo de apoio na folha (Richards 1978, S. Mateus inf. pessoal).

Carpenter (2004) sinonimizou *Leipomeles* e *Marimbonda*, por ambos dividirem numerosos caracteres morfológicos e por causa de favos astelocitários ocorrerem também em *Leipomeles*, o que era a principal justificativa que separava *Leipomeles* de *Marimbonda*.

Leipomeles dorsata Fabricius, 1804

De acordo com Richards (1978), *Leipomeles dorsata* é encontrada no Equador, Panamá, Guiana, Suriname, Guiana Francesa, Brasil (AM, AP, BA, ES, MT e PA), Peru e Bolívia.

As vespas são tímidas e facilmente perturbadas, mas não são agressivas (Richards 1978). Possui envelope esverdeado liso, macio e resistente, mas flexível e firmemente atado as folhas pelas laterais por meio de margens brancas (Richards 1978).

O ninho recém fundado estava localizado em uma folha de *Citrus* sp (Figura 25).

RESULTADOS

Número de indivíduos, Desenvolvimento Ovariano e Inseminação

No enxame analisado, três tipos de desenvolvimento ovariano foram encontrados. A Figura 26 mostra a porcentagem de fêmeas encontradas de acordo com os tipos de desenvolvimento ovariano. Deste modo, fêmeas inseminadas foram observadas tendo apenas o tipo C de desenvolvimento ovariano e, portanto denominadas por rainhas. Entretanto, também foram observadas fêmeas com tipo C de desenvolvimento ovariano que não estavam inseminadas, sendo caracterizadas como rainhas por apresentarem além do tipo de desenvolvimento ovariano semelhante às rainhas também a coloração externa (Figura 31). Fêmeas observadas com tipo A (83,1%) e B (7,2%) de desenvolvimento ovariano foram caracterizadas como operárias e intermediárias (Tabela 16; Figura 26). Neste enxame, foram encontradas 19 rainhas, 172 operárias e 16 intermediárias, totalizando 207 indivíduos (Tabela 16). Nenhum macho foi encontrado.

Tabela 16 – Quantidade de indivíduos encontrados no enxame de *Leipomeles dorsata* analisado.

Enxame	<i>Leipomeles dorsata</i>
Indivíduos	
Rainha	19
Operária	172
Intermediária	16
Macho	0
Total	207

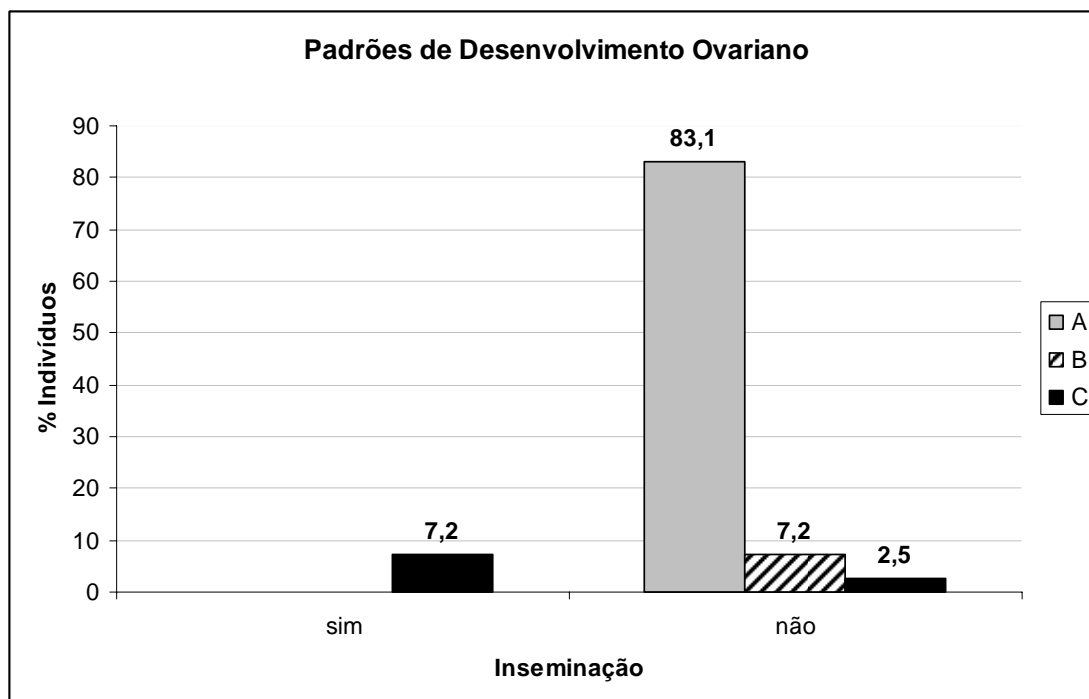


Figura 26 – Porcentagem de fêmeas encontradas no enxame de *Leipomeles dorsata* de acordo com o desenvolvimento ovariano e a inseminação. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Idade Relativa

Das fêmeas analisadas, todas as rainhas (100%) e apenas 4,6% das operárias eram indivíduos relativamente velhos (Figura 27). Operárias foram encontradas com os três padrões de idade relativa, sendo a maioria observada em idade relativamente mais jovem (Figura 27). Intermediárias foram observadas em idade relativamente jovem e em idade intermediária (Figura 27).

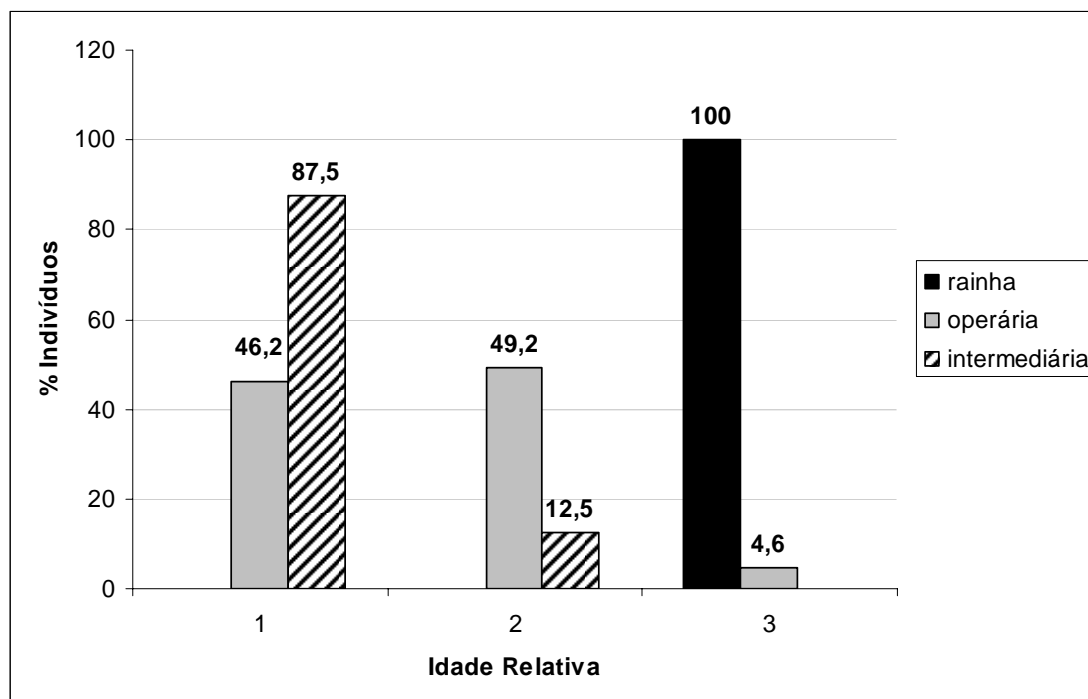


Figura 27 – Frequência de rainhas, operárias e intermediárias de acordo com a pigmentação do apódema transversal do 5º esternito gastral observado no enxame de *Leipomeles dorsata*. Todos os valores estão em porcentagem (%). 1- jovem; 2- idade intermediária; 3-velho.

Quantidade Relativa de Tecido Adiposo

Em relação à quantidade relativa de tecido adiposo (Figura 28), todas as rainhas (100%) em idade relativamente avançada apresentaram pouca quantidade de tecido adiposo armazenado. Operárias foram observadas com todas as quantias de tecido adiposo, exceto operárias relativamente mais velhas, as quais não foram observadas tendo média quantidade de tecido adiposo (Figura 28). Entre as intermediárias, a maioria (64,3%) apresentou muita quantidade de tecido adiposo armazenado (Figura 28).

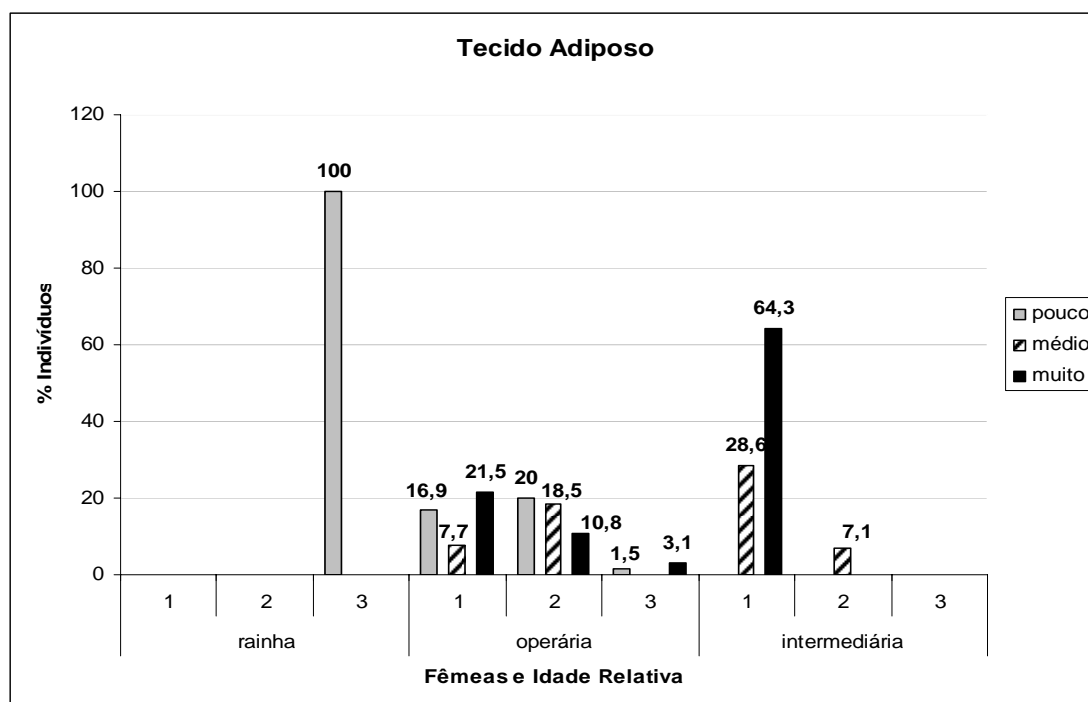


Figura 28 – Quantidade relativa de tecido adiposo encontrado no enxame de *Leipomeles dorsata* em relação á idade relativa de rainhas, operárias e intermediárias. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Glândula de Dufour

De acordo com o padrão de tamanho relativo de Glândula de Dufour utilizado (de 1 a 4), podemos observar na Figura 29 que apenas três padrões foram encontrados em *Leipomeles dorsata*. Entre as rainhas, apenas dois tamanhos de glândula de Dufour foram encontrados, sendo que 31,6 % apresentou tamanho relativo 2 e 68,4% apresentou tamanho relativo 3. As operárias e intermediárias apresentaram os três tamanhos relativos encontrados em *L. dorsata*. A maioria das operárias (60%) apresentou tamanho 3 de glândula de Dufour, enquanto a maioria das intermediárias (56,3%) apresentou tamanho 2 de glandula de Dufour (Figura 29).

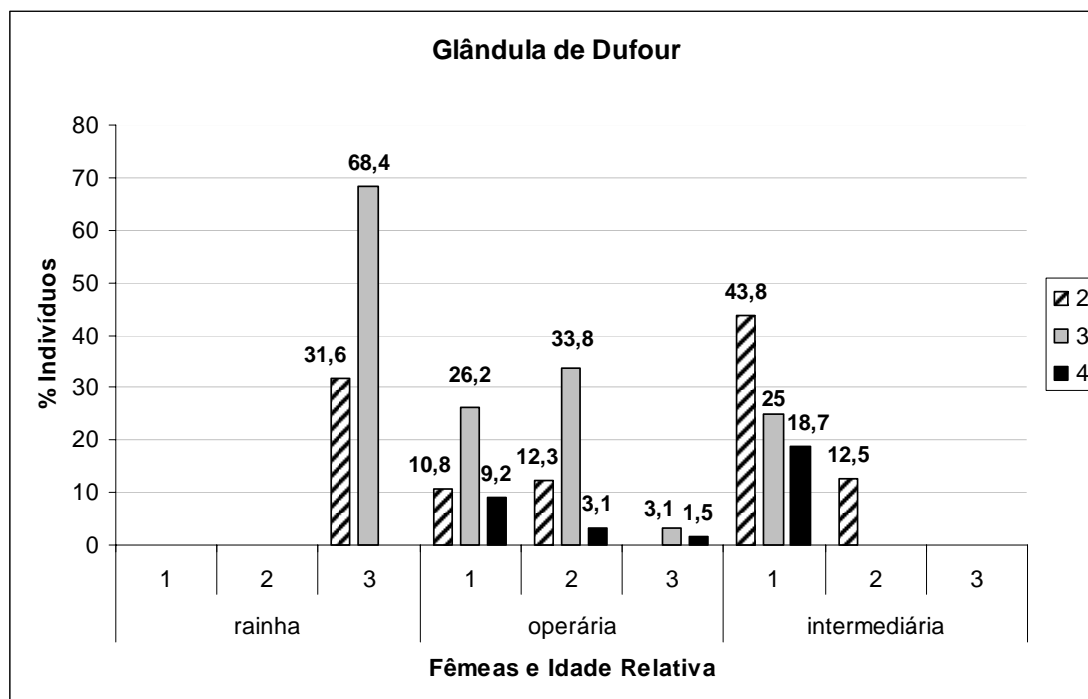


Figura 29 – Tamanho relativo da glândula de Dufour em relação à idade relativa encontrada no enxame de *Leipomeles dorsata*. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Análise Morfométrica

Distâncias de Mahalanobis foram calculadas entre rainhas, operárias e intermediárias (Tabela 17). Nenhuma diferença significativa foi observada entre operárias e intermediárias, entretanto, operárias e intermediárias diferiram grandemente de rainhas. Assim, operárias e intermediárias foram tratadas estatisticamente como operárias.

Entre as relações das médias dos caracteres estudados, dois caracteres evidenciaram diferença significativa entre rainhas e operárias (Tabela 18). Largura do 5º esternito gastral (EST5H) e altura do do 5º esternito gastral (EST5V) foram maiores em rainhas do que em operárias (Tabela 18).

A comparação dos grupos (Tabela 19) após a análise do discriminante mostrou que rainhas e operárias foram parcialmente classificadas corretamente, indicando a alta sobreposição entre os grupos em relação à morfometria.

Quatro dos onze caracteres medidos foram incluídos no modelo da análise do discriminante (Tabela 20). Apenas largura do 5º esternito gastral (EST5H) e distância mínima interorbital (IDM) apresentaram valor de p significantes. Os valores encontrados para Lambda (em torno de 0,8; Tabela 20), mostram a pequena discriminação entre as castas quando associado as demais variáveis incluídas no modelo (Figura 30).

Tabela 17- Distâncias de Mahalanobis encontradas para rainhas, operárias e intermediárias do enxame de *Leipomeles dorsata*.

Relações	D ²	F	P > F
Rainha-Operária	1,64	7,86	> 0,001
Rainha-Intermediária	3,35	9,51	> 0,001
Intermediária-Operária	0,36	1,45	0,23

Tabela 18 – Médias determinadas para rainhas e operárias para cada variável morfométrica analisada do enxame de *Leipomeles dorsata*.

Caracteres	Média ± Desvio Padrão		
	Rainhas (n=19)	Operárias (n=81)	Bonferroni R/O
HW	1,73 ± 0,02	1,72 ± 0,04	#
IDM	0,61 ± 0,01	0,62 ± 0,02	#
MSW	1,03 ± 0,05	1,01 ± 0,04	#
T1AH	0,44 ± 0,06	0,44 ± 0,07	#
T1L	1,33 ± 0,07	1,32 ± 0,07	#
T2BW	1,06 ± 0,05	1,03 ± 0,08	#
WL	2,36 ± 0,05	2,35 ± 0,11	#
EST5H	1,37 ± 0,05	1,31 ± 0,06	*
EST5V	0,58 ± 0,02	0,56 ± 0,03	***
EST6H	1,02 ± 0,08	1,01 ± 0,05	#
EST6V	0,66 ± 0,07	0,65 ± 0,04	#

* $p < 0,001$; ** $p < 0,02$; *** $p < 0,05$; # Sem significância ($p > 0,05$)

Tabela 19 – Classificação da matriz das fêmeas após análise da função discriminante no enxame de *Leipomeles dorsata*.

Classificação na matriz			
	% Correta	Rainha	Operária
Rainha	42,1	8	11
Operária	96,3	3	78
Total	86	11	89

Tabela 20 – Variáveis morfométricas discriminatórias entre rainhas e operárias do enxame de *Leipomeles dorsata*, reveladas pela análise da função discriminante. Os dados da análise são baseados em dados originais em mm.

Variável	λ de Wilks	F	p > F
EST5H	0,89	15,47	> 0,001
IDM	0,83	8,52	0,004
T2BW	0,79	2,76	0,10
MSW	0,77	1,27	0,26

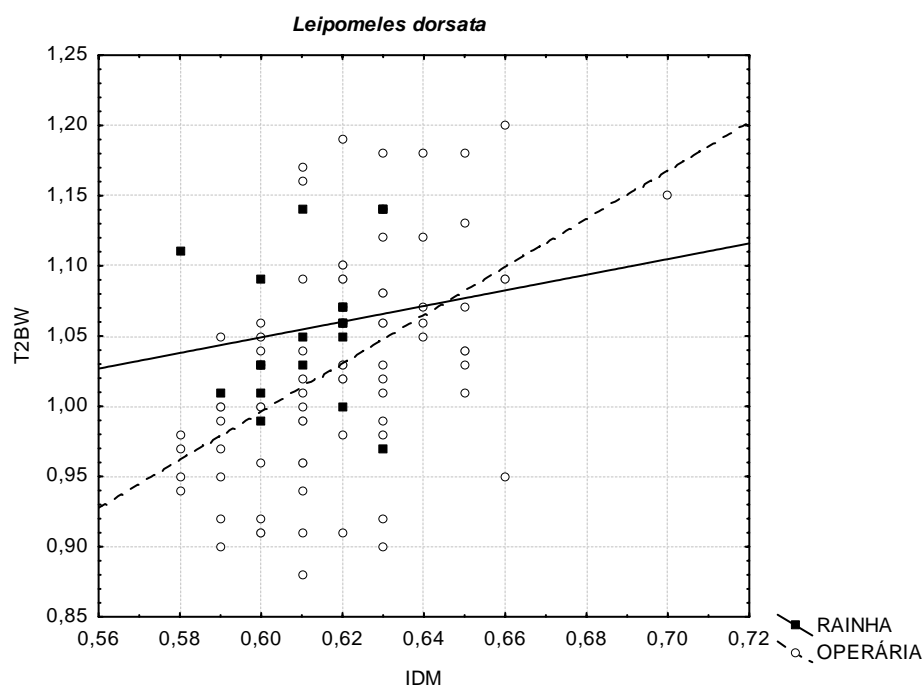


Figura 30 - Discriminação das castas do enxame de *Leipomeles dorsata*, utilizando duas variáveis obtidas após a análise do discriminante. Quadrados = rainhas; Círculos = operárias.

Morfologia Externa

A Figura 31 mostra diferenças no padrão de coloração encontrada em rainhas, operárias e intermediárias. Em áreas de coloração luminosa, operárias e intermediárias possuíam essa coloração de um amarelo mais claro, enquanto rainhas apresentaram coloração amarelo mais opaco. Operárias e intermediárias independentes da idade relativa em que se encontravam, foram observadas por apresentarem as partes mais escuras do corpo de coloração marrom escuro, enquanto as rainhas apresentaram um padrão de coloração mais marrom claro. Portanto, rainhas e operárias + intermediárias possuem diferenças no padrão de coloração externo encontrado.

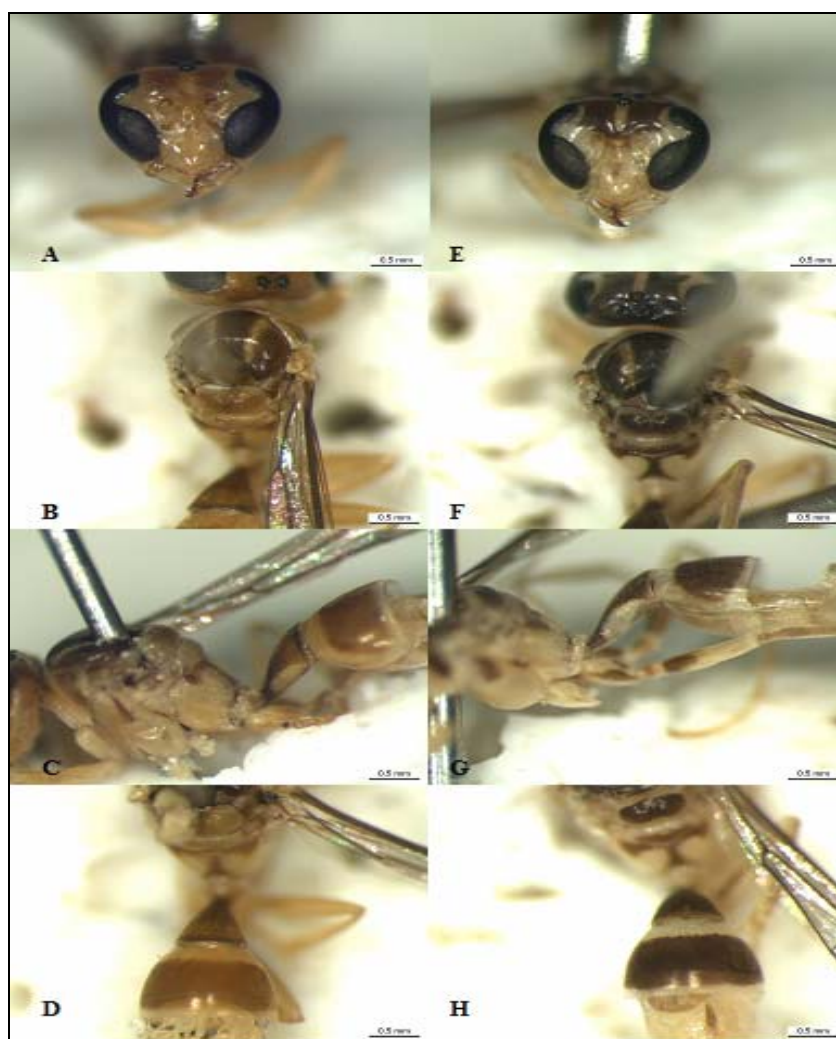


Figura 31. Coloração encontrada em rainhas e operárias + intermediárias de *Leipomeles dorsata*. A-D: Rainhas; E-H: operárias + intermediárias.



Figura 25. Enxame de *Leipomeles dorsata* em folha de *Citrus* sp. A – substância pegajosa no pedúnculo da folha, B – pequeno favo e início do envelope Foto: Sidnei Mateus.

DISCUSSÃO

O enxame de *Leipomeles dorsata* era composto por rainhas, operárias e intermediárias totalizando 207 indivíduos (Tabela 16). O número de rainhas neste enxame representou 9,2% do total de indivíduos, estando de acordo com as observações de Richards & Richards (1951) e Richards (1978), os quais observaram que em um típico enxame seria composto provavelmente de 1 a 15% de rainhas, podendo haver variações.

Em relação à idade relativa das fêmeas, todas as rainhas eram indivíduos velhos, enquanto operárias foram observadas em todas as idades relativas e intermediárias observadas em idade relativamente jovem e intermediária (Figura 27). Após determinar a idade relativa, comparações com os tamanhos de glândula de Dufour e a quantidade de tecido adiposo foram realizadas.

Em relação ao tamanho da glândula de Dufour (Figura 29), provavelmente o tamanho observado em rainhas seja devido a essas rainhas serem indivíduos em idade relativamente avançada e, portanto, o tamanho da glândula seja relativamente maior, como observado por Abdalla & Cruz-Landim (2001) em *Apis mellifera*, onde rainhas mais velhas provavelmente possuíam glândulas de Dufour maiores do que as rainhas recém-emergidas e as substâncias dessas rainhas estariam sendo utilizadas na marcação de ovos para prevenir que estes sejam comidos durante o policiamento de operárias, como pode ocorrer em relação a algumas intermediárias, pois na falta das rainhas, Katzav-Gozansky *et al.* (1997), observou que operárias poedeiras de *Apis mellifera*, na ausência de rainhas, imitavam as substâncias presentes na glândula de Dufour dessas rainhas, provavelmente para “esconder” seus ovos do policiamento das operárias. Outra função dessa glândula seria a possibilidade de fabricação dos hidrocarbonetos presentes na cutícula desses insetos, pois quase os mesmos hidrocarbonetos presentes na cutícula são encontrados nas secreções da glândula de Dufour em *Polistes dominulus* (Dani *et al.* 1994), podendo variar entre os

indivíduos de uma mesma espécie de colônias diferentes provavelmente servindo como reconhecimento de companheiras de ninho (Têngo *et al.* 1991; Oldham *et al.* 1994).

Todas as rainhas apresentaram pouco tecido adiposo (Figura 28), provavelmente devido o uso durante o processo de desenvolvimento dos ovários para a produção de ovos, uma vez que todas as rainhas eram indivíduos velhos. Entre as operárias e intermediárias, todas as quantidades de tecido adiposo foram observados, o que pode sugerir que essas variações poderiam ocorrer devido a atividades realizada por esses indivíduos, como defesa e forrageamento, pois estudos com formigas, vespas e abelhas indicam que para a realização dessas tarefas, mais tecido adiposo seria utilizado em relação aos indivíduos que ficariam dentro do ninho (Mackay 1983; O'Donnell & Jeanne 1995; Blanchard *et al.* 2000; Toth & Robinson 2005).

Em relação às análises morfométricas, *L. dorsata* apresentou fraca diferenciação morfológica entre as castas, com diferenciação fisiológica entre as castas possuindo a presença de poucas fêmeas com desenvolvimento ovariano, como observado por Noll *et al.* (aceito para publicação), os quais sugerem forte controle da reprodução. Como observado por Noll *et al.* (aceito para publicação), a comparação entre os grupos, onde rainhas não foram bem definidas baseadas em tamanho (Tabela 19) e os altos valores de Lambda de Wilks (Tabela 20), o enxame estudado aqui, dificilmente são reconhecidos através da morfologia, fato que pode ser observado pela Figura 30. Rainhas no enxame de *L. dorsata* foram separadas das operárias pela diferença na coloração (Figura 31) como anteriormente observado por Noll *et al.* (aceito para publicação).

Entretanto, Noll *et al.* (aceito para publicação) observaram algumas rainhas com ovários menores que possuíam coloração semelhante a das operárias, o que não foi encontrado no enxame analisado, podendo ser que na falta de rainhas ou devido a baixa de dominância pelas rainhas, operárias desenvolveriam seus ovários e alcançariam um status de rainha.

GÊNERO *Synoeca* de Saussure

As espécies do gênero *Synoeca* constroem ninhos arbóreos, apesar de serem encontrados ocasionalmente em construções humanas (Noll 2000), paredes de rochas e pontes de concreto (S. Mateus informação pessoal). O envelope é simples e corrugado horizontalmente, geralmente de cor escura e é quebradiço, normalmente grosso. Apresenta um único favo com células sésseis, onde novas câmaras são acrescidas para abrigar novas células sempre acima da entrada do ninho ou acima da câmara construída inicialmente (Castellón 1980; Noll 2000).

Synoeca chalibea de Saussure, 1852

Segundo Richards (1978), esta espécie é encontrada no Panamá, Colômbia, Guiana Francesa, Brasil, Peru e Equador. No Brasil é encontrada nos Estados do AM, PA e MT (Richards 1978).

As espécies de *S. chalibea* e *S. virginea* são bastante definidas quanto à coloração, mas requerem uma cuidadosa comparação, pois elas freqüentemente são mal determinadas. As espécies variam de preto a azul brilhante com áreas ligeiramente avermelhadas a quase toda avermelhado (Richards 1978; Andena *et al.* 2009).

O enxame de *S. chalibea* estava em processo de enxameio, onde os indivíduos deslocavam-se de uma mata e usavam arbustos em uma pastagem para marcar a provável trilha química, neste ponto foi coletado o maior número de indivíduos possível (S. Mateus informação pessoal).

RESULTADOS

Número de indivíduos, Desenvolvimento Ovariano e Inseminação

O enxame de *Synoeca chalibea* era composto por 52 indivíduos (Tabela 21). De acordo com os padrões de desenvolvimento ovariano e inseminação, 69,2% foram observadas por terem tipo A de desenvolvimento ovariano e 21,2% com o tipo B de desenvolvimento ovariano e ambas não estavam inseminadas (Figura 32), portanto sendo classificadas, respectivamente, como operárias e intermediárias. O tipo C de desenvolvimento ovariano foi encontrado em 9,6% das fêmeas, entretanto apenas 5,8% estavam inseminadas e, portanto estas denominadas como rainhas (Figura 32), o restante 3,8% não apresentaram inseminação sendo classificadas como intermediárias.

A Tabela 21 mostra a composição do enxame de *S. chalibea*, que era composto por 3 rainhas, 36 operárias e 13 intermediárias. Nenhum macho foi encontrado.

Tabela 21– Quantidade de indivíduos encontrados no enxame de *Synoeca chalibea* analisado.

Enxame	<i>Synoeca chalibea</i>
Indivíduos	
Rainha	3
Operária	36
Intermediária	13
Macho	0
Total	52

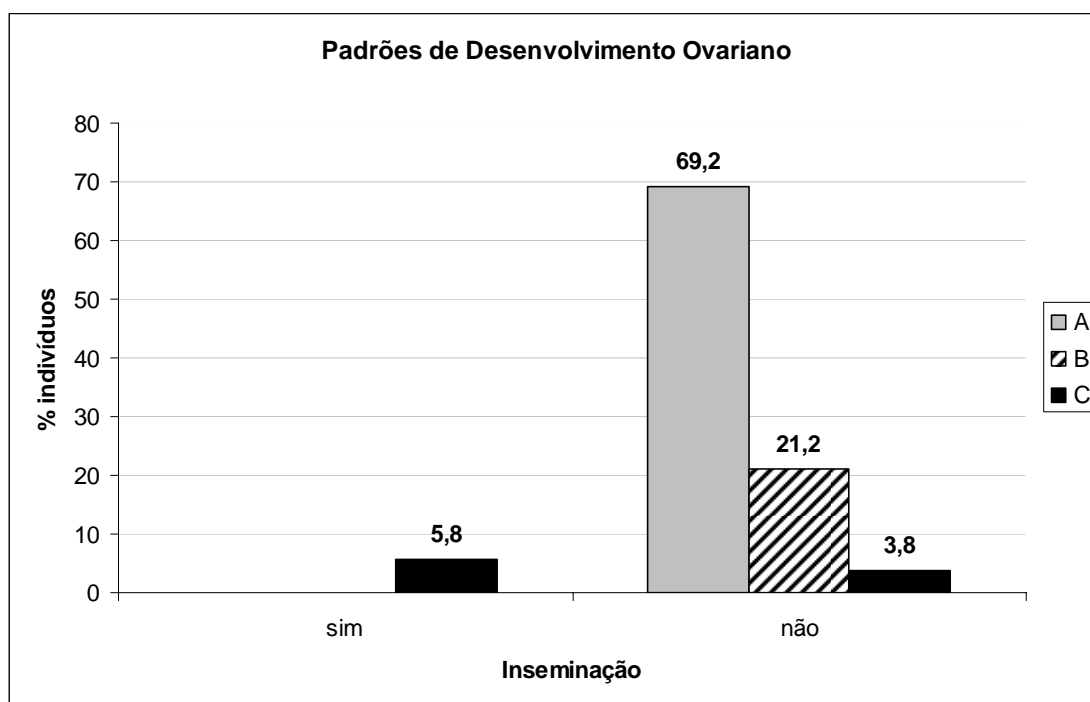


Figura 32– Porcentagem de fêmeas encontradas no enxame de *Synoecca chalibea* de acordo com o padrão de desenvolvimento ovariano e a inseminação. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Idade Relativa

De acordo com a pigmentação do apódema transversal do 5º esternito gastral, as fêmeas foram classificadas como indivíduos jovens (1), em idade intermediária (2) e indivíduos relativamente velhos (3) (Figura 2). Todas as rainhas eram indivíduos relativamente velhos (Figura 33). Operárias e intermediárias foram encontradas em todas as idades relativas, onde a metade das operárias eram indivíduos relativamente velhos enquanto que entre as intermediárias, a maioria se encontrava em idade mais jovem e intermediária (Figura 33).

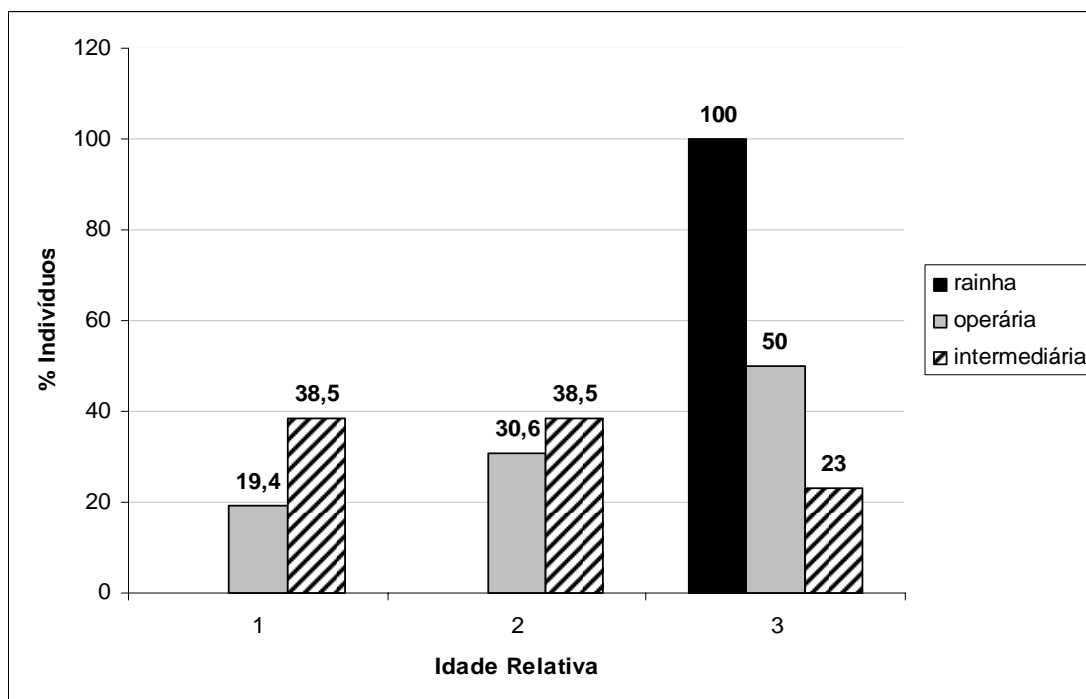


Figura 33 – Frequência de rainhas, operárias e intermediárias de acordo com a pigmentação do apódema transverso do 5º esternito gastral observados no enxame de *Synoeca chalibea*. Todos os valores estão em porcentagem (%). 1- jovem; 2- idade intermediária; 3-velho.

Quantidade Relativa de Tecido Adiposo

A quantidade relativa de tecido adiposo foi relacionada à idade relativa em que as fêmeas se encontravam (Figura 34). Todas as rainhas apresentaram média quantidade de tecido adiposo armazenado (Figura 34). Entre as operárias, todas as quantias de tecido adiposo foram observadas, onde a maioria em todas as idades relativas apresentou muita quantia de tecido armazenado (Figura 34). Intermediárias em idade jovem e intermediária apresentaram média e muita quantidade de tecido adiposo, entretanto, as intermediárias de idade relativamente mais avançada apresentaram muita quantidade de tecido adiposo (Figura 34).

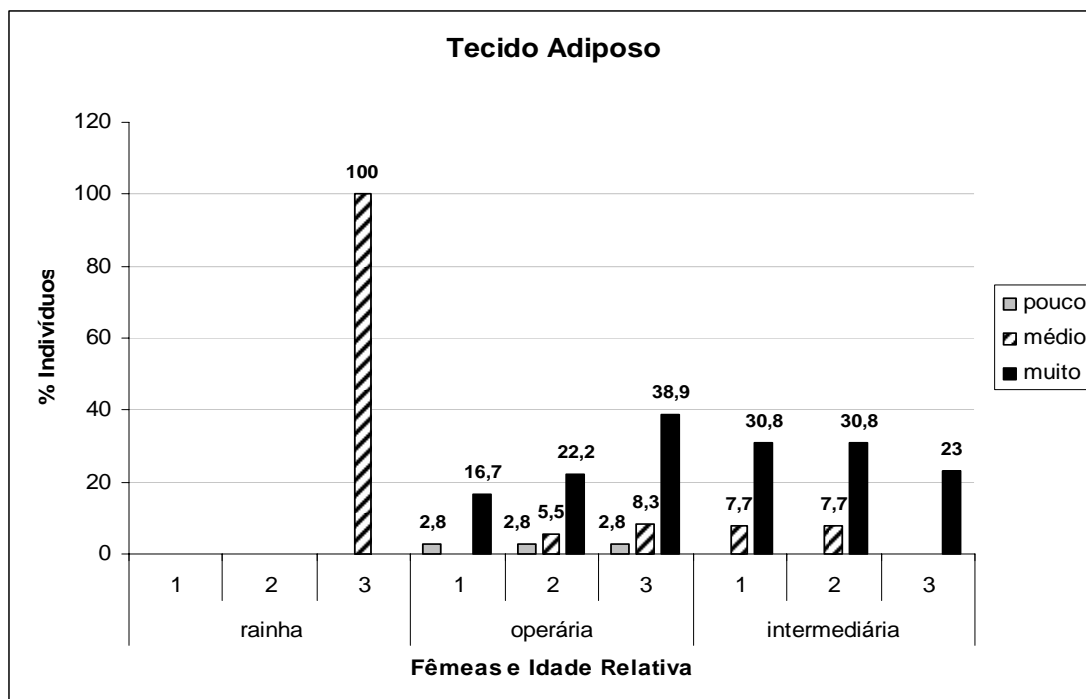


Figura 34 – Quantidade relativa de tecido adiposo encontrado em rainhas, operárias e intermediárias do enxame de *Synoecca chalibeae*. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Glândula de Dufour

O tamanho relativo da glândula de Dufour foi comparado com a idade relativa das castas (Figura 35). Dos quatro padrões relativos, *S. chalibeae* apresentou dois deles (Tamanho 2 e 4; Figura 35). Todas as rainhas que apresentavam idade relativamente mais velha foram observadas com tamanho 4 de glândula de Dufour (Figura 35). Entre as operárias mais jovens e relativamente mais velhas, os tamanhos 2 e 4 foram encontrados, sendo que a maioria apresentou tamanho 4 de glândula de Dufour. Operárias em idade intermediária e intermediárias relativamente mais velhas apresentaram tamanho 2 de glândula de Dufour. As intermediárias mais jovens e em idade intermediária apresentaram tamanhos 2 e 4 de glândula de Dufour, sendo que entre as jovens a maioria apresentou tamanho 2 e entre as de idade intermediária, a maioria apresentou tamanho 4 de glândula de Dufour (Figura 35).

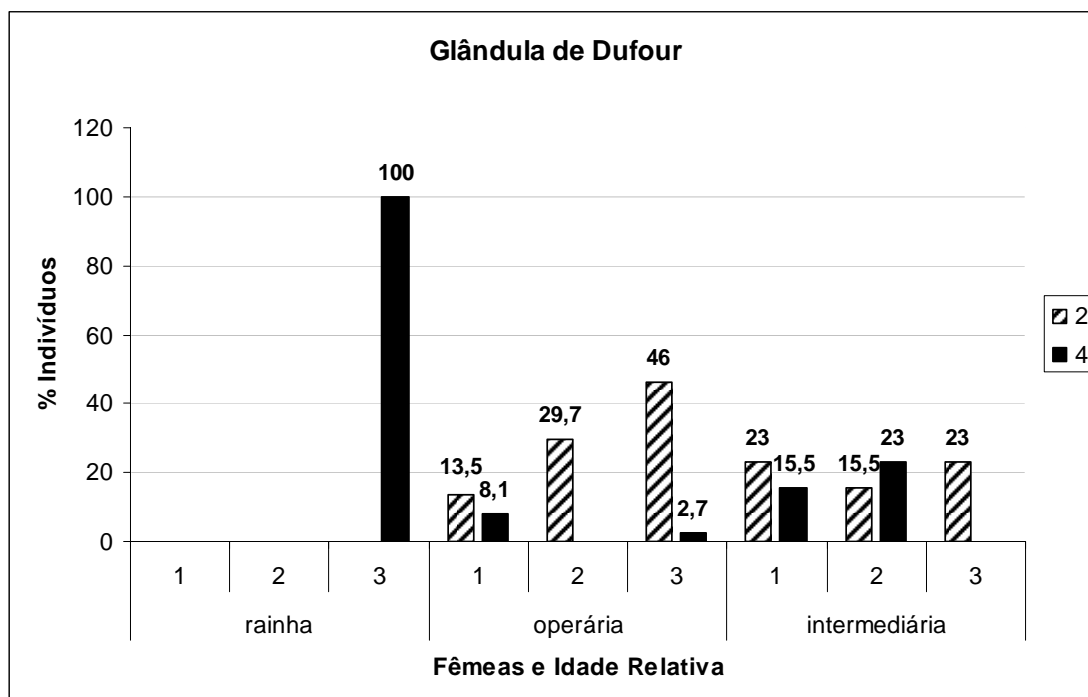


Figura 35 – Tamanho relativo da glândula de Dufour encontrada em rainhas, operárias e intermediárias do enxame de *Synoeca chalibea*. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Análise Morfométrica

Distâncias de Mahalanobis foram calculadas entre rainhas, operárias e intermediárias (Tabela 22), onde nenhuma diferença significativa entre operárias e intermediárias foram encontradas, entretanto operárias e intermediárias diferiram grandemente das rainhas. Assim, operárias e intermediárias foram tratadas estatisticamente como operárias.

Cinco dos onze caracteres medidos foram incluídos no modelo da análise do discriminante (Tabela 23). Dois caracteres, largura máxima da cabeça (HW) e distância mínima interorbital (IDM) apresentaram valores de p significantes. Os valores encontrados para Lambda de Wilks (em torno de 0,7) mostram a baixa discriminação entre as castas (Tabela 23; Figura 36).

Das médias dos onze caracteres medidos (Tabela 3), dois caracteres (IDM e EST5V) evidenciaram diferença estatística significativa. Distância mínima interorbital (IDM) foi maior em operárias do que em rainhas e altura do 5º esternito gastral (EST5V) foi maior em intermediárias do que rainhas (Tabela 24).

Após a análise do discriminante, a comparação entre os grupos (Tabela 25) mostrou que rainhas e operárias foram classificadas corretamente (Tabela 25).

Tabela 22 – Distâncias de Mahalanobis encontradas para rainhas, operárias e intermediárias do enxame de *Synoeca chalibea*.

Relações	D ²	F	P > F
Rainha-Operária	9,42	4,79	0,001
Rainha-Intermediária	9,69	4,34	0,003
Operária-Intermediária	0,79	1,39	0,25

Tabela 23 – Variáveis morfométricas discriminatórias entre rainhas, operárias e intermediárias do enxame de *Synoeca chalibea*, reveladas pela análise da função discriminante. Os dados da análise são baseados em dados originais em mm.

Variável	λ de Wilks	F	p > F
IDM	0,79	10,89	0,002
EST5V	0,69	3,59	0,06
HW	0,74	7,23	0,01
WL	0,68	3,03	0,09
T1AH	0,65	1,01	0,32

Tabela 24 – Médias determinadas para rainhas, operárias e intermediárias para cada variável morfométrica analisada do enxame de *Synoecca chalibea*.

Média ± Desvio Padrão			
Caracteres	Rainhas (N= 3)	Operárias (N= 49)	Bonferroni R/O
HW	4,54±0,03	4,49±0,11	#
IDM	2,01±0,05	2,12±0,07	**
MSW	2,90±0,11	2,88±0,12	#
T1AH	1,24±0,02	1,27±0,20	#
T1L	4,01±0,27	4,09±0,18	#
T2BW	4,02±0,08	4,02±0,22	#
WL	7,93±0,21	8,11±0,26	#
EST5H	1,99±0,05	1,98±0,08	#
EST5V	3,89±0,07	3,70±0,13	**
EST6H	2,53±0,05	2,53±0,06	#
EST6V	2,87±0,05	2,84±0,12	#

* $p < 0,001$; ** $p < 0,02$; *** $p < 0,05$; # Sem significância ($p > 0,05$)

Tabela 25 – Classificação da matriz das fêmeas após análise da função discriminante no enxame de *Synoecca chalibea*.

Classificação na matriz			
	% Correta	Rainha	Operária
Rainha	100	3	0
Operária	100	0	49
Total	100	3	49

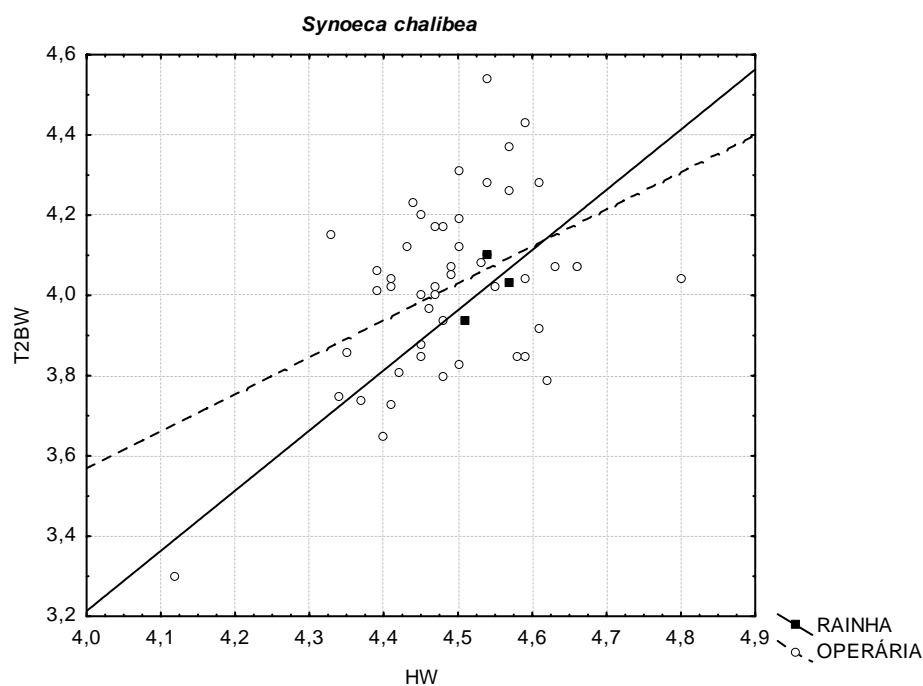


Figura 36 - Discriminação entre as castas do enxame de *Synoeca chalibea* baseado na análise canônica. Cada elipse representa 95% da variação.

Morfologia Externa

Nenhuma diferença significativa entre rainhas e operárias foi observada.

Glândula de Richards

Rainhas, operárias e intermediárias do enxame de *S. chalibea* apresentaram diferenças no grau de desenvolvimento da glândula de Richards. A Figura 37 mostra que em rainhas a glândula está mais desenvolvida do que em operárias e intermediárias.

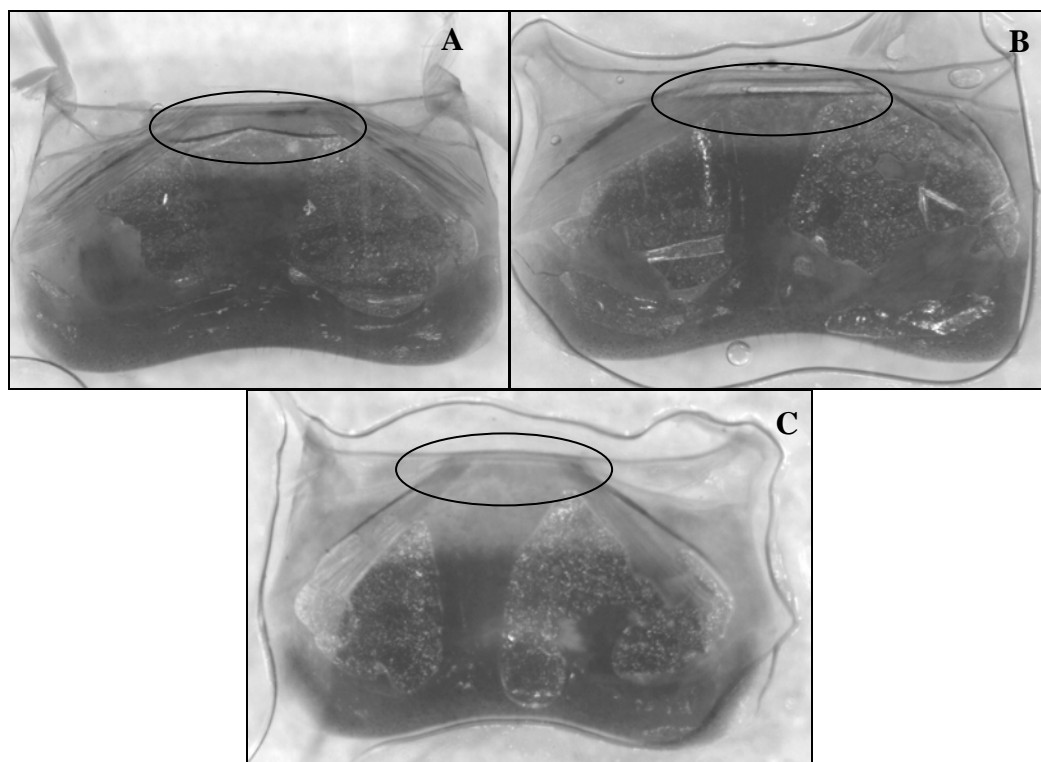


Figura 37 - Visualização do 5º esternito gastral do enxame de *Synoeca chalibea*, indicando o grau de desenvolvimento da Glândula de Richards. A: Rainha; B: Operária; C: Intermediária.

Synoeca virginea Fabricius, 1804

De acordo com Richards (1978), esta espécie é quase que toda de coloração avermelhada com muito pouco azul. São encontrados na Colômbia, Peru, Bolívia, Guiana, Suriname, Brasil (AC, AM, MT, PA e PI) e Equador.

O enxame de *S. virginea* estava em movimento (em processo de enxameio) e foi coletado na Fazenda Campina Verde no município de Ribeirão Cascalheira/MT. Durante o deslocamento os indivíduos formavam pequenos agrupamentos temporários em plantas ornamentais em um quintal.

RESULTADOS

Número de indivíduos, Desenvolvimento Ovariano e Inseminação

O enxame de *S. virginea* estava em movimento e era composto por 218 indivíduos, sendo 214 fêmeas e 4 machos (Tabela 26). Assim, de acordo com os padrões de desenvolvimento ovariano e inseminação, as fêmeas foram classificadas. Fêmeas com padrão A de desenvolvimento ovariano e que não estavam inseminadas foram classificadas como operárias, representando 98,6% (Figura 38). Fêmeas inseminadas foram encontradas apenas no padrão B de desenvolvimento ovariano e por isso, denominadas por rainhas (Figura 38).

Tabela 26- Quantidade de indivíduos encontrados no enxame de *Synoecca virginea* analisado.

Enxame	<i>Synoecca virginea</i>
Indivíduos	
Rainha	3
Operária	211
Intermediária	0
Macho	4
Total	218

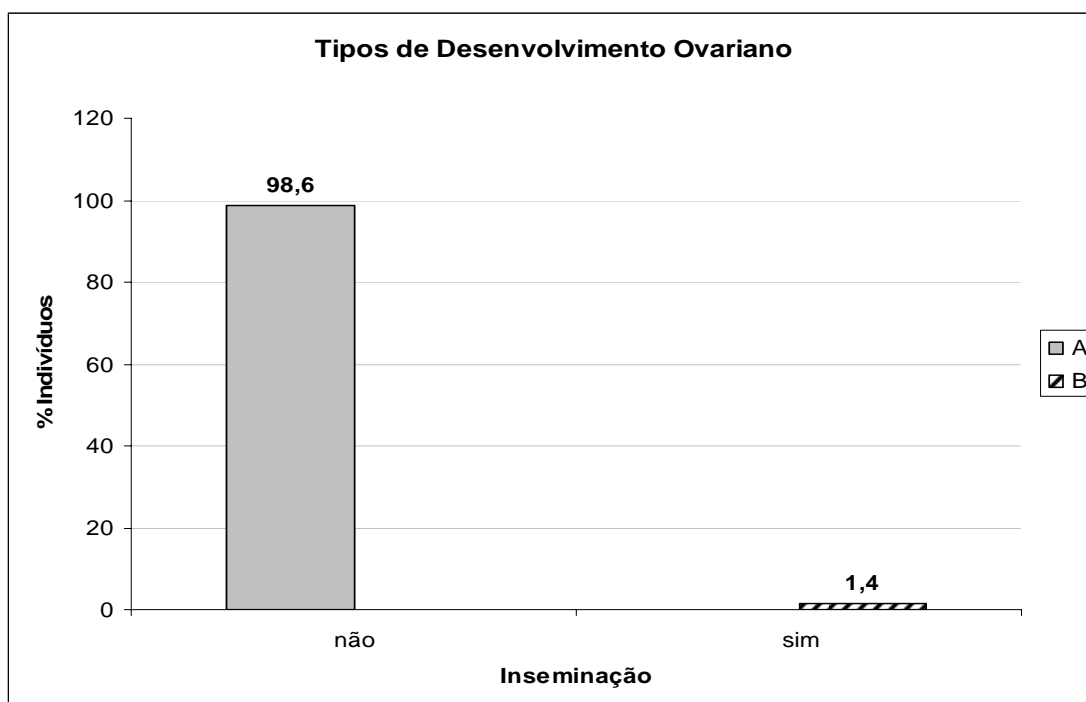


Figura 38 – Porcentagem de fêmeas encontradas no exame de *Synoecca virginea* de acordo com o padrão de desenvolvimento ovariano e inseminação. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Idade Relativa

Em relação à idade relativa das fêmeas de *S. virginea*, todas as rainhas eram indivíduos jovens (Figura 39). Entretanto, operárias foram observadas em todas as idades relativas, onde a maioria se encontrava em idade mais jovem (45,5%) (Figura 39). Machos também foram observados quanto à idade relativa e todos eram indivíduos relativamente velhos.

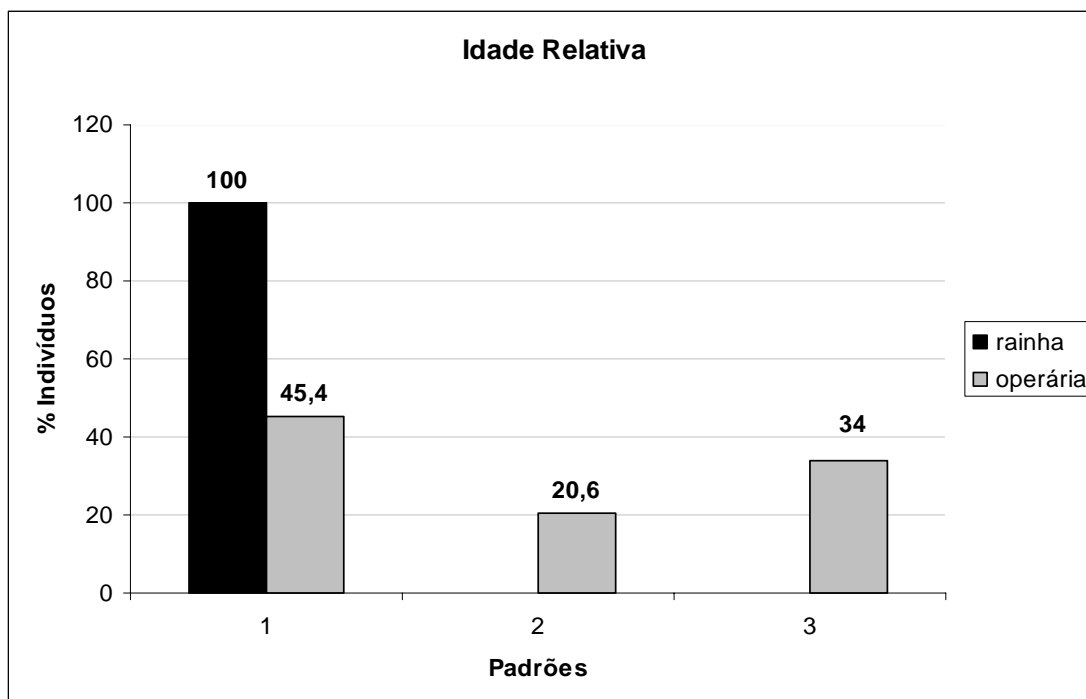


Figura 39 – Frequência de rainhas e operárias de acordo com a pigmentação do apódema transversal do 5º esternito gastral observadas no enxame de *Synoecca virginea*. Todos os valores estão em porcentagem (%). 1- jovem; 2- idade intermediária; 3-velho.

Quantidade Relativa de Tecido Adiposo

A quantidade relativa de tecido adiposo foi relacionada à idade relativa em que as fêmeas se encontravam (Figura 40). Todas as rainhas apresentaram muita quantidade de tecido adiposo armazenado (Figura 40). Entre as operárias, todas as quantias de tecido adiposo foram observadas. Operárias mais jovens foram observadas por terem na maioria pouca (16,5%) e muita (16,5%) quantidade de tecido adiposo (Figura 40). A maioria das operárias em idade intermediária e em idade mais avançada foi observada por apresentarem média quantia de tecido adiposo armazenado (Figura 40).

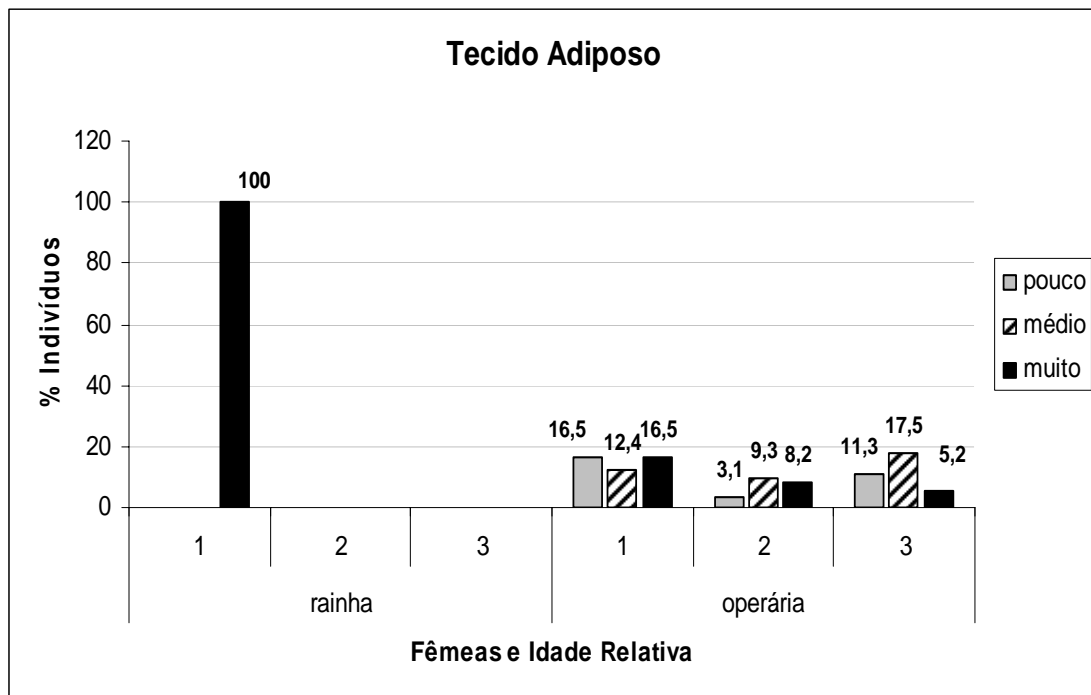


Figura 40– Quantidade relativa de tecido adiposo encontrado em rainhas e operárias do enxame de *Synoecca virginea*. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Glândula de Dufour

Três dos quatro tamanhos relativos de glândula de Dufour foram encontrados em *S. virginea*, sendo estes comparados com a idade relativa das fêmeas (Figura 41). Todas as rainhas, as quais eram indivíduos jovens, apresentaram glândulas de Dufour de tamanho 2. Operárias em todas as idades relativas apresentaram os três tamanhos relativos de glândula de Dufour em proporções similares (Figura 41).

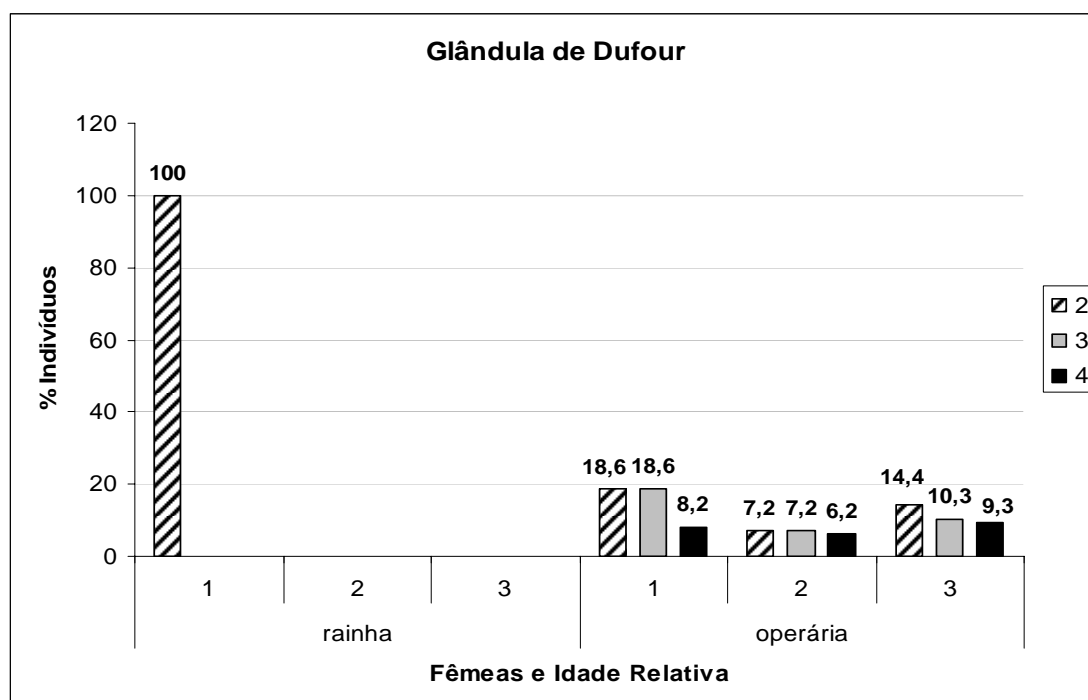


Figura 41 – Tamanho relativo da glândula de Dufour encontrada em rainhas e operárias do enxame de *Synoeca virginea*. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Análise Morfométrica

Das médias dos onze caracteres medidos (Tabela 27), quatro caracteres (HW, T1AH, WL e EST6V) evidenciaram diferenças estatísticas significantes. Largura máxima da cabeça (HW), altura basal do 1º tergo gastral (T1AH), comprimento alar (WL) e altura do 6º esternito gastral (EST6V) foram maiores em rainhas do que em operárias (Tabela 27).

Após a análise do discriminante, a comparação entre os grupos (Tabela 28) mostrou que operárias foram classificadas corretamente e que as rainhas foram parcialmente classificadas corretamente.

Dois dos onze caracteres medidos foram incluídos no modelo da análise do discriminante (Tabela 29). Os caracteres, altura basal do 1º tergo gastral (T1AH) e largura do 6º esternito gastral (EST6H) apresentaram valores de p significantes. Os valores encontrados para Lambda de Wilks (acima de 0,9) mostram a baixa discriminação entre as castas (Tabela 29).

Distâncias de Mahalanobis (Tabela 30) calculadas entre rainhas e operárias mostrou que não existe diferença significativa entre as castas (Figura 42).

Tabela 27 – Médias determinadas para rainhas e operárias para cada variável morfométrica analisada do enxame de *Synoecca virginea*.

Caracteres	Média ± Desvio Padrão		
	Rainhas (N=3)	Operárias (N=97)	Bonferroni R/O
HW	4,50±0,04	4,36±0,10	**
IDM	2,06±0,02	2,04±0,06	#
MSW	2,60±0,04	2,53±0,08	#
T1AH	1,37±0,26	1,14±0,12	**
T1L	4,00±0,16	3,91±0,23	#
T2BW	4,01±0,10	3,88±0,27	#
WL	7,54±0,13	7,28±0,20	***
EST5H	3,49±0,09	3,36±0,11	#
EST5V	1,83±0,04	1,76±0,07	#
EST6H	2,66±0,05	2,54±0,11	#
EST6V	2,29±0,02	2,19±0,07	***

* $p < 0,001$; ** $p < 0,02$; *** $p < 0,05$; # Sem significância ($p > 0,05$)

Tabela 28 – Classificação da matriz das fêmeas após análise da função discriminante no enxame de *Synoecca virginea*.

Classificação na matriz			
	% Correta	Rainha	Operária
Rainha	33,3	1	2
Operária	100	0	97
Total	98	1	98

Tabela 29 – Variáveis morfométricas discriminatórias entre rainhas e operárias do enxame de *Synoeca virginea*, reveladas pela análise da função discriminante. Os dados da análise são baseados em dados originais em mm.

Variável	λ de Wilks	F	p > F
T1AH	0,96	10,95	0,001
EST6H	0,90	4,32	0,04

Tabela 30 – Distâncias de Mahalanobis encontradas para rainhas e operárias do enxame de *Synoeca virginea*.

Relações	D ²	F	P > F
Rainha-Operária	5,24	7,55	0,001

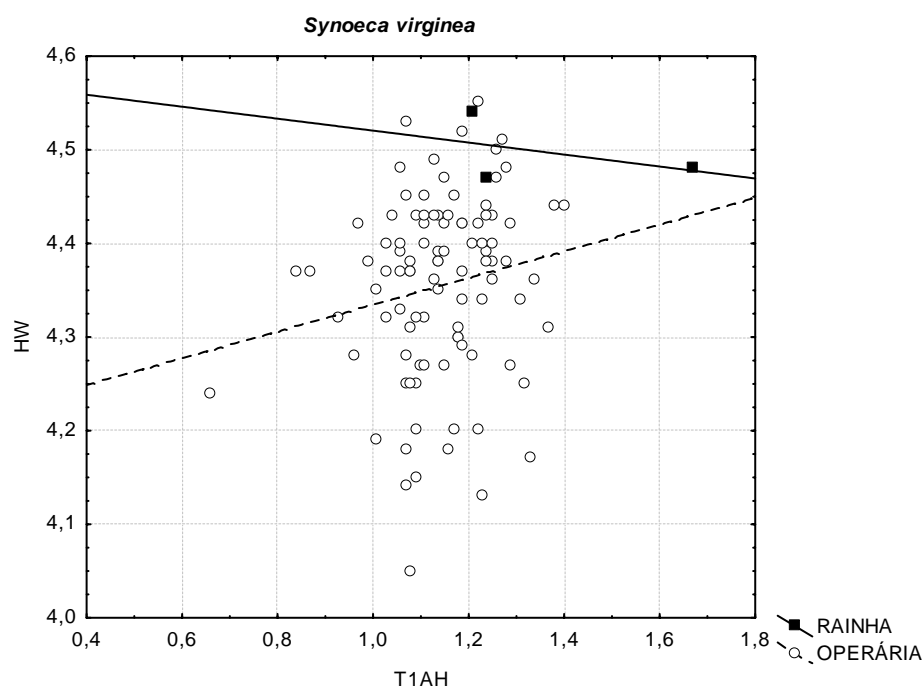


Figura 42 - Discriminação das castas do enxame de *Synoeca virginea*, utilizando duas variáveis obtidas após a análise do discriminante. Quadrados = rainhas; Círculos = operárias.

Morfologia Externa

Nenhuma diferença significativa na morfologia externa entre rainhas e operárias foi observada.

Glândula de Richards

Rainhas e operárias do enxame de *S. virginea* apresentaram diferenças no grau de desenvolvimento da glândula de Richards. A Figura 43 mostra que em rainhas a glândula está menos desenvolvida do que em operárias.

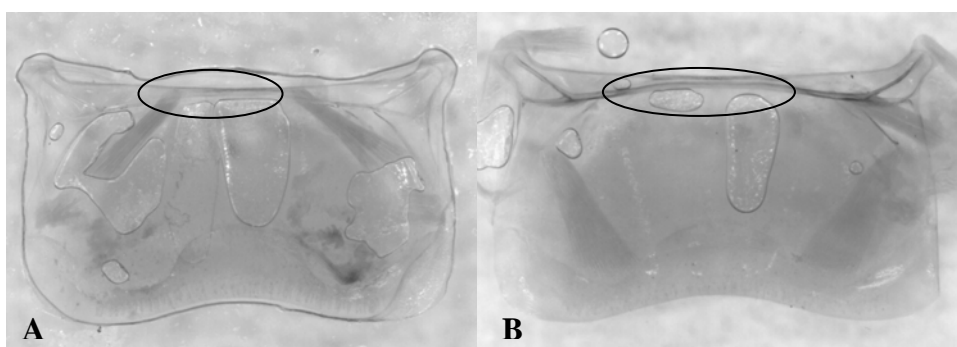


Figura 43- Visualização do 5º esternito gastral do enxame de *Synoeca virginea*, indicando o grau de desenvolvimento da Glândula de Richards. A: Rainha; B: Operária.

DISCUSSÃO

Os enxames de *S. chalibea* e *S. virginea* eram compostos, respectivamente por 52 e 211 indivíduos (Tabelas 21 e 26 respectivamente). Apenas no enxame de *S. chalibea* foram encontradas fêmeas intermediárias (Tabela 21), entretanto machos foram observados apenas

no enxame de *S. virginea* (Tabela 26). O número de rainhas encontradas em cada enxame representou 6% em *S. chalibea* e 1,4% em *S. virginea*, do total de indivíduos que formaram cada enxame. Segundo Richards & Richards (1951) e Richards (1978), um típico enxame compreenderia de 1-15% de rainhas, embora haja muita variação. Segundo West-Ebehard (1973, 1977, 1978) nas espécies que formam colônias pequenas, o número de rainhas no enxame decresce durante as semanas seguintes a fundação.

Machos que acompanham enxames foram anteriormente reportados apenas em enxames de *Apoica* (Ducke 1905 *apud* Richards 1978; Howard *et al.* 2002). A presença de machos em enxames poderia estar relacionada com a tentativa de cópula destes com suas companheiras de ninho, pois Castellón (1982) estudando o comportamento de machos de *S. surinama* em um ninho em construção observou que os machos permanecem pousados sobre arbustos próximos aos ninhos esperando a passagem de uma fêmea, posteriormente perseguindo-a e tentando realizar a cópula, algumas vezes iniciando uma pequena luta. Em espécies de Polistinae de clima temperado, a tendência seria formar agrupamentos de acasalamento, como citado por West-Ebehard (1969), onde machos e fêmeas de *Polistes fuscatus* foram agrupamentos para realizar a cópula. Entretanto, em espécies de clima tropical, a cópula seria realizada no período de construção do ninho, ou fora do ninho maternal (Castellón 1982), como visto por Litte (1977) em *Mischocyttarus mexicanus* e *Polistes erithrocephalus*, onde machos esperam sobre os ninhos em construção ou sobre flores onde as fêmeas são abundantes e receptivas.

Há evidências que em *Synoeca surinama*, os primeiros machos que emergem são produzidos pelas fêmeas fecundadas (rainhas), pois segundo Castellón (1980a), operárias foram dissecadas e não apresentaram ovários desenvolvidos ou semi-desenvolvidos, acreditando-se que a cópula entre machos e reprodutoras ocorra antes da migração dos

enxames (Castellón 1980a). Segundo Richards & Richards (1951) a ausência de machos nos enxames e a cópula fracassada dos machos é dificultada ou impossibilitada pelo repúdio das operárias e que provavelmente não teriam êxito com as rainhas do ninho devido à proteção dada pelas operárias. Em espécies poligínicas acredita-se que a produção de machos ocorra no final do ciclo colonial, assim como a produção de novas rainhas para formação de enxames.

Em relação às idades relativas das fêmeas, no enxame de *S. chalibea*, as rainhas eram indivíduos relativamente velhos (Figura 33). Entretanto, no enxame de *S. virginea*, as rainhas eram indivíduos relativamente mais jovens (Figura 39). Nos dois enxames, operárias e intermediárias (quando presentes) foram observadas em todas as idades relativas (Figura 33 e 39). Em colônias de *S. cyanea* em fase de pré-emergência, Noda *et al.* (2003) observaram que na colônia onde intermediárias eram presentes as rainhas eram indivíduos relativamente velhos e na colônia com 11 dias, a qual não apresentava intermediárias, as rainhas eram indivíduos jovens. De acordo com Noda *et al.* (2003) a colônia em fase pré-emergência apresentou todas as intermediárias em idade relativamente jovens, entretanto nossos resultados mostraram que no enxame de *S. chalibea*, as intermediárias foram observadas em todas as idades relativas.

No enxame de *S. chalibea*, rainhas apresentaram o tamanho da glândula de Dufour relativamente grande e todas eram indivíduos relativamente velhos (Figura 35), entretanto no enxame de *S. virginea*, todas as rainhas eram indivíduos jovens e apresentaram tamanho desta glândula relativamente pequeno (Figura 41), o que pode ser explicado pelas observações de Abdalla & Cruz-Landim (2001) realizadas em colônias de *Apis mellifera*, onde rainhas recém-emergidas possuem a glândula de Dufour menor do que as rainhas mais velhas. Em relação ao tamanho da glândula em operárias e intermediárias, Abdalla & Cruz-

Landim (2001) observaram que operárias que forrageiam e nas que botam ovos, o tamanho da glândula era maior do que nas operárias recém-emergidas e nas enfermeiras. Portanto, no enxame de *S. chalibe*, no qual as intermediárias estavam presentes, fêmeas jovens e em idade intermediária, algumas apresentaram suas glândulas mais desenvolvidas, sugerindo a possibilidade dessas fêmeas de colocarem ovos no novo ninho, possivelmente imitando secreções das rainhas, como visto por Katzav-Gozansky *et al.* (1997), onde operárias poedeiras de *Apis mellifera* em colônias onde as rainhas eram ausentes imitavam as substâncias presentes nas glândulas de rainhas, escondendo assim seus ovos do policiamento das operárias.

Em relação à quantidade relativa de tecido adiposo encontrado nas fêmeas dos enxames de *S. chalibe* e *S. virginea*, é possível observar que entre as rainhas do enxame de *S. chalibe*, as quais eram todas relativamente velhas, uma quantidade relativamente moderada de tecido adiposo foi observada (Figura 34), entretanto as rainhas de *S. virginea* que eram relativamente jovens apresentaram muita quantidade de tecido adiposo (Figura 40). Tal fato pode ser devido as jovens rainhas eclodirem com uma grande quantidade de tecido adiposo proveniente da alimentação larval, sendo estas sobras do que foi consumido durante o processo de metamorfose, como observado por Cunha *et al.* (1983) em uma espécie de formiga. Com a progressão da idade, o conteúdo de tecido adiposo armazenado vai decrescendo. Em relação às intermediárias do enxame de *S. chalibe*, onde a maioria apresentou muita quantidade de tecido adiposo armazenado (Figura 34), pode ser devido ao fato da possibilidade, na falta das rainhas, desenvolverem seus ovários e botarem ovos viáveis ou produzirem ovos tróficos para a sobrevivência da população.

Entre as operárias, as que apresentaram muita quantidade de tecido adiposo (Figuras 34 e 40) provavelmente sejam aquelas que no novo local do ninho desempenharam

as tarefas como busca por materiais para construção e/ou forrageamento e aquelas com poucas quantidades de tecido armazenado sejam aquelas as quais participaram da escolha e trilha de cheiro para o novo local do ninho, pois como visto por Castellón (1980b), algumas vespas com a chegada do enxame no local do novo ninho, desde o início da construção até a formação de um invólucro formam de 3 a 4 grupos que permanecem inativos durante este período. Entretanto, outras vespas ficam ativas por todo o ninho, realizando tarefas de limpeza, forrageamento e construção.

Observações de Jeanne *et al.* (1983) em *Synoeca surinama* mostraram uma curiosa diferença no comportamento de marcação da provável trilha de cheiro ou caminho químico. Junto com o comportamento de esfregar os esternitos gastrais (*dragging*) sobre folhas e ramos, as vespas desta espécie lambem e mastigam as margens das folhas, sendo esta função desconhecida.

Nos enxames estudados a glândula de Richards foi observada em diferentes graus de desenvolvimento entre as castas (Figuras 37 e 43), sugerindo que seja a provável fonte de compostos para a confecção da possível trilha química feita pelas operárias em *Synoeca*, como observado anteriormente por Jeanne (1981) em *Polybia sericea*, onde o caminho químico foi realizado com produtos presentes nas glândulas do 5º esternito gastral, sendo facilmente visível, com coloração amarronzada e cheiro característico de couro.

Richards (1978) observou que em espécimes frescas, quando o 5º esternito é puxado, um fragmento gelatinoso amarronzado ou amarelado pode ser visto cobrindo essa região, e que devido as diferenças na coloração e quantia dessas secreções entre rainhas e operárias em algumas espécies, estas possam ter um papel na determinação das castas ou no comportamento específico das castas. Infelizmente, devido aos indivíduos das espécies estudadas estarem a muito tempo fixado, essa secreção não pode ser visualizada.

Em relação à média de todos os caracteres medidos, no enxame de *S. chalibea* apenas um caractere evidenciou diferenças estatisticamente significantes onde operárias e intermediárias mostraram-se maiores do que rainhas (Tabela 24). Entretanto, no enxame de *S. virginea*, quatro caracteres evidenciaram diferenças estatisticamente significantes onde rainhas mostraram serem maiores do que operárias (Tabelas 27).

Através da Distância de Mahalanobis, foi observado que no enxame de *S. chalibea* operárias não diferiram de intermediárias, o que indicaria que as intermediárias pertenceriam à mesma casta de operárias, mostrando então a existência de uma relativa diferenciação morfológica por parte das rainhas em relação a casta operária, podendo ser observado também através da comparação entre os grupos (Tabelas 22 e 25, respectivamente), portanto, tal fato pode ser suportado pela hipótese de armazenamento de energia por meio de ovos tróficos (Naumann, 1970; Simões, 1977; Shima *et al.* 1998). Já no enxame de *S. virginea*, as castas não diferiram significativamente em relação à morfologia, indicando assim sobreposição entre elas (Tabelas 29 e 30 respectivamente).

Comparando os valores de Lambda de Wilks encontrados nos exames analisados de *Synoeca*, foi possível observar que apenas o caractere EST6H (Tabelas 22 e 29) se repetiu, indicando, portanto a baixa diferenciação morfológica entre as castas e que os caracteres não foram suficientemente bons para discriminar as castas independentemente e que as diferenças entre as castas podem ser determinadas apenas na associação destes caracteres.

A comparação entre os grupos (Tabelas 24 e 28) mostrou que a maioria dos indivíduos foi classificada corretamente, sendo consistente com a hipótese que durante o processo de oligoginia cíclica, o processo de eliminação de rainhas esteja baseado no tamanho (Noll & Zucchi 2002).

Se compararmos os dados de análise morfométrica com a análise fisiológica, pode-se sugerir que as intermediárias encontradas no enxame de *S. chalibea* pertencem à casta operária, pois segundo Naumann (1970), os ovos produzidos pelas ‘intermediárias’ seriam ovos tróficos, tendo papel na circulação de energia, sendo comidos por elas mesmas (Naumann 1970; Simões 1977), pois a ausência de machos neste enxame, sugere que as “intermediárias” não contribuem para a reprodução colonial ou seus ovos sejam submetidos ao policiamento das operárias (Ratnieks 1988), como observado por Noda *et al.* (2003) em colônias de *Synoeca cyanea*. Intermediárias foram registradas em colônias *Parachartergus smithii* (Mateus *et al.* 1997) *P. fraternus* (Mateus *et al.* 2004), *Pseudopolybia difficilis* (Jeanne 1996b) *P. vespiceps* (Shima *et al.* 1998), *Chartergellus communis* (Mateus *et al.* 1999), *Brachygastra lecheguana* (Shima *et al.* 2000), *Synoeca cyanea* (Noda *et al.* 2003), *Metapolybia docilis* (Baio *et al.* 2003), *Protopolybia pumila* (Naumann 1970), *P. exigua exigua* (Noll *et al.* 1996), *P. chartergoides* (Nascimento 2003; Felippotti *et al.* 2007) e *Angiopolybia pallens* (Gelin *et al.* 2008). Outros gêneros que seguem o mesmo padrão podem ser encontrados em Noll *et al.* (2004).

Nossos resultados estão de acordo com os encontrados por em Noll & Wenzel (2008), onde o desenvolvimento ovariano está restrito apenas as “egglayers”, onde intermediárias não são achadas fora do período de fundação do ninho. Essa condição é vista nos gêneros de *Apoica*, *Agelaia*, *Synoeca*, *Metapolybia*, *Asteloeca*, *Clypearia*, *Chartergus*, *Protonectarina*, *Epipona* e *Polybia* (exceto em *P. dimidiata*).

GÊNERO *Protopolybia* Ducke

Os ninhos de *Protopolybia* são compostos geralmente por um favo único suspenso em folha ou ramo por um ou mais pedúnculos e rodeado por um envelope preso aos lados dos favos. Quando favos novos são adicionados, estes são construídos sobre o envelope do primeiro e um novo envelope e uma nova abertura é construída (Richards 1978). Grandes ninhos com muitos favos possuindo freqüentemente um envelope de muitas camadas, onde a parte externa forma bolsas ou bolhas sobre a superfície da parte interna, o que dificulta determinar onde é o verdadeiro buraco de saída (Richards 1978).

Protopolybia exigua exigua de Saussure, 1854

Os ninhos consistem de um favo suspenso embaixo de uma folha por um ou mais pedúnculos, rodeado por um envelope simples ligado as laterais dos favos e no fundo há o buraco de saída. Quando há favos adicionais, estes são construídos sobre o envelope dos favos já existentes com um novo envelope e uma nova saída. Geralmente um favo é encontrado, mas favo adicional não é raro (Richards 1978). Possui distribuição que vai desde a Colômbia até o sul do Brasil (Richards 1978).

O enxame I foi coletado no Campus da UNEMAT (Universidade do Mato Grosso) no município de Nova Xavantina - MT em 11 de dezembro de 2002. Este ninho novo ou recém estabelecido continha apenas ovos nas poucas células construídas. O enxame II foi coletado no município de Pedregulho na Furna São Pedro em 10 de março de 2005. O enxame estava agrupado em uma folha de plantas ornamentais

RESULTADOS

Enxame I - Nova Xavantina/MT

Número de indivíduos, Desenvolvimento Ovariano e Inseminação

O enxame I de *Protopolybia exigua exigua* era composto por 92 indivíduos (Tabela 31). Para saber a composição real deste enxame todos os indivíduos foram dissecados e todos os ovários de todas as fêmeas foram padronizados. Entre as fêmeas 36,9% apresentaram ovários do tipo A (ovários filamentosos), 34,8% ovários do tipo B (pouco desenvolvidos) e 28,3% ovários do tipo C (muito desenvolvidos) (Figura A). Inseminação foi encontrada apenas em fêmeas com tipo C de desenvolvimento ovariano e, portanto estas foram denominadas como rainhas. Fêmeas com tipo A e B de desenvolvimento ovariano não estavam inseminadas e de acordo com seus padrões de ovários foram denominadas, respectivamente, por operárias e intermediárias (Figura 44). Assim, o enxame era composto por 26 rainhas, 34 operárias e 32 intermediárias, não sendo encontrados machos (Tabela 31).

Tabela 31 – Quantidade de indivíduos encontrados no enxame I de *Protopolybia exigua exigua* analisado.

Indivíduos \ Enxames	<i>Protopolybia exigua exigua</i>
Rainha	26
Operária	34
Intermediária	32
Macho	0
Total	92

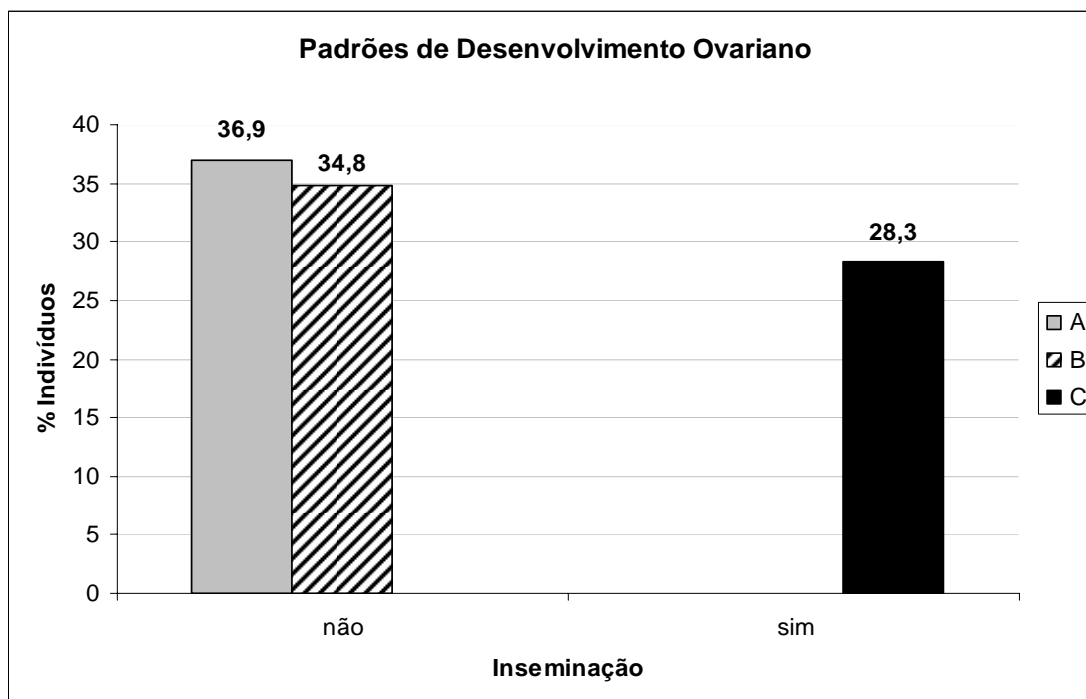


Figura 44 – Porcentagem de fêmeas encontradas no enxame I de *Protopolybia exigua exigua* de acordo com o padrão de desenvolvimento ovariano e a inseminação. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Idade Relativa

De acordo com a pigmentação do apódema transversal do 5º esternito gastral, a idade relativa das fêmeas do enxame I de *P. exigua exigua* foi estimada e a Figura 45 foi construída. A maioria dos indivíduos do enxame eram indivíduos relativamente jovens, sendo que destes a maioria das rainhas (76,9%), das operárias (70,6%) e das intermediárias (90,6%) foram observadas por estarem nesta idade (Figura 45). Nenhum indivíduo em idade relativamente mais avançada foi encontrado.

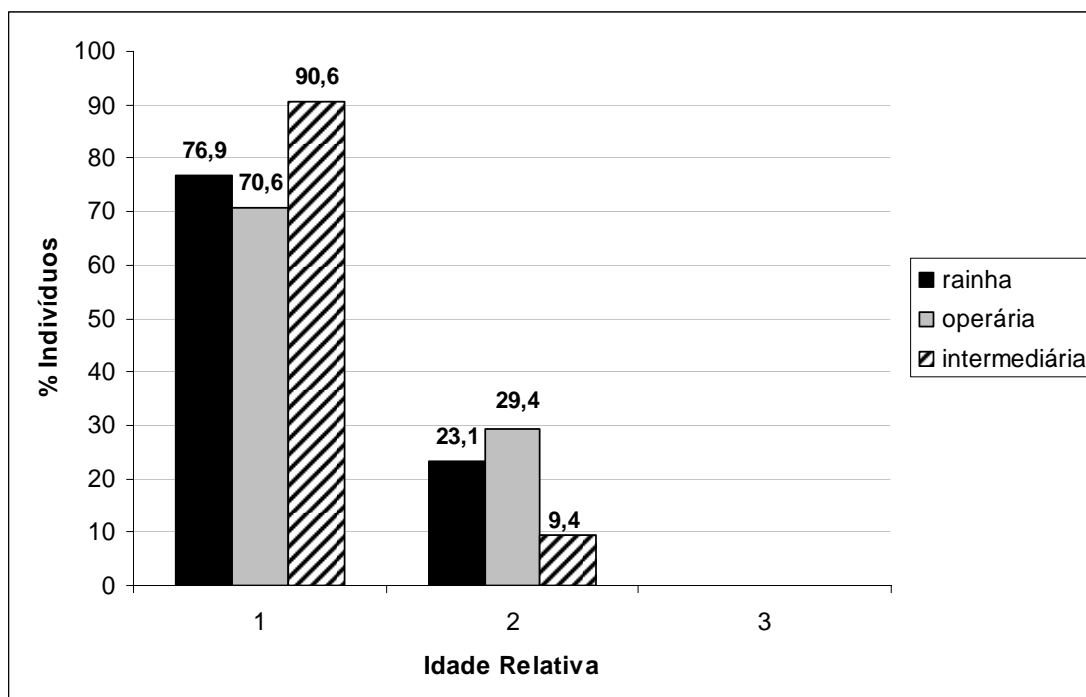


Figura 45 – Frequência de rainhas, operárias e intermediárias de acordo com a pigmentação do apódema transversal do 5º esternito gastral observados no enxame I de *Protopolybia exigua exigua*. Todos os valores estão em porcentagem (%). 1- jovem; 2- idade intermediária; 3-velho.

Quantidade Relativa de Tecido Adiposo

Em relação à quantidade relativa de tecido adiposo comparado com a idade relativa de rainhas, operárias e intermediárias foi construída a Figura 46. A maioria das fêmeas apresentou pouca quantidade de tecido adiposo armazenado, com exceção de 14,7% das operárias e 11,7% das intermediárias em idade relativamente jovem que apresentaram média quantidade de tecido adiposo armazenado (Figura 46).

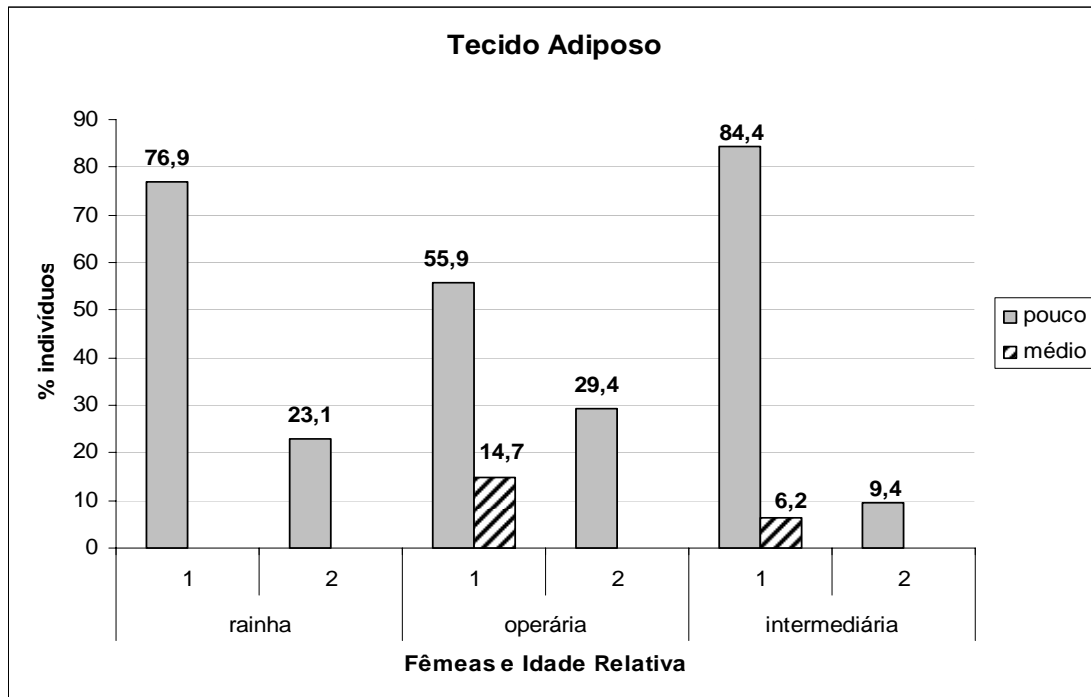


Figura 46 – Quantidade relativa de tecido adiposo encontrado em rainhas, operárias e intermediárias no enxame I de *Protopolybia exigua exigua*. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Glândula de Dufour

No enxame I de *P. exigua exigua* todos os tamanhos relativos de glândula de Dufour foram encontrados (Figura 47). Entre as rainhas, todos os tamanhos foram observados, sendo que a maioria (46,2%) apresentou tamanho relativo 3. Operárias e intermediárias apresentaram três tamanhos relativos de glândula de Dufour (2 – 4; Figura 47), onde a maioria das operárias (61,6%) apresentou tamanho 2 de glândula e entre as intermediárias 40,6% apresentaram tanto tamanho 2 quanto 3 de glândula de Dufour (Figura 47).

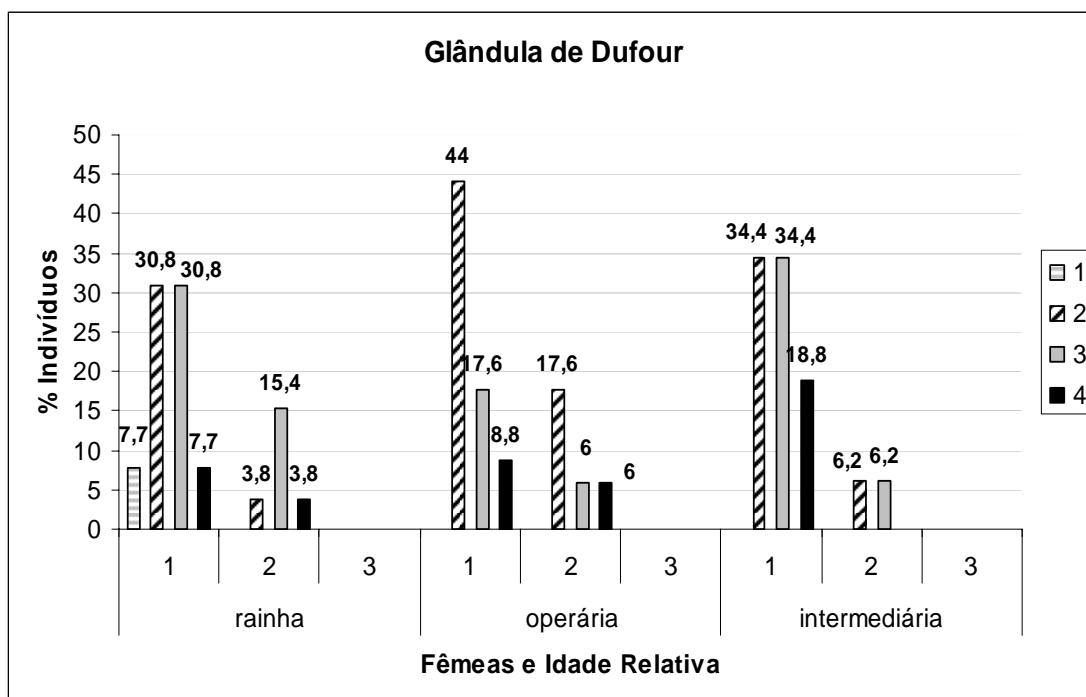


Figura 47 – Tamanho relativo da glândula de Dufour de acordo com a idade relativa encontrada em rainhas, operárias e intermediárias no enxame I de *Protopolybia exigua*. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Análise Morfométrica

Seis dos onze caracteres medidos foram incluídos no modelo da análise do discriminante (Tabela 32). Largura do mesoscuto (MSW) e largura do 6º esternito gastral (EST6H) mostraram valores de p significantes. Os valores encontrados para Lambda de Wilks (em torno de 0,8) mostra a baixa poder de discriminação entre as castas (Tabela 32).

Das médias dos onze caracteres medidos (Tabela 33) apenas dois caracteres mostraram diferenças estatisticamente significantes. Largura do mesoscuto (MSW) e largura do 6º esternito gastral (EST6H) foram maiores em operárias do que em intermediárias (Tabela 33). A comparação dos grupos (Tabela 34) mostrou que rainhas, operárias e intermediárias foram classificadas parcialmente corretas. Distâncias de Mahalanobis (Tabela 35) mostraram que não existe diferença significativa entre rainhas e operárias (Figura 48).

Tabela 32 – Variáveis morfométricas discriminatórias entre rainhas, operárias e intermediárias do enxame I de *Protopolybia exigua exigua*, reveladas pela análise da função discriminante. Os dados da análise são baseados em dados originais em mm.

Variável	λ de Wilks	F	p > F
MSW	0,79	4,92	0,01
EST6H	0,81	5,75	0,01
EST6V	0,76	2,94	0,06
EST5H	0,75	2,21	0,12
WL	0,74	1,48	0,23
IDM	0,73	1,01	0,37

Tabela 33 – Médias determinadas para rainhas, operárias e intermediárias para cada variável morfométrica analisada do enxame I de *Protopolybia exigua exigua*.

Caracteres	Média \pm Desvio Padrão					
	Rainhas (n=26)	Operárias (n=34)	Intermediárias (n=32)	Bonferroni R/O	Bonferroni R/I	Bonferroni O/I
HW	1,70 \pm 0,03	1,70 \pm 0,02	1,70 \pm 0,03	#	#	#
IDM	0,54 \pm 0,02	0,55 \pm 0,02	0,55 \pm 0,03	#	#	#
MSW	1,13 \pm 0,07	1,14 \pm 0,03	1,11 \pm 0,03	#	#	**
T1AH	0,40 \pm 0,07	0,40 \pm 0,07	0,40 \pm 0,05	#	#	#
T1L	1,16 \pm 0,04	1,16 \pm 0,05	1,17 \pm 0,04	#	#	#
T2BW	1,29 \pm 0,09	1,30 \pm 0,06	1,31 \pm 0,06	#	#	#
WL	2,19 \pm 0,04	2,18 \pm 0,05	2,19 \pm 0,04	#	#	#
EST5H	1,22 \pm 0,04	1,23 \pm 0,05	1,23 \pm 0,04	#	#	#
EST5V	0,55 \pm 0,04	0,55 \pm 0,03	0,56 \pm 0,03	#	#	#
EST6H	0,98 \pm 0,04	0,97 \pm 0,04	0,95 \pm 0,04	#	#	**
EST6V	0,62 \pm 0,03	0,61 \pm 0,03	0,63 \pm 0,03	#	#	#

* $p < 0,001$; ** $p < 0,02$; *** $p < 0,05$; # Sem significância ($p > 0,05$)

Tabela 34 – Classificação da matriz das fêmeas após análise da função discriminante no enxame I de *Protopolybia exigua exigua*.

Classificação na matriz				
	% Correta	Rainha	Operária	Intermediária
Rainha	36	9	11	5
Operária	64,7	7	22	5
Intermediária	59,4	8	5	19
Total	54,9	24	38	29

Tabela 35 – Distâncias de Mahalanobis encontradas para rainhas, operárias e intermediárias do enxame I de *Protopolybia exigua exigua*.

Relações	D ²	F	P > F
Rainha-Operária	0,90	2,04	0,07
Rainha-Intermediária	1,15	2,54	0,03
Intermediária-Operária	1,18	3,07	0,01

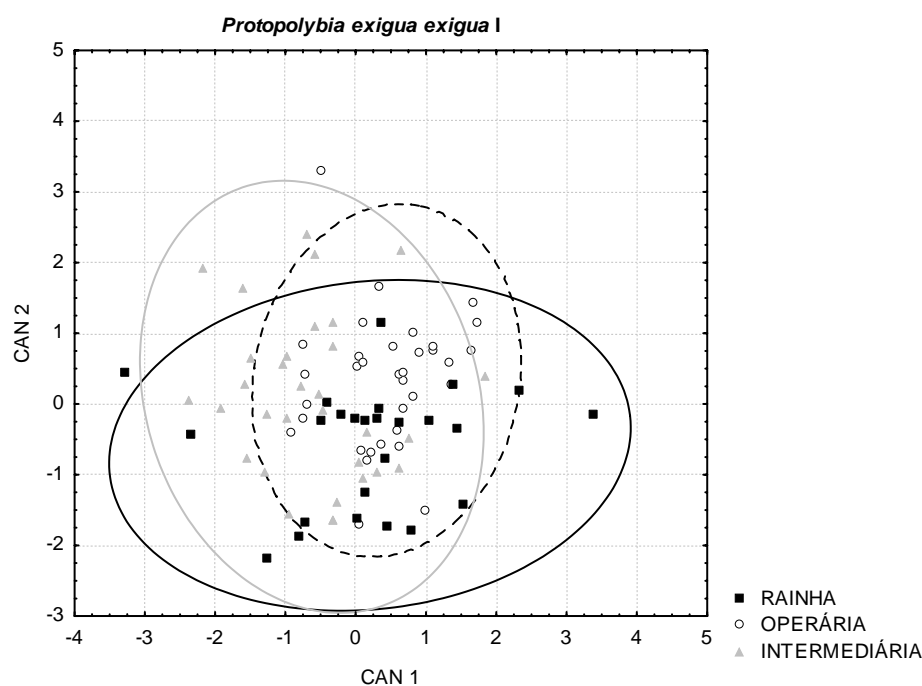


Figura 48 - Discriminação entre rainhas, operárias e intermediárias do enxame I de *Protopolybia exigua exigua*, baseado na análise canônica. Cada elipse representa 95% da variação.

Morfologia Externa

Não foi observada nenhuma diferença no padrão de coloração que diferenciase externamente rainhas, operárias e intermediárias.

Glândula de Richards

A glândula de Richards presentes nas fêmeas do enxame I de *P. exigua exigua*, como pode ser observado na Figura 49. Assim pode-se notar que a glândula não difere muito em relação ao tamanho, mas em operárias seu conteúdo está relativamente menor (Figura 49).

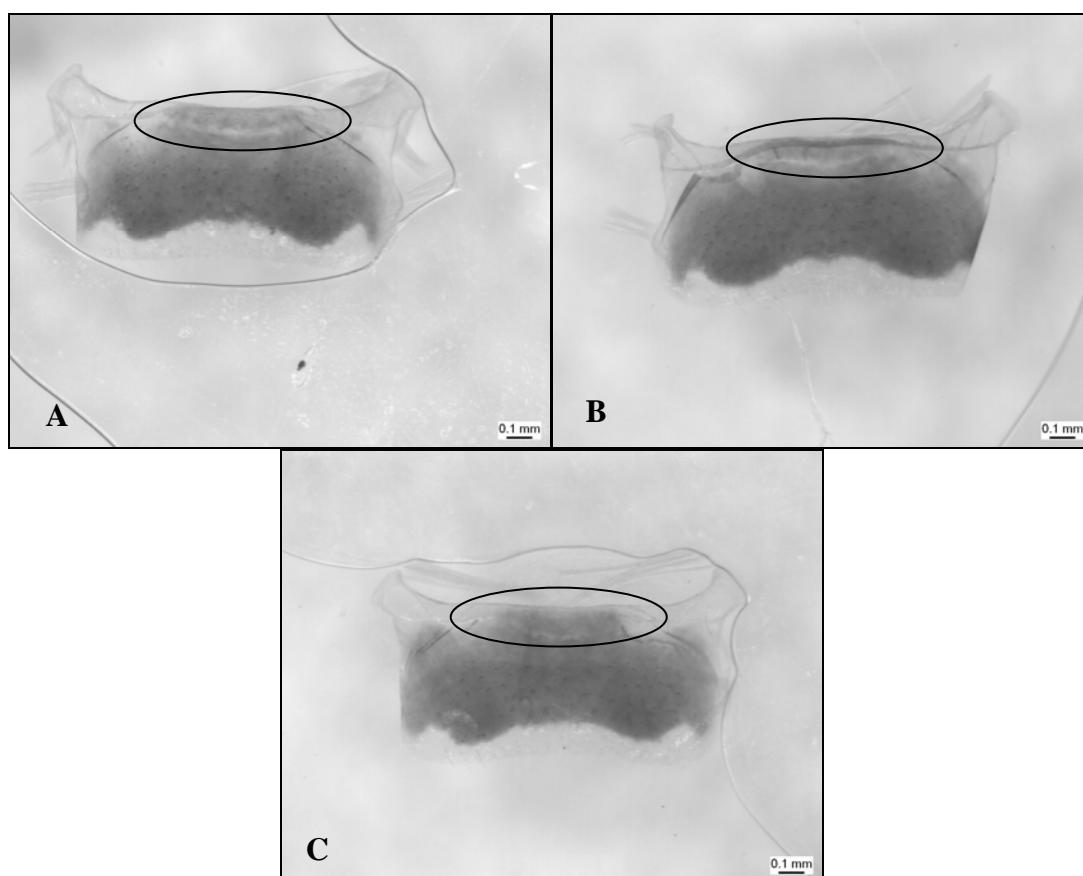


Figura 49. Visualização do apódema do 5º esternito gastral do enxame I de *Protopolybia exigua*, indicando o tamanho da Glândula de Richards. A: Rainha; B: Operária; C: Intermediária.

Enxame II – Pedregulho/SP

Número de indivíduos, Desenvolvimento Ovariano e Inseminação

O enxame II de *Protopolybia exigua exigua* era composto por 94 indivíduos (Tabela 36). Após a análise dos padrões de desenvolvimento ovariano e inseminação, foi possível observar que 66,7% possuíam ovários do tipo A de desenvolvimento, 25% possuíam ovários do tipo B de desenvolvimento e 8,3% possuíam ovários do tipo C de desenvolvimento (Figura 50). Assim, inseminação foi observada apenas nas fêmeas de padrão C de desenvolvimento ovariano e por isso foram denominadas por rainhas. Fêmeas com padrão A de desenvolvimento ovariano, portanto foram denominadas por operárias enquanto fêmeas de padrão B de desenvolvimento foram chamadas por intermediárias (Figura 50). Portanto, este enxame era composto por 3 rainhas, 24 operárias e 9 intermediárias, sendo também 58 machos encontrados neste enxame (Tabela 36).

Tabela 36 – Quantidade de indivíduos encontrados no enxame II de *Protopolybia exigua exigua* analisado.

Enxames	<i>Protopolybia exigua exigua</i>
Indivíduos	
Rainha	3
Operária	24
Intermediária	9
Macho	58
Total	94

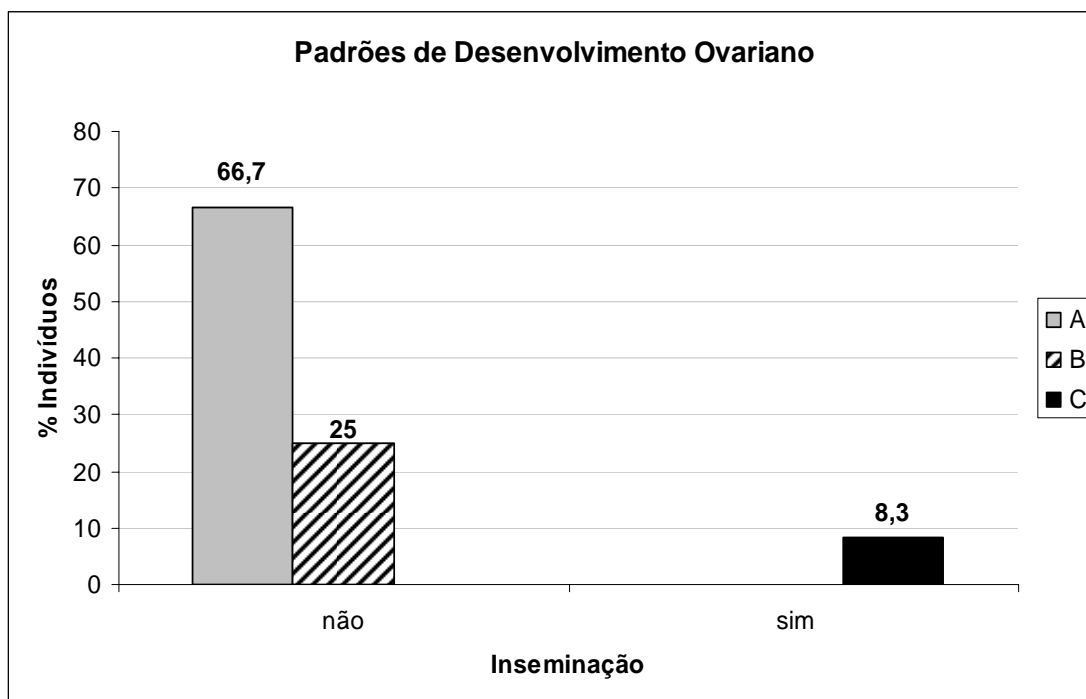


Figura 50 – Porcentagem de fêmeas encontradas no enxame II de *Protopolybia exigua exigua* de acordo com o desenvolvimento ovariano e a inseminação. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Idade Relativa

O enxame II de *P. exigua exigua* era composto por fêmeas com os três padrões de idade relativa (Figura 51). Rainhas foram encontradas com idades intermediárias (66,7%) e relativamente mais avançadas (33,3%). Operárias e intermediárias foram observadas em todas as idades relativas, onde 44,4% das intermediárias eram indivíduos jovens e em idade intermediária. Entre as operárias 41,7% se encontrava em idade intermediária e 45,8% em idade relativamente avançada (Figura 51). Idade relativa dos machos também foi verificada, onde 42 eram jovens, 10 estavam em idade intermediária e 6 eram indivíduos relativamente velhos (Figura 52).

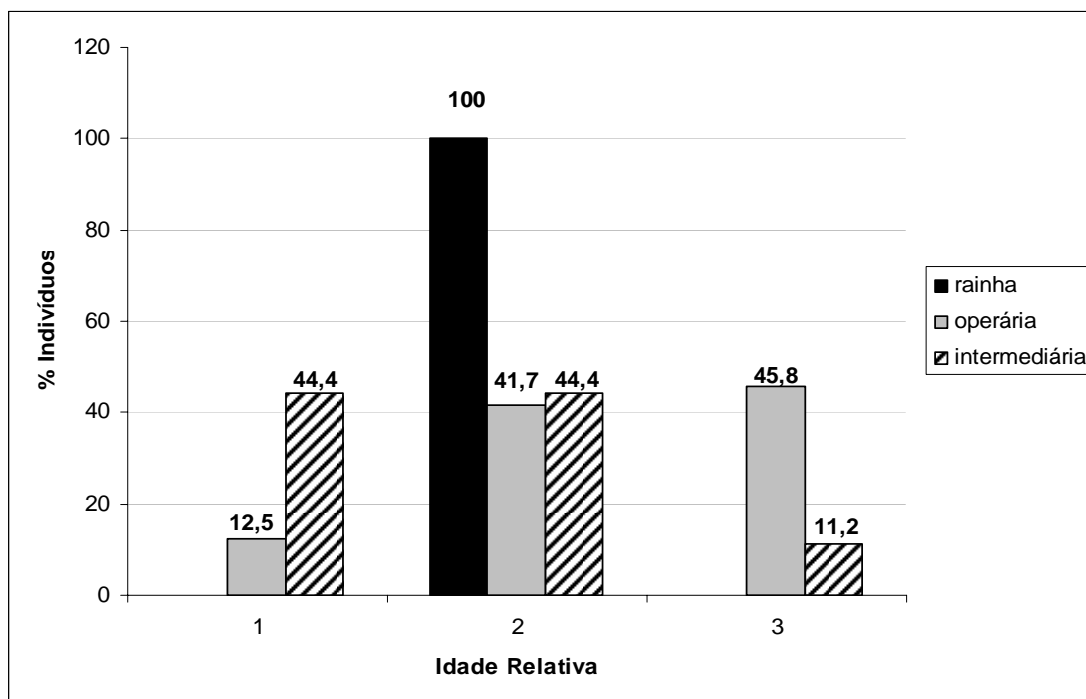


Figura 51 – Frequência de rainhas, operárias e intermediárias de acordo com a pigmentação do apódema transversal do 5º esternito gastral observados no enxame II de *Protopolybia exigua exigua*. Todos os valores estão em porcentagem (%). 1- jovem; 2- idade intermediária; 3-velho.

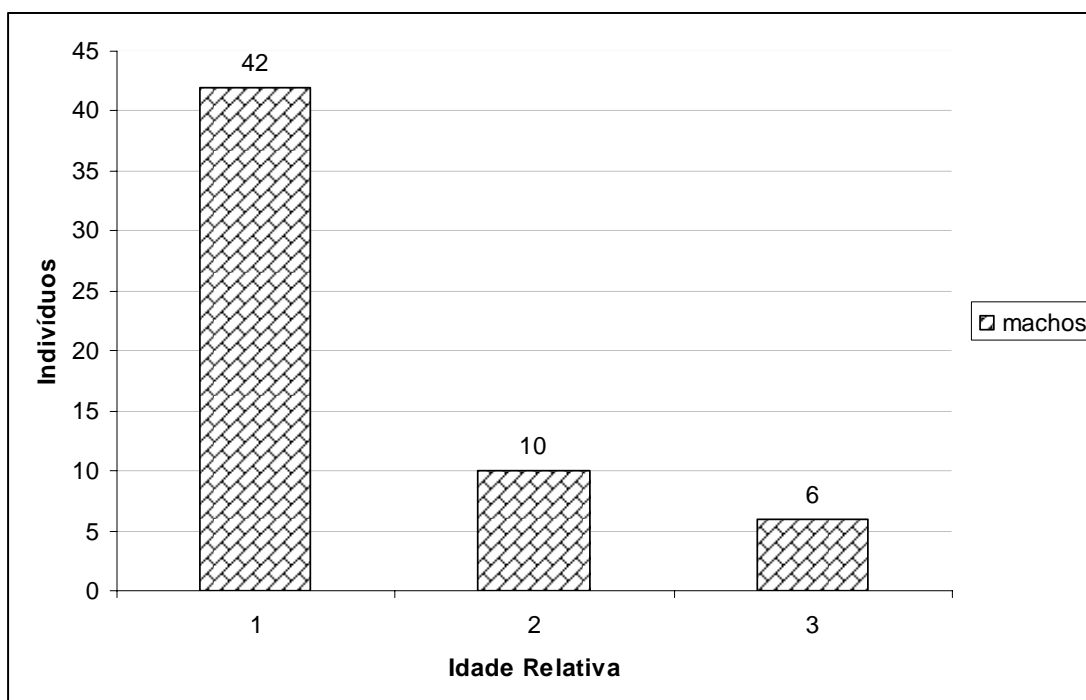


Figura 52 – Frequência de machos de acordo com a pigmentação do apódema transversal do 5º esternito gastral observados no enxame II de *Protopolybia exigua exigua*. Todos os valores estão em porcentagem (%). 1- jovem; 2- idade intermediária; 3-velho.

Quantidade Relativa de Tecido Adiposo

Comparando idade relativa com a quantidade relativa de tecido adiposo nas fêmeas pertencentes ao enxame II de *P. exigua exigua* foi possível observar que as fêmeas possuíam pouca ou média quantidade de tecido adiposo armazenado (Figura 53). As rainhas apresentaram pouca quantidade de tecido adiposo armazenado, tanto as de idade intermediária (66,7%) quanto às de idade mais avançada (33,3%). Entre as operárias e intermediárias, pouca quantidade de tecido adiposo foi encontrada em todas as faixas etárias, sendo que nas operárias de idade intermediária (8,4%) e nas intermediárias de idade mais jovem (22,2%) havia média quantidade relativa de tecido adiposo armazenado (Figura 53).

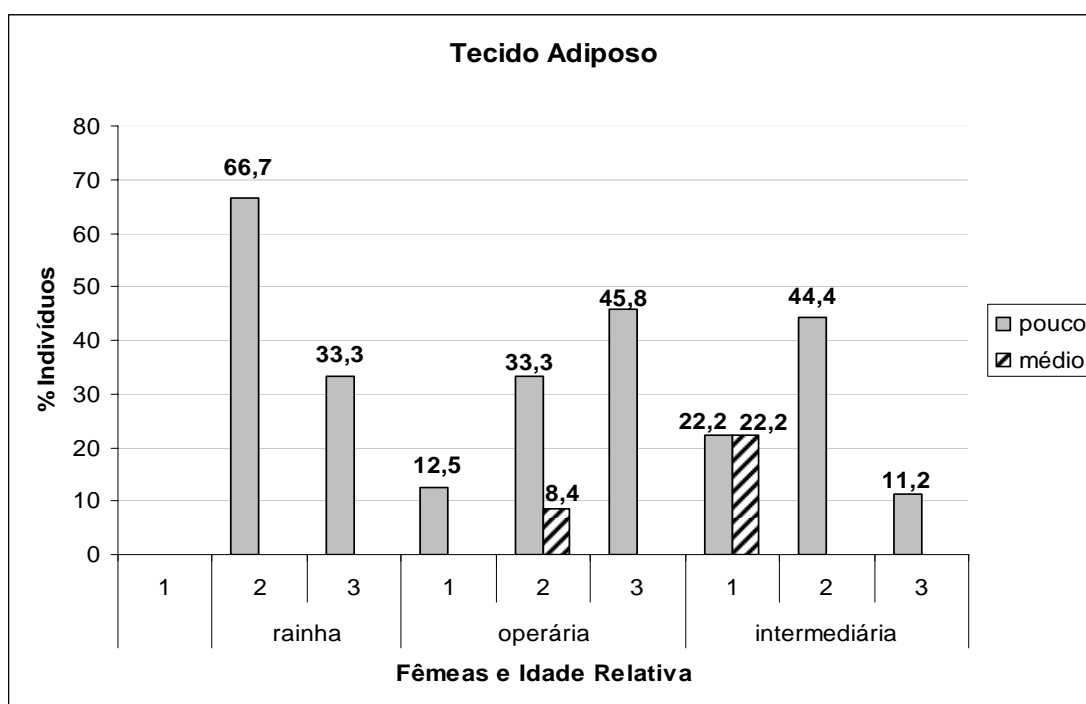


Figura 53– Quantidade relativa de tecido adiposo de acordo com a idade relativa encontrado no enxame II de *Protopolybia exigua exigua*. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Glândula de Dufour

Dos quatro padrões de tamanho relativos da glândula de Dufour padronizados, no enxame II de *P. exigua exigua* apenas um foi observado (Figura 54), ou seja, todas as fêmeas apresentaram tamanho relativo 3 de glândula de Dufour.

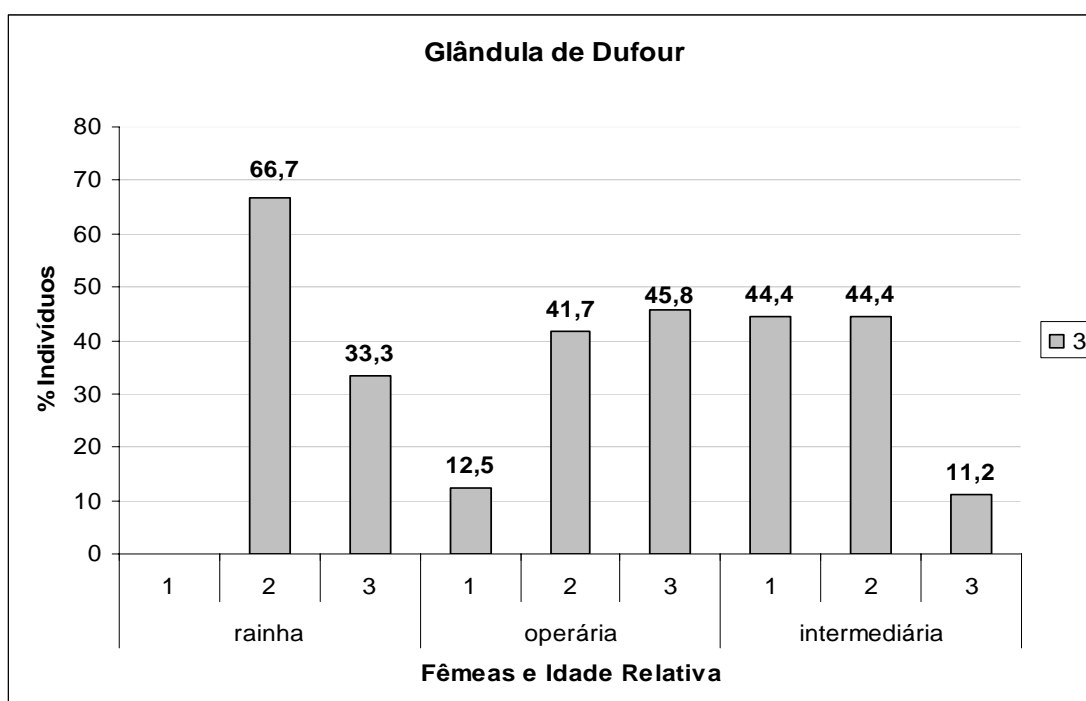


Figura 54 – Tamanho relativo da glândula de Dufour de acordo com a idade relativa encontrada no enxame II de *Protopolybia exigua exigua*. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Análise Morfométrica

Entre as médias dos caracteres estudados entre rainhas, operárias e intermediárias, nenhum caractere evidenciou diferença significativa (Tabela 37).

A comparação dos grupos (Tabela 38) mostrou que operárias foram classificadas parcialmente corretas. Entretanto rainhas não foram classificadas corretamente, sendo classificadas como operárias (Tabela 38). As intermediárias também não foram classificadas corretamente, sendo classificadas, na maioria, como operárias (Tabela 38). Esses dados sugerem que entre as castas há sobreposição em relação aos caracteres morfométricos estudados (Figura 55)

Entre os caracteres estudados, apenas T2BW foi incluído no modelo da análise do discriminante (Tabela 39), não apresentando valor de p significativo. O valor encontrado para Lambda (1,00) mostra a baixa discriminação entre as castas, podendo ser observado também pelas Distâncias de Mahalanobis calculadas entre rainhas, operárias e intermediárias (Tabela 40), a qual não apresentou significância.

Tabela 37– Médias determinadas para rainhas, operárias e intermediárias para cada variável morfométrica analisada do enxame II de *Protopolybia exigua exigua*.

Caracteres	Média ± Desvio Padrão					
	Rainhas (n=3)	Operárias (n=24)	Intermediárias (n=9)	Bonferroni R/O	Bonferroni R/I	Bonferroni O/I
HW	1,77 ± 0,03	1,77 ± 0,03	1,77 ± 0,04	#	#	#
IDM	0,66 ± 0,02	0,67 ± 0,02	0,67 ± 0,02	#	#	#
MSW	1,18 ± 0,04	1,20 ± 0,07	1,19 ± 0,03	#	#	#
T1AH	0,49 ± 0,08	0,49 ± 0,07	0,50 ± 0,08	#	#	#
T1L	1,09 ± 0,04	1,09 ± 0,07	1,07 ± 0,05	#	#	#
T2BW	1,47 ± 0,16	1,52 ± 0,07	1,47 ± 0,06	#	#	#
WL	2,27 ± 0,04	2,25 ± 0,05	2,22 ± 0,06	#	#	#
EST5H	1,35 ± 0,03	1,35 ± 0,04	1,35 ± 0,03	#	#	#
EST5V	0,53 ± 0,02	0,52 ± 0,02	0,52 ± 0,01	#	#	#
EST6H	1,01 ± 0,02	1,01 ± 0,04	1,00 ± 0,04	#	#	#
EST6V	0,67 ± 0,01	0,68 ± 0,02	0,68 ± 0,02	#	#	#

* $p < 0,001$; ** $p < 0,02$; *** $p < 0,05$; # Sem significância ($p > 0,05$)

Tabela 38 – Classificação da matriz das fêmeas após análise da função discriminante no enxame II de *Protopolybia exigua exigua*.

Classificação na matriz				
	% Correta	Rainha	Operária	Intermediária
Rainha	0	0	2	1
Operária	95,8	0	23	1
Intermediária	11,1	0	8	1
Total	66,7	0	33	3

Tabela 39 – Variáveis morfométricas discriminatórias entre rainhas e operárias do enxame de *Protopolybia exigua exigua*, reveladas pela análise da função discriminante. Os dados da análise são baseados em dados originais em mm.

Variável	λ de Wilks	F	p > F
T2BW	1,00	1,74	0,19

Tabela 40 – Distâncias de Mahalanobis encontradas para rainhas e operárias do enxame II de *Protopolybia exigua exigua*.

Relações	D ²	F	P > F
Rainha-Operária	0,38	1,01	0,32
Rainha-Intermediária	0,003	0,01	0,93
Intermediária-Operária	0,45	2,97	0,09

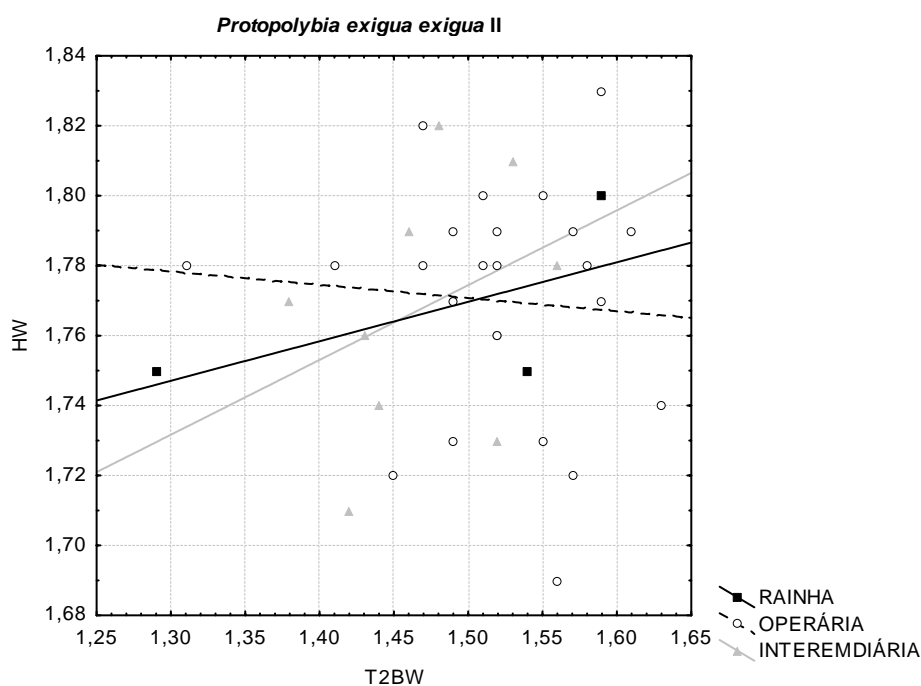


Figura 55 - Discriminação das castas do enxame II de *Protopolybia exigua exigua*, utilizando duas variáveis obtidas após a análise do discriminante. Quadrados = rainhas; Círculos = operárias; Triângulos = intermediárias.

Morfologia Externa

Não foi observada nenhuma diferença no padrão de coloração que diferisse rainhas de operárias e intermediárias.

Glândula de Richards

Como pode ser observado na Figura 56, o tamanho relativo da glândula de Richards difere entre as fêmeas do enxame II de *P. exigua exigua*. Pode-se notar que é mais desenvolvida em operárias e intermediárias do que em rainhas e que em intermediárias, provavelmente, parte de seu conteúdo havia sido utilizado (Figura 56 - C).

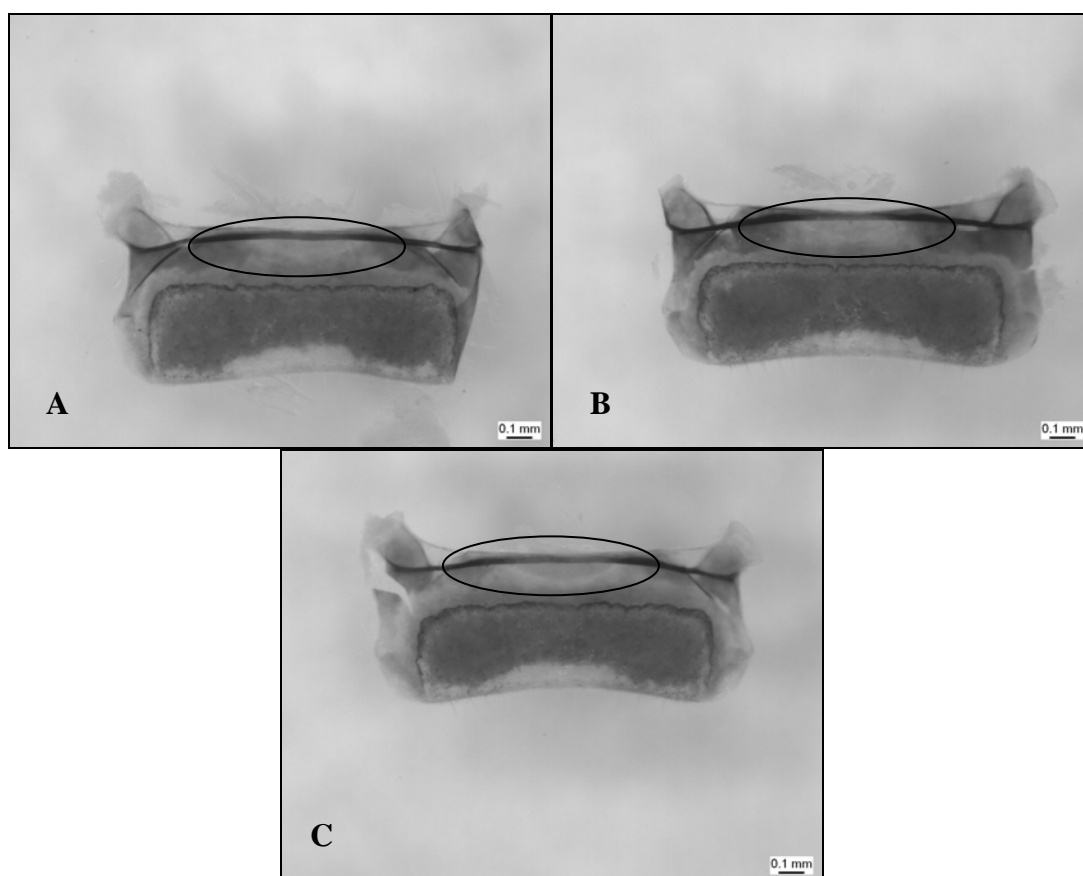


Figura 56. Visualização do apódema transverso do 5º esternito gastral do enxame II de *Protopolybia exigua*, indicando a presença da Glândula de Richards. A: Rainha; B: Operária; C: Intermediária.

DISCUSSÃO

Os enxames I e II de *P. exigua exigua* eram compostos por 92 e 94 indivíduos respectivamente (Tabelas 31 e 36). Intermediárias foram encontradas em ambos os enxames, entretanto, no enxame I, o número é muito maior. Rainhas no enxame I de *P. exigua exigua* representou 28,7% da população e no enxame II, rainhas representaram 3,2% do total do enxame, portanto, o enxame II, como observado por Richards & Richards (1951) e Richards (1978) estaria dentro da probabilidade de um típico enxame, o qual compreenderia 1-15% de rainhas. No entanto, o enxame I de *P. exigua exigua* apesar de não estar dentro dessa porcentagem, os mesmos autores observam que dentro dos enxames muita variação pode ser observada.

Algo interessante foi observado no enxame II de *P. exigua exigua*, pois além de machos serem encontrados acompanhando o enxame, uma grande quantidade deles foi observada (Tabela 36), onde a maioria deles eram jovens (Figura 52). Machos acompanhando enxames foram anteriormente observados apenas em enxames do gênero *Apoica* ((Ducke 1905 *apud* Richards 1978; Howard *et al.* 2002), o que poderia sugerir que estes machos estariam na tentativa de copular com as fêmeas, pois machos de *Synoeca surinama* esperam em arbustos próximos ao ninho, pela passagem das fêmeas na tentativa de copular (Castellón 1982), onde a cópula seria realizada durante a construção do ninho ou fora do ninho maternal como ocorre em espécies de clima tropical (Castellón 1982) e que segundo Litte (1976) em *Mischocyttarus mexicanus* e *Polistes erithrocephalus*, machos esperam sobre os ninhos em construção ou sobre flores onde as fêmeas são abundantes e receptivas.

Em relação à idade relativa das fêmeas, no enxame I de *P. exigua exigua* a maioria das fêmeas eram relativamente jovens e nenhum indivíduo em idade relativamente velha foi

observado (Figura 45), entretanto, no enxame II, todas as idades relativas foram observadas, sendo que as rainhas foram observadas com idade relativamente intermediária e avançada (Figura 51).

Dados sobre a idade relativa foram relacionados aos encontrados para glândula de Dufour (Figura 47 e 54) e para a quantidade relativa de tecido adiposo (Figura 46 e 53). Em relação à quantidade de tecido adiposo, é possível observar que, apesar da diferença das idades relativas encontradas nos dois enxames, pouca e média quantidade de tecido adiposo foram armazenadas por ambos (Figuras 46 e 53). Tal fato pode ser devido às jovens rainhas eclodirem com uma grande quantidade de tecido adiposo proveniente da alimentação larval, sendo estas, sobras do que foi consumido durante o processo de metamorfose, como observado por Cunha *et al.* (1983) em uma espécie de formiga. Com a progressão da idade, o conteúdo de tecido adiposo armazenado vai decrescendo.

Em relação ao tamanho relativo da glândula de Dufour, no enxame I de *P. exigua exigua* os quatro tipos pré-definidos foram observados, onde apenas nas rainhas foi observado o menor tamanho de glândula (Figura 47), no entanto, no enxame II de *P. exigua exigua*, apenas o tamanho 3 de glândula de Dufour foi observado, o que representaria um tamanho de glândula relativamente grande (Figura 54), pois apenas quatro tamanhos foram padronizados neste estudo. Provavelmente o que ocorra é que no enxame I de *P. exigua exigua*, como a maioria dos indivíduos eram jovens, o tamanho da glândula ainda não estivesse totalmente desenvolvido, pois como observado por Abdalla & Cruz-Landim (2001) em *Apis mellifera*, rainhas e operárias em idade relativamente mais jovens possuíam as menores glândulas da colônia, quando comparadas a rainhas mais velhas e operárias que estavam realizando forrageamento e aquelas que colocavam ovos, fato observado no enxame II de *P. exigua exigua*, onde rainhas relativamente mais velhas e com glândulas maiores foram observadas (Figura 54). Em relação às intermediárias, pode-se sugerir que ocorra como o observado em colônias de *Apis mellifera*,

onde estas fêmeas possivelmente imitem o “cheiro” das rainhas para que seus ovos passem pelo policiamento das operárias (Katzav-Gozansky *et al.* 1997).

Nos enxames de *P. exigua exigua*, o tamanho relativo da glândula de Richards foi observada (Figura 49 e 56), sugerindo que possivelmente a trilha de cheiro para o deslocamento do enxame para o ninho novo seja realizado com o auxílio da substância produzida nessas glândulas. Variações foram observadas em relação as fêmeas e a quantia das substâncias armazenadas (Figuras 49 e 56), o que segundo Richards (1978) as diferenças de coloração e quantia dessas secreções em rainhas e operárias em algumas espécies estaria relacionado ao papel na determinação das castas ou no comportamento específico desempenhado por elas.

Observando a relação da média dos caracteres medidos, o enxame I de *P. exigua exigua* evidenciou dois caracteres com diferenças estatisticamente significantes, onde operárias foram relativamente maiores do que intermediárias (Tabela 33), entretanto no enxame II de *P. exigua exigua* nenhum dos caracteres apresentou diferenças estatisticamente significantes (Tabelas 37). As Distâncias de Mahalanobis evidenciaram que ambos os enxames (Tabelas 35 e 40) não apresentaram diferenças significantes entre as fêmeas, o que pode ser visualizado através da comparação entre os grupos (Tabelas 34 e 38) e pelos valores encontrados para Lambda de Wilks (Tabelas 32 e 39), indicando, portanto sobreposição entre elas (Figuras 48 e 55). Então, *P. exigua exigua* apresentou fraca diferenciação morfológica como visto anteriormente por Noll *et al.* (1996), ao menos nos estágios iniciais do desenvolvimento de ninho quando comparados a espécies de *Agelaiia* (Evans & West-Eberhard 1970; Jeanne & Fagen 1974; Noll *et al.* 1997) e a presença de fêmeas intermediárias poderia indicar que estas fêmeas produziram ovos tróficos, com papel na circulação de energia dentro da colônia (Naumann 1970; Simões 1977).

A presença de fêmeas com ovários desenvolvidos, mas não inseminadas e a pouca diferenciação morfológica entre as castas, sugere que nesta espécie a diferenciação entre as castas seja pós-imaginal, como observado em *Parachartergus smithii* (Mateus *et al.* 1997) *P. fraternus* (Mateus *et al.* 2004), *Pseudopolybia difficilis* (Jeanne 1996b) *P. vespiceps* (Shima *et al.* 1998), *Chartergellus communis* (Mateus *et al.* 1999), *Brachygastra lecheguana* (Shima *et al.* 2000), *Synoeca cyanea* (Noda *et al.* 2003), *Metapolybia docilis* (Baio *et al.* 2003), *Protopolybia pumila* (Naumann 1970), *P. exigua exigua* (Noll *et al.* 1996), *P. chartergoides* (Nascimento 2003; Felippotti *et al.* 2007) e *Angiopolybia pallens* (Gelin *et al.* 2008). Outros gêneros que seguem o mesmo padrão podem ser encontrados em Noll *et al.* (2004).

GÊNERO *Polybia* Lepeletier

Polybia é um gênero muito familiar dentro dos Epiponini. Sua distribuição vai desde o México até a Argentina, sendo o mais abundantemente representado em número de indivíduos e suas colônias são provavelmente as mais encontradas, especialmente entre os gêneros que constroem ninhos onde cada favo é coberto com um envelope e sucedidos favos são construídos sob os envelopes daquele precedente (Jeanne 1991). Entre os diferentes subgêneros, a arquitetura dos ninhos tem uma grande variação de forma e tamanho, podendo ser construídos de fibra vegetal ou de barro. O gênero possui atualmente 58 espécies conhecidas, as quais estão divididas em 11 subgêneros (Carpenter *et al.* 2000) e o gênero está entre os mais bem estudados dentre todos os Polistinae (Jeanne 1991; West-Ebehard *et al.* 1995).

Polybia é muito importante nos estudos de regulação da divisão de trabalho (Jeanne 1986b; O'Donnell & Jeanne 1992). Operárias de *Polybia* tem desenvolvido polietismo temporal e exibem um alto grau de especialização de tarefas (Jeanne 1986b; O'Donnell 1998b, Karsai & Balazsi 2002). Subgrupos de complexas tarefas são finamente divididas entre o time de companheiras de ninho (Jeanne 1996a; Karsai & Wenzel 2000).

Polybia é um grande gênero compreendendo vários subgêneros: *Apopolybia*, *Cylindroeca*, *Formicicola*, *Furnariana*, *Hypopolybia*, *Myrapetra*, *Pedothea*, *Platypolybia*, *Polybia* e *Trichothorax*. Carpenter *et al.* (2000) incluiu *Synecoides* como um subgênero.

Polybia ebehardae Cooper 1993

Segundo Cooper (1993), *P. ebehardae* foi assim nomeada devido à contribuição de Mary Jane West-Ebehard através de seu conhecimento sobre a biologia das vespas sociais. A

descrição da biologia, segundo Cooper (1993) vem do holótipo tomado de varias séries de um ninho achado em floresta primária. O ninho estava suspenso em uma pequena raiz de um crescimento epífita em uma árvore com cerca de 3 metros de altura. O ninho era cônico, terminando em um “ponto em gota”, com 12 cm de comprimento e 5 a 6,5 cm de largura com uma entrada oval de 1 cm de altura por 0,5 cm de largura (Cooper 1993). O ninho continha três favos, sendo os dois primeiros construídos ao redor da raiz suspensa, o primeiro favo atado ao envelope externo, o segundo construído para o envelope do primeiro e o terceiro construído sobre o envelope cônico que cobria o segundo. O ninho era suave sem a presença de bolsos ou bolhas (Cooper 1993).

O enxame I estava em movimento e foi coletado em folhas de um arbusto, um ninho novo que continha apenas 2 favos só com ovos foi considerado o enxame II e outro ninho novo que continha apenas ovos foi considerado o enxame III.

RESULTADOS

ENXAME I – Nova Mutum/MT

Número de indivíduos, Desenvolvimento Ovariano e Inseminação

No enxame analisado os três tipos de desenvolvimento ovariano foram encontrados. Após a análise dos padrões do desenvolvimento ovariano e inseminação, as fêmeas foram classificadas como rainhas, operárias e intermediárias. Fêmeas com ovários do tipo A e tipo B de desenvolvimento ovariano não estavam inseminadas e foram classificadas como operárias e intermediárias, respectivamente. Fêmeas com tipo C de desenvolvimento

ovariano estavam inseminadas e, portanto foram classificadas como rainhas (Figura 57). Assim, o enxame I de *P. ebehardae* era composto de 105 indivíduos, dos quais 18 eram rainhas, 81 operárias e 6 intermediárias (Tabela 41), não sendo encontrados machos.

Tabela 41 – Quantidade de indivíduos encontrados no enxame I de *Polybia ebehardae* analisado.

Indivíduos \ Enxames	<i>Polybia ebehardae</i>
Rainhas	18
Operárias	81
Intermediárias	6
Macho	0
Total	105

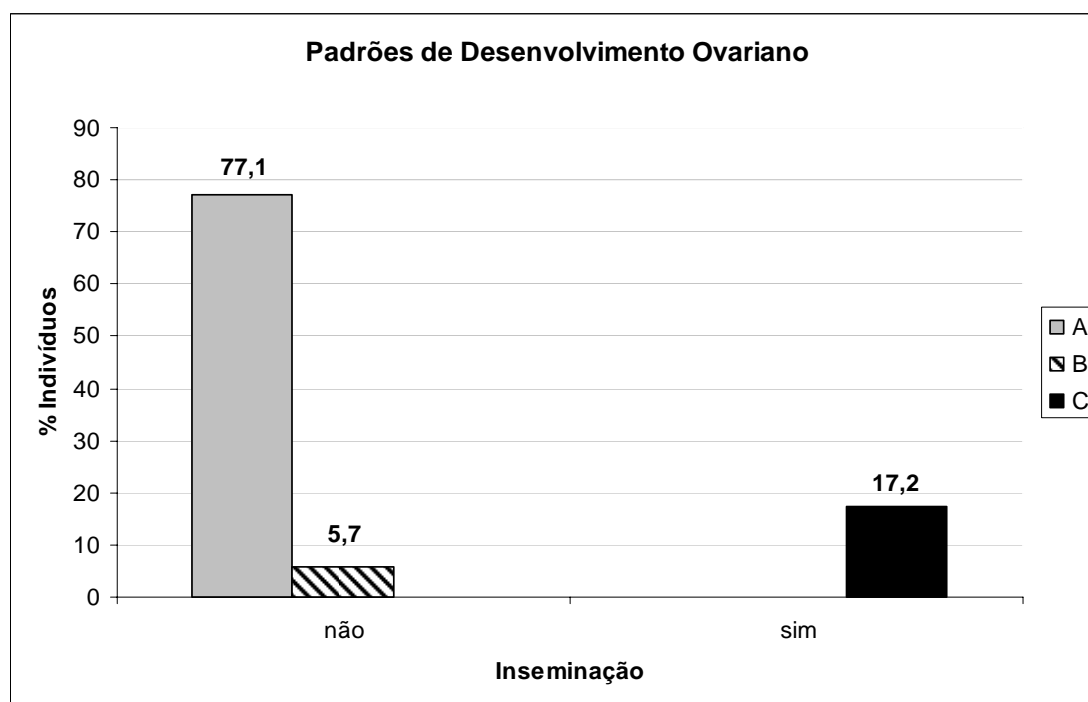


Figura 57 – Porcentagem de fêmeas encontradas no enxame I de *Polybia ebehardae* de acordo com o padrão de desenvolvimento ovariano e a inseminação. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Idade Relativa

O enxame era composto por indivíduos em idades intermediárias e relativamente avançadas (Figura 58). A maioria das rainhas (72,2%) e das operárias (57,9%) se encontrava em idade relativamente avançada. Entre as intermediárias 50% foi observada tendo idade intermediária e idade relativamente avançada (Figura 58).

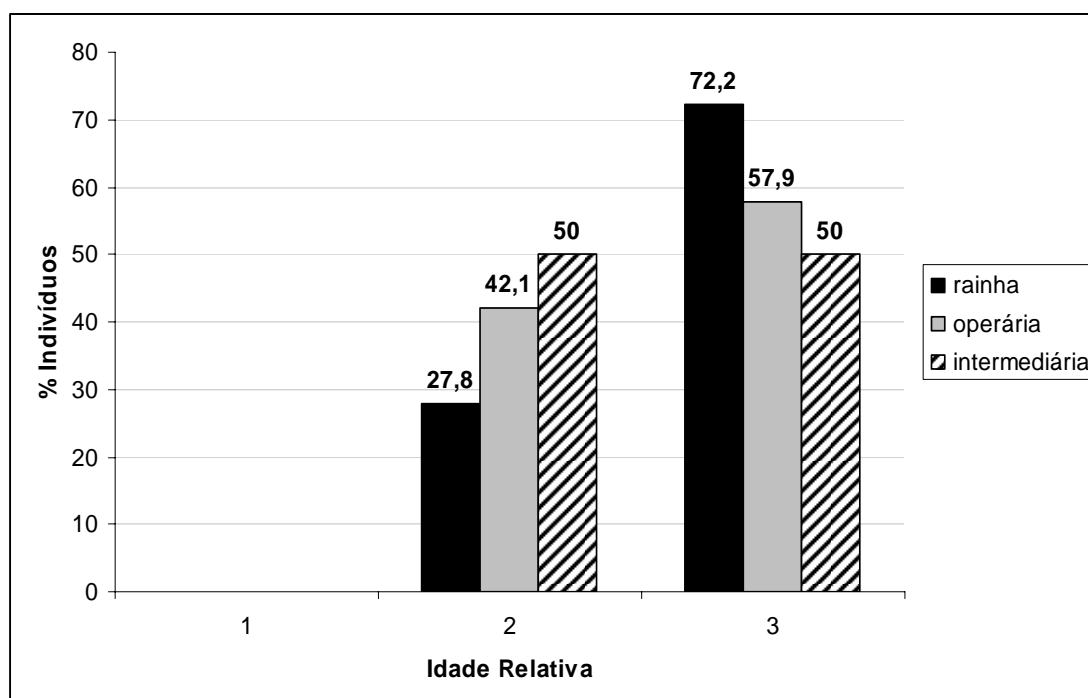


Figura 58 – Frequência de rainhas, operárias e intermediárias de acordo com a pigmentação do apódema transversal do 5º esternito gastral observados no enxame I de *Polybia ebehardae*. Todos os valores estão em porcentagem (%). 1- jovem; 2- idade intermediária; 3-velho.

Quantidade Relativa de Tecido Adiposo

A idade relativa das fêmeas do enxame I de *P. ebehardae* foi comparada com a quantidade relativa de tecido adiposo armazenado (Figura 59). A maioria das rainhas, tanto

em idade intermediária como em idade relativamente avançada foram observadas por conterem muito quantidade de tecido adiposo armazenado. Entre as operárias, todas as quantidades de tecido adiposo foram observadas em uma quantidade relativamente semelhante (Figura 59). Entre as intermediárias, a maioria das fêmeas de idade intermediária (33,3%) e a maioria das de idade relativamente avançada (33,3%) apresentou pouca e muita quantidade de tecido adiposo armazenado. As rainhas apresentaram pouca e média quantidade de tecido adiposo (Figura 59).

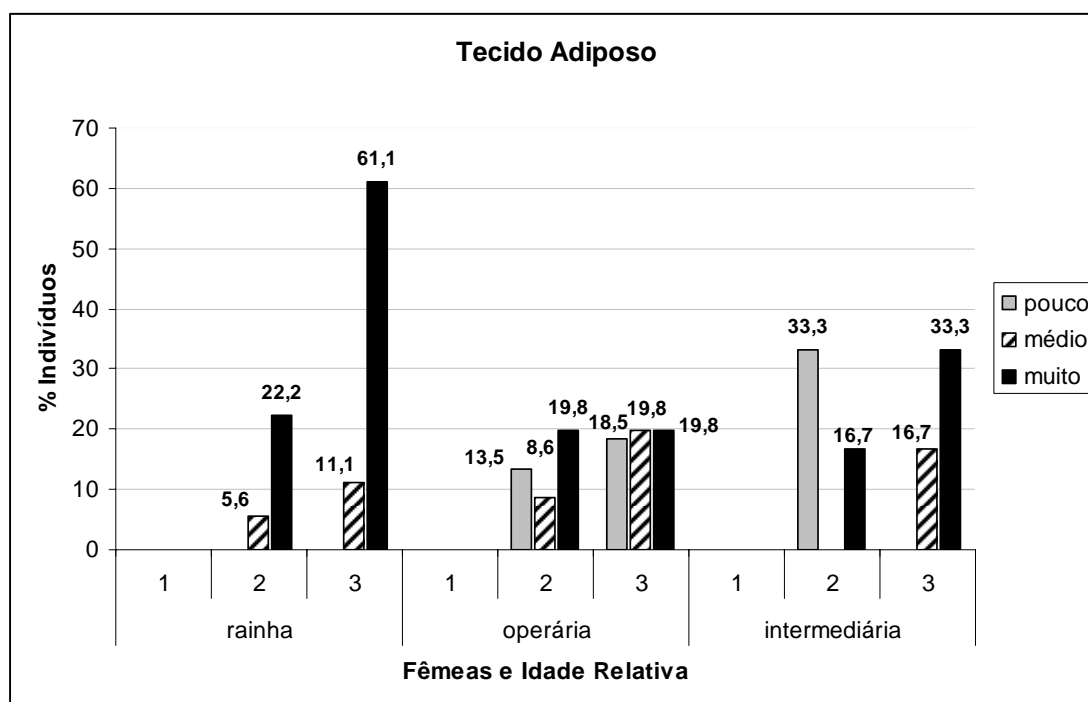


Figura 59 – Quantidade relativa de tecido adiposo encontrado no enxame I de *Polybia ebehardae* de acordo com a idade relativa. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Glândula de Dufour

Dentre os padrões de tamanho de glândula de Dufour, todos foram vistos no enxame I de *P. ebehardae* (Figura 60). A maioria das rainhas apresentaram tanto tamanho

relativo 3 quanto 4 de glândula de Dufour. As operárias apresentaram todos os tamanhos relativos, inclusive o menor tamanho (tamanho 1), mas a maioria apresentou tamanho 3 de glândula de Dufour, assim como as intermediárias (Figura 60).

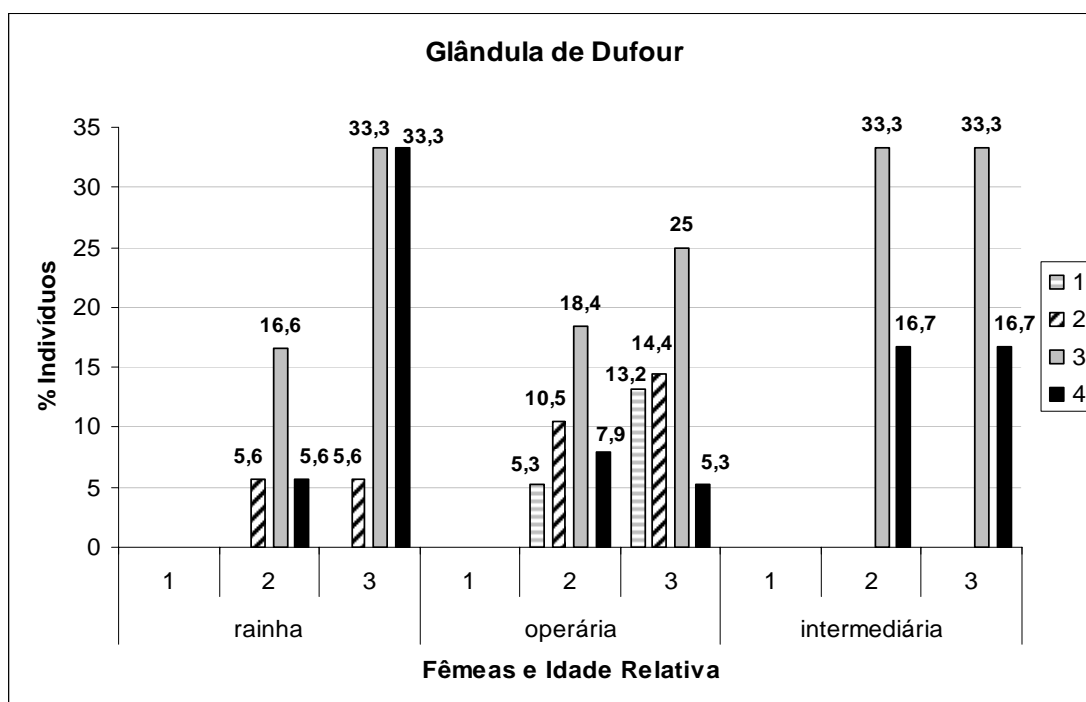


Figura 60 – Tamanho relativo da glândula de Dufour encontrada no enxame I de *Polybia ebehardae* de acordo com a idade relativa. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Análise Morfométrica

Da média dos onze caracteres medidos, quatro caracteres evidenciaram diferenças estatisticamente significantes (Tabela 42). Largura máxima da cabeça (HW) e comprimento da asa (WL) foram maiores em rainhas do que em operárias. Largura basal do tergo II (T2BW), comprimento da asa (WL) e largura do 6º esternito gastral (EST6H) foram maiores em intermediárias do que em operárias. A comparação dos grupos, após a análise do discriminante (Tabela 43) mostrou que as fêmeas foram classificadas parcialmente

corretas. Seis dos onze caracteres foram incluídos no modelo de análise do discriminante (Tabela 44). Largura do 5º esternito gastral (EST5H), largura do mesoscuto (MSW), altura basal do 1º tergo gastral (T1AH) e largura máxima da cabeça (HW) mostraram valores de p significantes. Os valores de Lambda de Wilks (em torno de 0,7) indicaram o baixo poder de discriminação entre as castas (Tabela 44; Figura 61). Distâncias de Mahalanobis (Tabela 45) mostraram que existe diferença significativa entre os grupos.

Tabela 42 – Médias determinadas para rainhas, operárias e intermediárias para cada variável morfométrica analisada do enxame I de *Polybia ebehardae*.

Caracteres	Média ± Desvio Padrão					
	Rainhas (n=18)	Operárias (n=76)	Intermediárias (n=6)	Bonferroni R/O	Bonferroni R/I	Bonferroni O/I
HW	3,34±0,04	3,27±0,08	3,33±0,08	*	#	#
IDM	1,36±0,04	1,34±0,06	1,37±0,05	#	#	#
MSW	2,20±0,11	2,17±0,11	2,32±0,04	#	#	**
T1AH	0,96±0,14	0,89±0,14	0,81±0,17	#	#	#
T1L	2,86±0,14	2,86±0,14	2,98±0,15	#	#	#
T2BW	2,90±0,13	2,79±0,15	2,92±0,20	**	#	#
WL	5,78±0,07	5,67±0,15	5,81±0,09	**	#	***
EST5H	3,07±0,06	2,98±0,09	3,07±0,03	**	#	***
EST5V	1,31±0,03	1,28±0,04	1,30±0,04	#	#	#
EST6H	2,18±0,05	2,14±0,06	2,23±0,08	#	#	**
EST6V	1,58±0,04	1,57±0,04	1,60±0,03	#	#	#

* $p < 0,001$; ** $p < 0,02$; *** $p < 0,05$; # Sem significância ($p > 0,05$)

Tabela 43 – Classificação da matriz das fêmeas após análise da função discriminante no enxame I de *Polybia ebehardae*.

Classificação na matriz				
	% Correta	Rainha	Operária	Intermediária
Rainha	33,3	6	12	0
Operária	93,4	4	71	1
Intermediária	16,7	0	5	1
Total	78	10	88	2

Tabela 44 – Variáveis morfométricas discriminatórias entre rainhas, operárias e intermediárias do enxame I de *Polybia ebehardae*, reveladas pela análise da função discriminante. Os dados da análise são baseados em dados originais em mm.

Variável	λ de Wilks	F	p > F
EST5H	0,69	5,49	0,01
MSW	0,70	6,14	0,003
T1AH	0,65	2,62	0,08
HW	0,66	3,30	0,04
IDM	0,64	1,67	0,19
T1L	0,63	1,19	0,31

Tabela 45 – Distâncias de Mahalanobis encontradas para rainhas, operárias e intermediárias do enxame I de *Polybia ebehardae*.

Relações	D ²	F	P > F
Rainha-Operária	2,20	5,05	< 0,001
Rainha-Intermediária	4,72	3,35	0,005
Intermediária-Operária	3,98	3,50	0,004

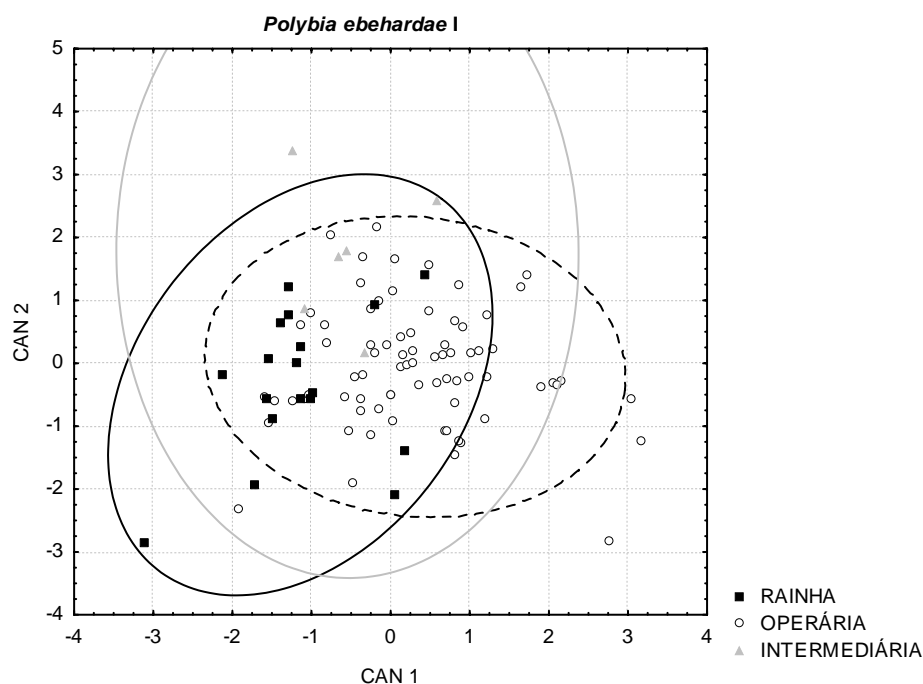


Figura 61 - Discriminação entre as castas do enxame I de *Polybia ebehardae*, baseado na análise canônica. Cada elipse representa 95% da variação.

Morfologia Externa

Não foram observadas diferenças em relação a morfologia externa entre rainhas, operárias e intermediárias.

Glândula de Richards

A glândula de Richards observada entre rainhas, operárias e intermediárias no exame I de *Polybia ebehardae* (Figura 62), mostrou que todas estavam com desenvolvimento semelhante.

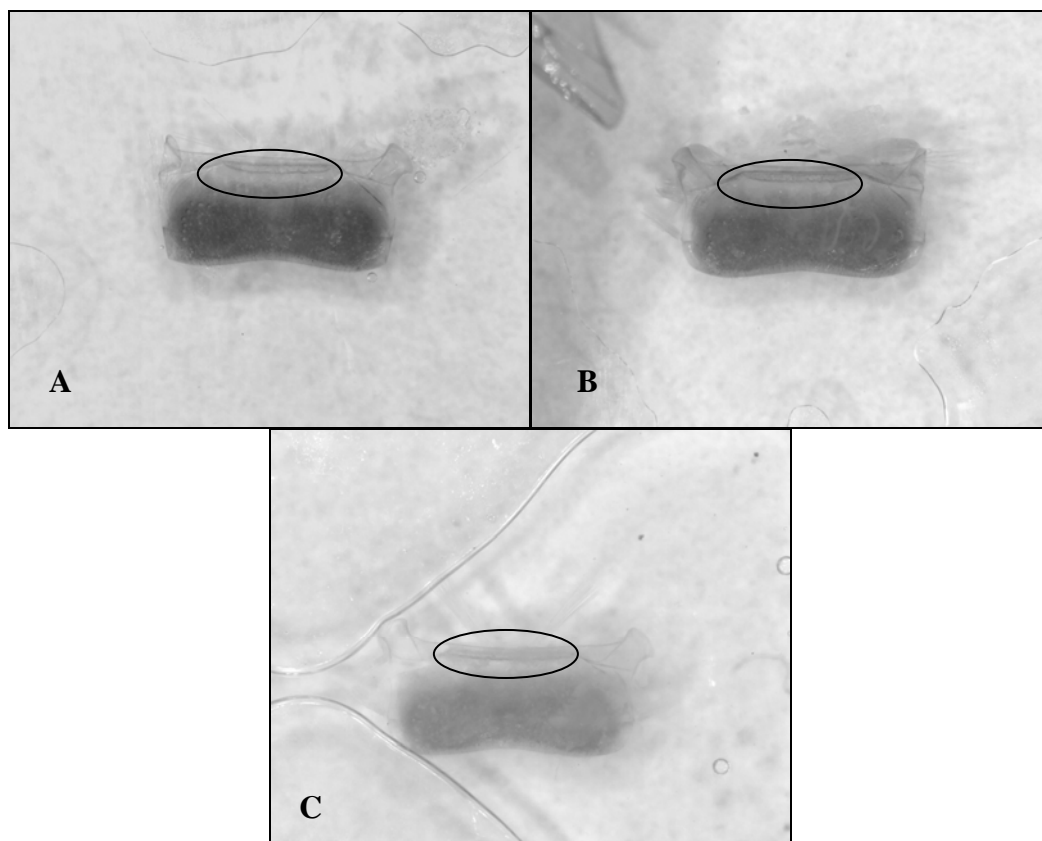


Figura 62. Visualização do apódema transverso do 5º esternito gastral de rainhas, operárias e intermediárias do enxame I de *Polybia ebehardae*, indicando a localização da Glândula de Richards. A: Rainha; B: Operária; C: Intermediária.

ENXAME II - Ribeirão Preto/SP

Número de indivíduos, Desenvolvimento Ovariano e Inseminação

No enxame II de *P. ebehardae* foram encontrados 88,9% das fêmeas com desenvolvimento ovariano de padrão A, 6,4% das fêmeas com padrão de ovário B e 4,7% com padrão C (Figura 63). Inseminação foi observada apenas nas fêmeas com padrão C de desenvolvimento ovariano, sendo denominadas por rainhas. Fêmeas com padrão de ovários A e B foram denominadas, respectivamente por operárias e intermediárias (Figura 63).

Assim, o enxame II de *P. ebehardae* era composto por 11 rainhas, 209 operárias e 15 intermediárias, não sendo encontrados machos (Tabela 46).

Tabela 46 – Quantidade de indivíduos encontrados no enxame II de *Polybia ebehardae* analisado.

Indivíduos \ Enxames	<i>Polybia ebehardae</i>
Rainhas	11
Operárias	209
Intermediárias	15
Macho	0
Total	235

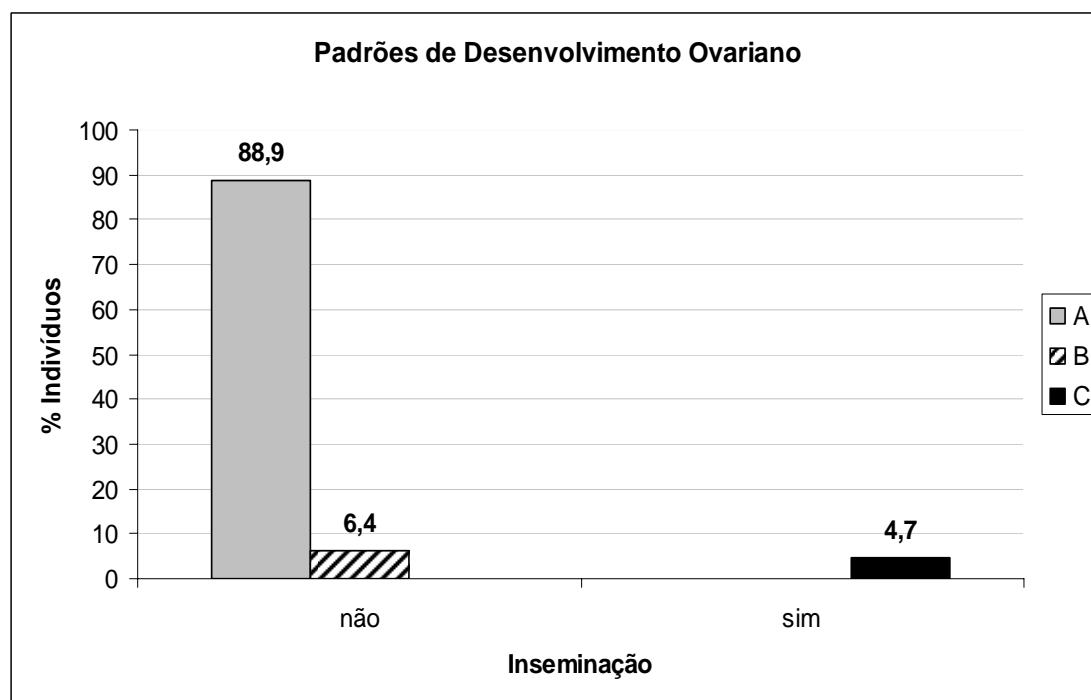


Figura 63 – Porcentagem de fêmeas encontradas no enxame II de *Polybia ebehardae* de acordo com o desenvolvimento ovariano e a inseminação. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Idade Relativa

Todas as fêmeas (rainhas, operárias e intermediárias) do enxame II de *P. ebehardae* se encontravam em idade relativamente avançada (Figura 64).

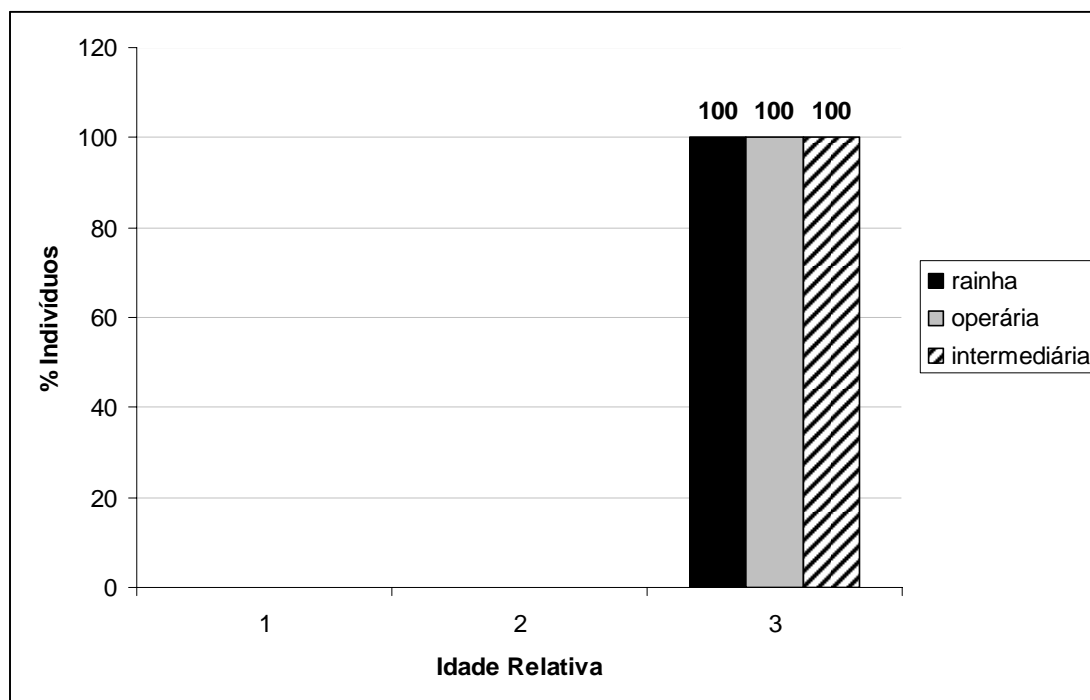


Figura 64 – Frequência de rainhas, operárias e intermediárias de acordo com a pigmentação do apódema transversal do 5º esternito gastral observados no enxame II de *Polybia ebehardae*. Todos os valores estão em porcentagem (%). 1- jovem; 2- idade intermediária; 3- velho.

Quantidade Relativa de Tecido Adiposo

A quantidade de tecido adiposo foi comparada com a idade relativa das fêmeas e assim a Figura 65 foi construída. A maioria das rainhas e das operárias possuía muita

quantidade de tecido adiposo armazenado, entretanto a maioria das intermediárias foi observada possuindo pouca quantidade de tecido adiposo armazenado (Figura 65).

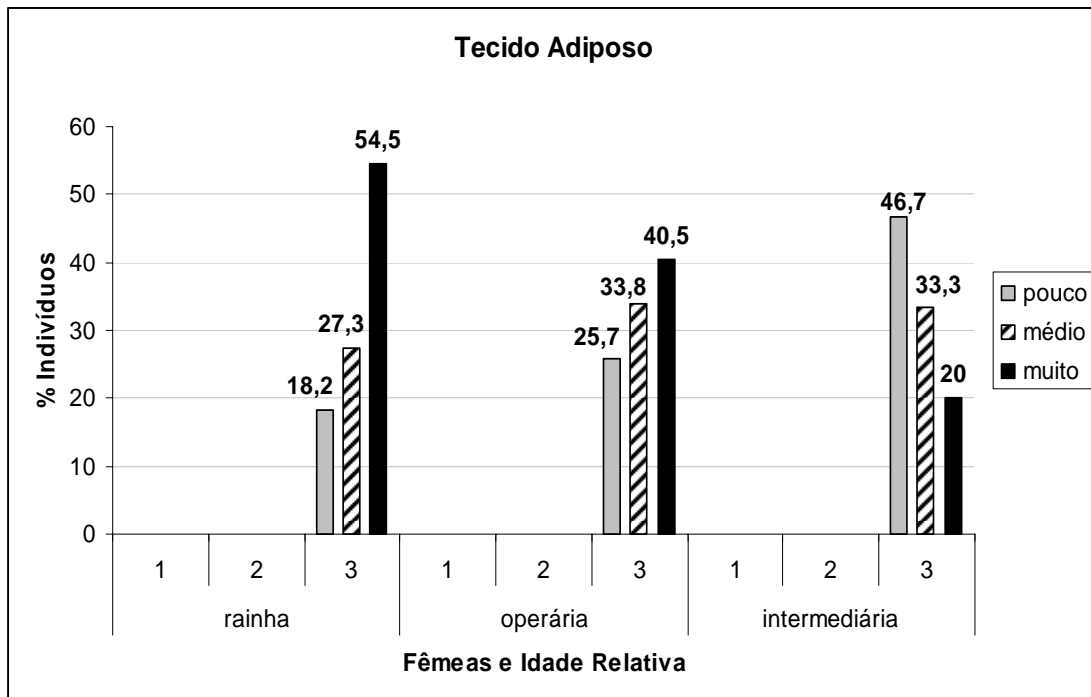


Figura 65 – Quantidade relativa de tecido adiposo encontrado no enxame II de *Polybia ebehardae* de acordo com a idade relativa. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Glândula de Dufour

O tamanho relativo da glândula de Dufour foi relacionado a idade relativa das fêmeas no enxame II de *P. ebehardae* (Figura 66). Assim, é possível observar que a maioria das rainhas, das operárias e das intermediárias foram observadas com tamanho 3 de glândula de Dufour (Figura 66), onde o tamanho 2 de glândula foi observado em operárias e intermediárias.

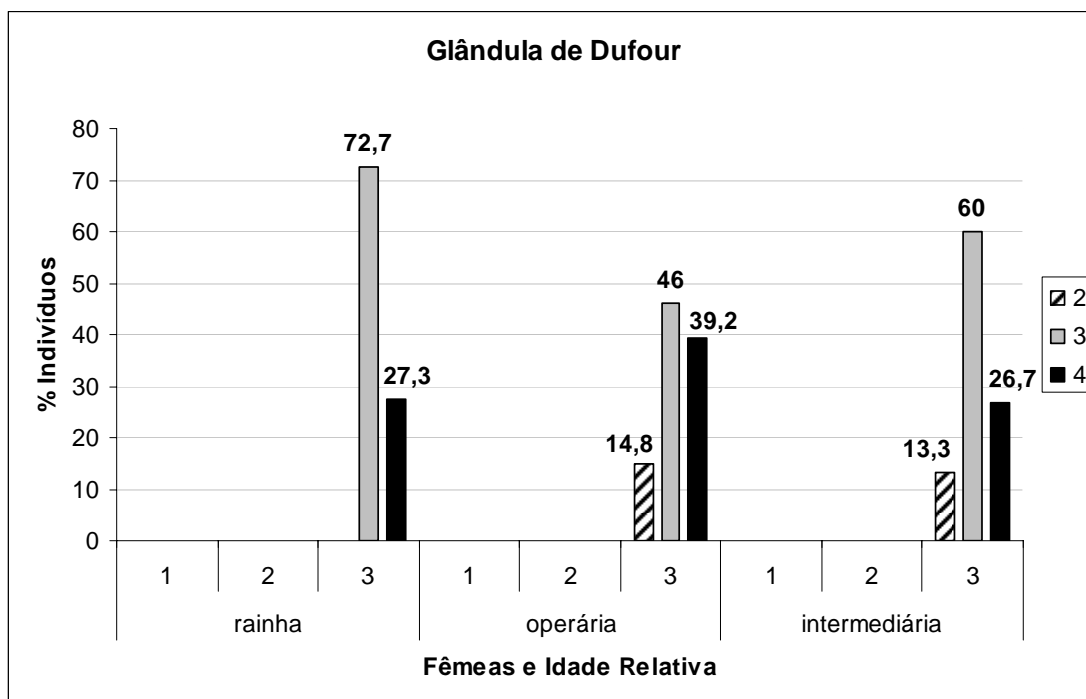


Figura 66 – Tamanho relativo da glândula de Dufour encontrada no enxame II de *Polybia ebehardae* de acordo com a idade relativa. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Análise Morfométrica

Da média dos onze caracteres medidos, apenas um caractere evidenciou diferença estatisticamente significativa (Tabela 47). Largura basal do terço II (T2BW) foi maior em operárias do que rainhas e maior em operárias do que em intermediárias.

A comparação dos grupos, após a análise do discriminante (Tabela 48) mostrou que as fêmeas foram classificadas parcialmente corretas.

Quatro dos onze caracteres foram incluídos no modelo de análise do discriminante (Tabela 49). Largura basal do terço II (T2BW), largura máxima da cabeça (HW) e distância mínima interorbital (IDM) mostraram valores de p significantes. Os valores de Lambda de Wilks (em torno de 0,8) indicaram o baixo poder de discriminação entre as castas (Tabela 49; Figura 67).

Distâncias de Mahalanobis (Tabela 50) mostraram que existe diferença significativa entre operárias e intermediárias.

Tabela 47 – Médias determinadas para rainhas, operárias e intermediárias para cada variável morfométrica analisada do enxame II de *Polybia ebehardae*.

Caracteres	Média ± Desvio Padrão					
	Rainhas (n= 11)	Operárias (n=74)	Intermediárias (n=15)	Bonferroni R/O	Bonferroni R/I	Bonferroni O/I
HW	3,30±0,07	3,33±0,12	3,26±0,13	#	#	#
IDM	1,36±0,05	1,39±0,06	1,38±0,08	#	#	#
MSW	2,28±0,15	2,32±0,13	2,29±0,13	#	#	#
T1AH	2,46±0,93	2,39±0,96	2,23±0,98	#	#	#
T1L	1,53±0,97	1,49±0,88	1,58±0,85	#	#	#
T2BW	2,89±0,15	3,04±0,16	2,91±0,22	**	#	**
WL	5,88±0,20	5,90±0,28	5,82±0,24	#	#	#
EST5H	2,97±0,12	2,99±0,13	2,98±0,12	#	#	#
EST5V	1,36±0,07	1,37±0,06	1,35±0,06	#	#	#
EST6H	2,18±0,07	2,44±2,28	2,18±0,10	#	#	#
EST6V	1,65±0,04	1,64±0,08	1,65±0,05	#	#	#

* $p < 0,001$; ** $p < 0,02$; *** $p < 0,05$; # Sem significância ($p > 0,05$)

Tabela 48 – Classificação da matriz das fêmeas após análise da função discriminante no enxame II de *Polybia ebehardae*.

Classificação na matriz				
	% Correta	Rainha	Operária	Intermediária
Rainha	18,2	2	9	0
Operária	94,6	1	70	3
Intermediária	20	1	11	3
Total	75	4	90	6

Tabela 49 – Variáveis morfométricas discriminatórias entre rainhas, operárias e intermediárias do enxame II de *Polybia ebehardae*, reveladas pela análise da função discriminante. Os dados da análise são baseados em dados originais em mm.

Variável	λ de Wilks	F	p > F
T2BW	0,86	5,02	0,01
HW	0,86	4,72	0,01
IDM	0,85	4,11	0,02
EST6V	0,81	1,47	0,24

Tabela 50 – Distâncias de Mahalanobis encontradas para rainhas, operárias e intermediárias do enxame II de *Polybia ebehardae*.

Relações	D ²	F	P > F
Rainha-Operária	1,02	2,36	0,06
Rainha-Intermediária	1,45	2,22	0,07
Intermediária-Operária	1,36	4,09	0,01

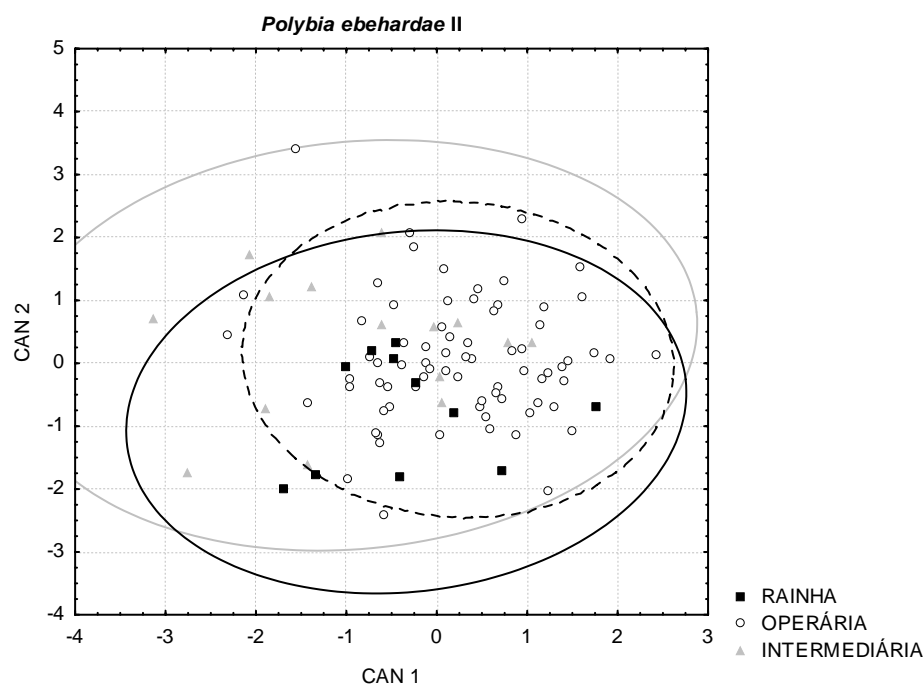


Figura 67- Discriminação entre as castas do enxame II de *Polybia ebehardae*, baseado na análise canônica. Cada elipse representa 95% da variação.

Morfologia Externa

Nenhuma diferença significativa na morfologia externa entre rainhas, operárias e intermediárias foi observada.

Glândula de Richards

A glândula de Richards analisada em rainhas, operárias e intermediárias no exame II de *Polybia ebehardae* (Figura 68), mostrou aparentemente semelhança quanto o seu desenvolvimento.

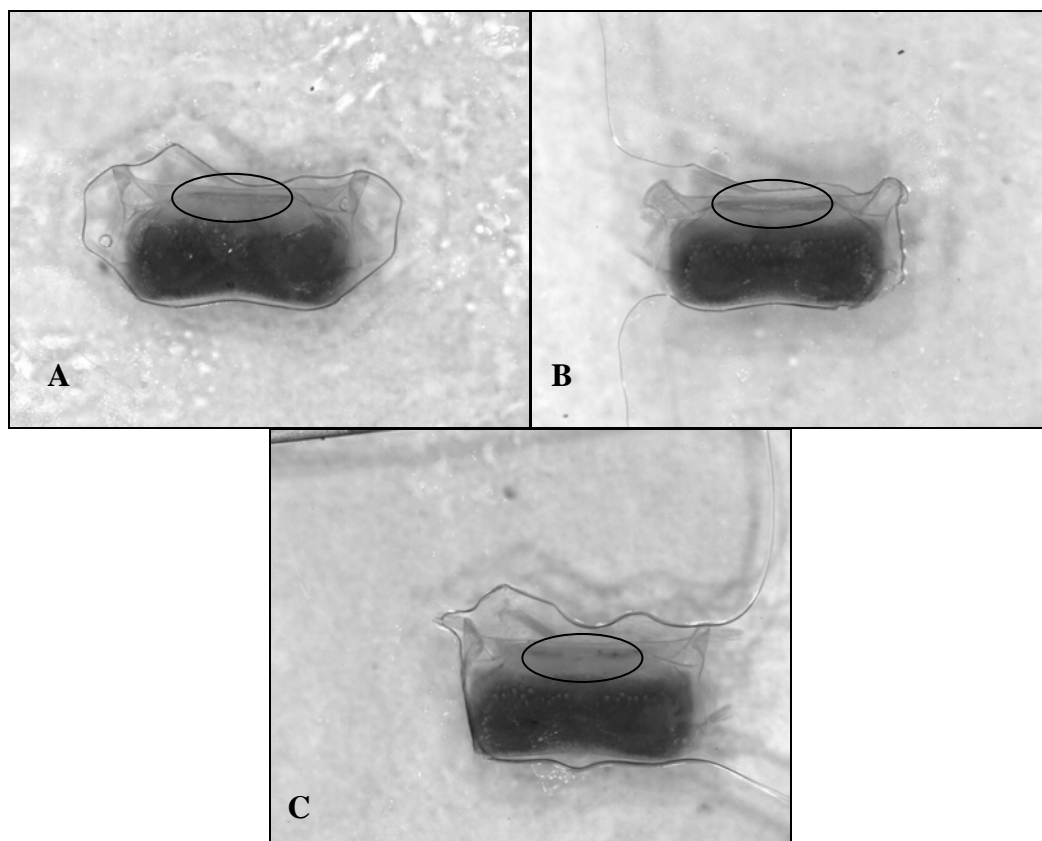


Figura 68. Visualização do apódema transverso do 5º esternito gastral do enxame II de *Polybia ebehardae*, indicando a localização da Glândula de Richards. A: Rainha; B: Operária; C: Intermediária.

ENXAME III - Nova Mutum/MT

Número de indivíduos, Desenvolvimento Ovariano e Inseminação

Fêmeas do enxame III de *P. ebehardae* foram classificadas de acordo com os padrões de desenvolvimento ovariano observado. Padrão A de desenvolvimento ovariano foi observado em 88,9% das fêmeas, padrão B foi observado em 6,4% das fêmeas e 4,7% apresentou padrão C de desenvolvimento ovariano (Figura 69). Inseminação foi observada apenas nas fêmeas com padrão C de desenvolvimento ovariano, sendo estas denominadas por rainhas. Fêmeas com padrão A e B de desenvolvimento não estavam inseminadas e

assim, denominadas respectivamente por operárias e intermediárias. Assim, o enxame III de *P. ebehardae* era composto por 235 indivíduos, dos quais, 11 eram rainhas, 209 operárias e 15 intermediárias, não sendo encontrados machos (Tabela 51).

Tabela 51 – Quantidade de indivíduos encontrados no enxame III de *Polybia ebehardae* analisado.

Indivíduos \ Enxame	<i>Polybia ebehardae</i>
Rainhas	8
Operárias	226
Intermediárias	9
Macho	0
Total	243

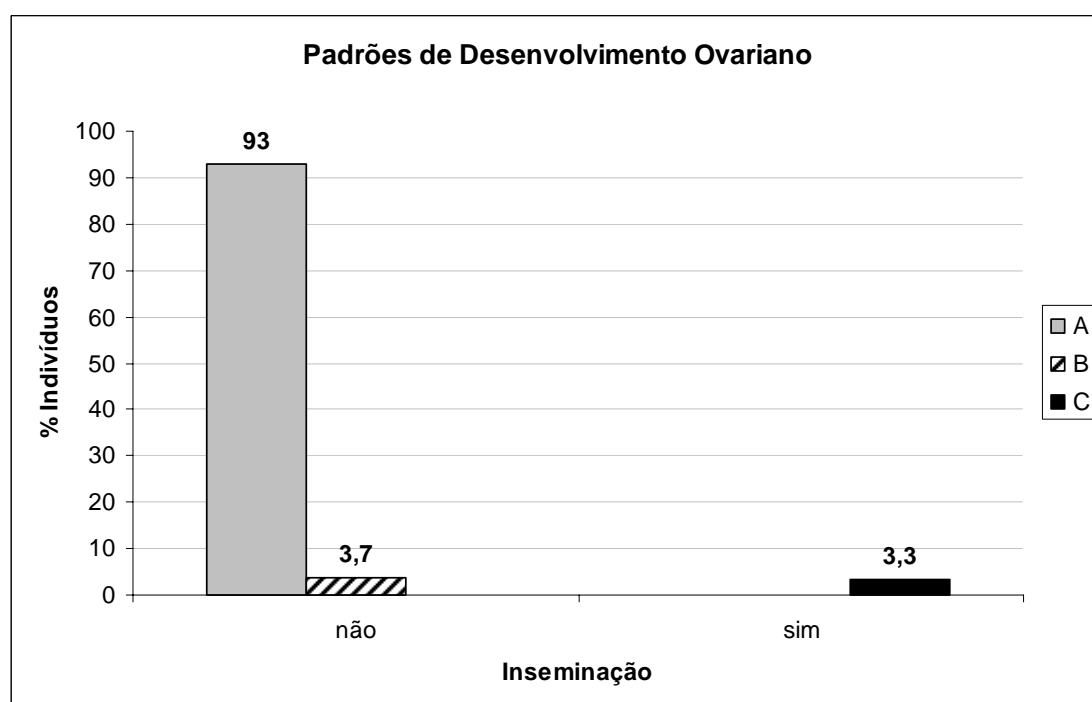


Figura 69 – Porcentagem de fêmeas encontradas no enxame III de *Polybia ebehardae* de acordo com o padrão de desenvolvimento ovariano e a inseminação. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Idade Relativa

De acordo com a idade relativa das fêmeas, foi possível observar que todas as rainhas, a maioria das operárias e todas as intermediárias se encontravam em idade relativamente avançada (Figura 70). Entretanto, 12% das operárias foram observadas em idade intermediária (Figura 70).

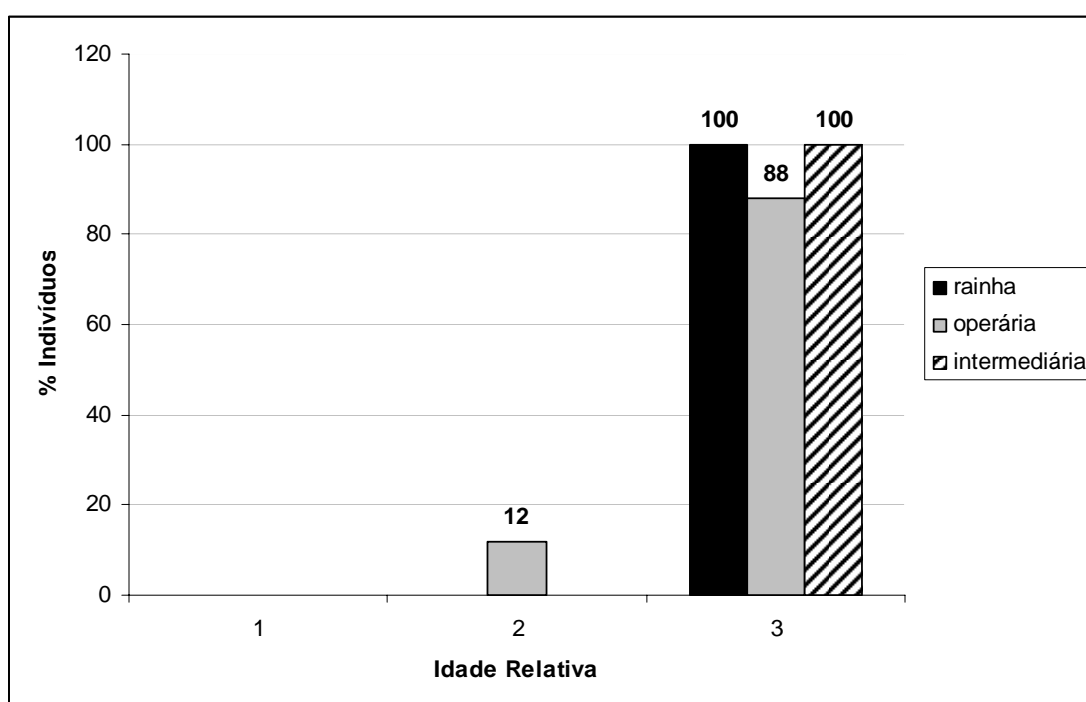


Figura 70 – Frequência de rainhas, operárias e intermediárias de acordo com a pigmentação do 5º esternito gastral observados no enxame III de *Polybia ebehardae*. Todos os valores estão em porcentagem (%). 1- jovem; 2- idade intermediária; 3-velho.

Quantidade Relativa de Tecido Adiposo

A quantidade de tecido adiposo foi relacionada a idade relativa das fêmeas, sendo portanto, construída a Figura 71. Todas as rainhas apresentaram muita quantidade de tecido

adiposo. Entre as intermediárias, a maioria apresentou muita quantidade de tecido adiposo (77,8%), mas média quantidade (22,2%) também foi observada. Entre as operárias, a maioria apresentou muita quantidade de tecido adiposo (42,3%). Apenas pouca quantidade (25,5%) foi observada (Figura 71).

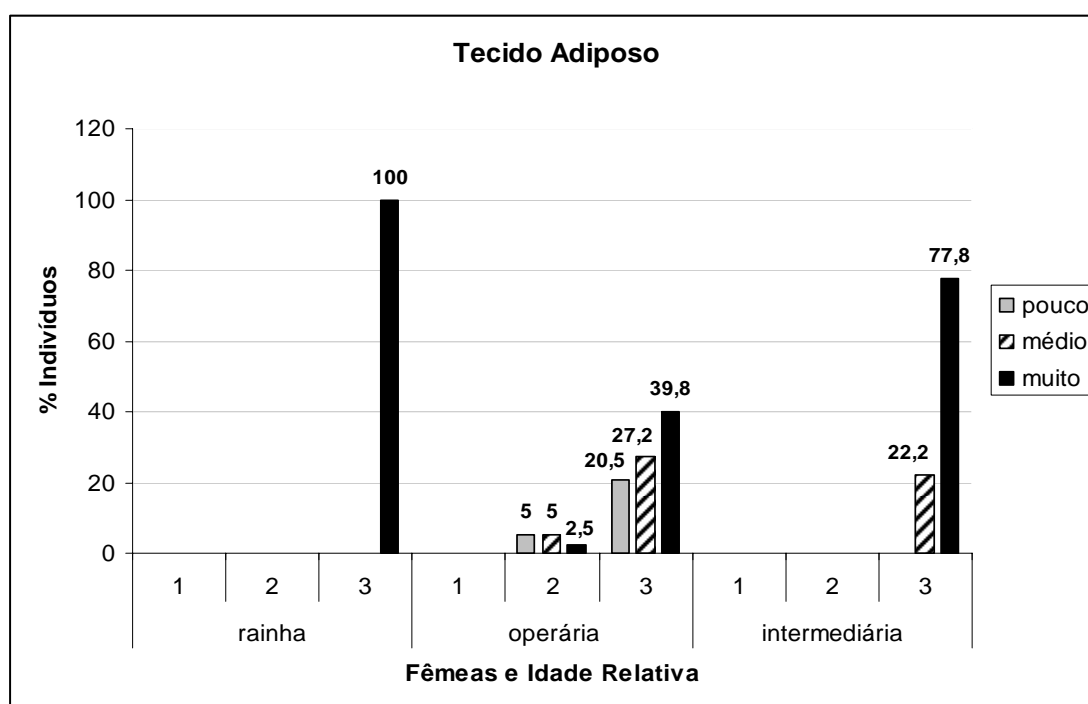


Figura 71- Quantidade relativa de tecido adiposo encontrado no enxame III de *Polybia ebehardae* de acordo com a idade relativa. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Glândula de Dufour

O tamanho da glândula de Dufour foi relacionada a idade relativa das fêmeas (Figura 72). Rainhas, operárias e intermediárias foram observadas com glândulas de tamanho 3 e 4 (Figura 72), onde maioria delas apresentaram tamanho 3 de glândula de Dufour. Entre as operárias, tamanho 2 de glândula de Dufour foi observado (Figura 72).

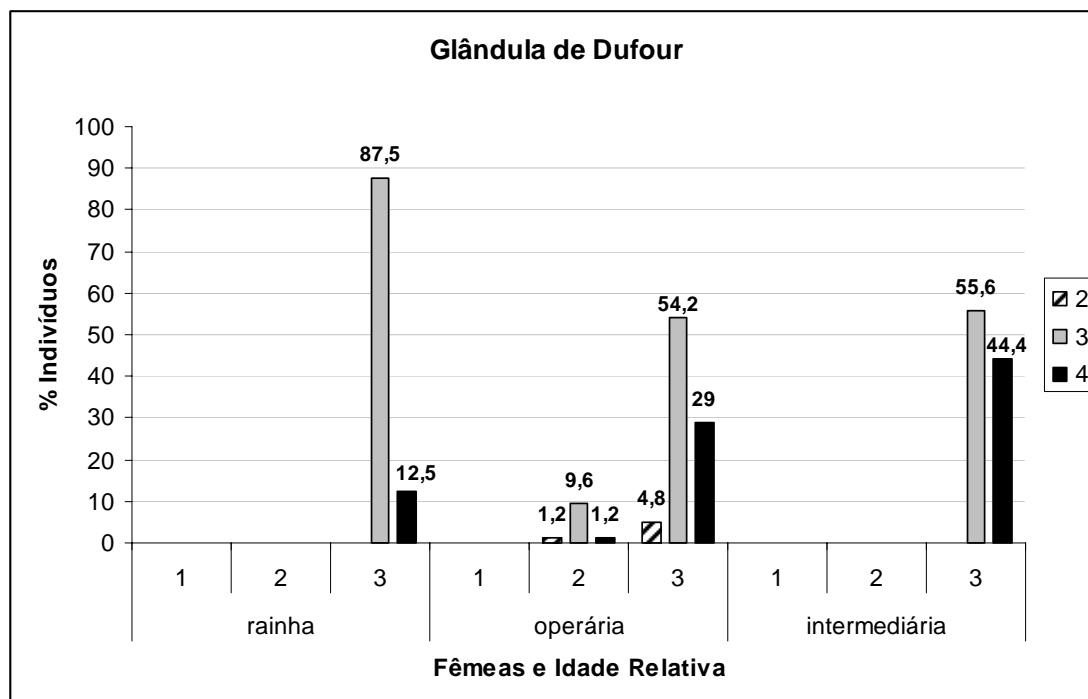


Figura 72 – Tamanho relativo da glândula de Dufour encontrada no enxame III de *Polybia ebehardae* de acordo com a idade relativa. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Análise Morfométrica

Da média dos onze caracteres medidos, apenas um caractere evidenciou diferença estatisticamente significantes (Tabela 52). Altura basal do 1º terço gastral (T1AH) foi maior em rainhas do que em operárias.

A comparação dos grupos, após a análise do discriminante (Tabela 53) mostrou que as fêmeas foram classificadas parcialmente corretas.

Três dos onze caracteres foram incluídos no modelo de análise do discriminante (Tabela 54). Altura basal do 1º terço gastral (T1AH), altura do 6º esternito gastral (EST6V) e largura do 5º esternito gastral (EST5H) mostraram valores de p significantes. Os valores de Lambda de Wilks (em torno de 0,9) indicaram o baixo poder de discriminação entre as castas (Tabela 54; Figura 73).

Distâncias de Mahalanobis (Tabela 55) mostraram que existe diferença significativa entre rainhas e operárias.

Tabela 52 – Médias determinadas para rainhas, operárias e intermediárias para cada variável morfométrica analisada do enxame III de *Polybia ebehardae*.

Caracteres	Média ± Desvio Padrão					
	Rainhas (n=8)	Operárias (n=83)	Intermediárias (n=9)	Bonferroni R/O	Bonferroni R/I	Bonferroni O/I
HW	3,35±0,12	3,26±0,11	3,28±0,09	#	#	#
IDM	1,33±0,05	1,32±0,06	1,35±0,04	#	#	#
MSW	2,24±0,11	2,33±2,08	2,13±0,07	#	#	#
T1AH	3,00±0,16	2,87±0,15	2,88±0,08	***	#	#
T1L	0,97±0,12	0,94±0,13	0,97±0,11	#	#	#
T2BW	2,89±0,13	2,83±0,16	2,81±0,14	#	#	#
WL	5,66±0,30	5,62±0,27	5,64±0,17	#	#	#
EST5H	2,99±0,25	2,93±0,15	2,99±0,08	#	#	#
EST5V	1,32±0,10	1,30±0,07	1,29±0,03	#	#	#
EST6H	2,14±0,11	2,11±0,12	2,13±0,06	#	#	#
EST6V	1,53±0,08	1,55±0,07	1,55±0,05	#	#	#

* $p < 0,001$; ** $p < 0,02$; *** $p < 0,05$; # Sem significância ($p > 0,05$)

Tabela 53 – Classificação da matriz das fêmeas após análise da função discriminante no enxame III de *Polybia ebehardae*.

Classificação na matriz				
	% Correta	Rainha	Operária	Intermediária
Rainha	25	2	6	0
Operária	97,6	2	81	0
Intermediária	0	0	9	0
Total	83	4	96	0

Tabela 54 – Variáveis morfométricas discriminatórias entre rainhas, operárias e intermediárias do enxame III de *Polybia ebehardae*, reveladas pela análise da função discriminante. Os dados da análise são baseados em dados originais em mm.

Variável	λ de Wilks	F	p > F
T1AH	0,87	3,10	0,05
EST6V	0,93	6,26	0,003
EST5H	0,89	4,27	0,02

Tabela 55 – Distâncias de Mahalanobis encontradas para rainhas, operárias e intermediárias do enxame III de *Polybia ebehardae*.

Relações	D ²	F	P > F
Rainha-Operária	2,29	5,45	0,002
Rainha-Intermediária	1,07	1,48	0,22
Intermediária-Operária	0,65	1,71	0,17

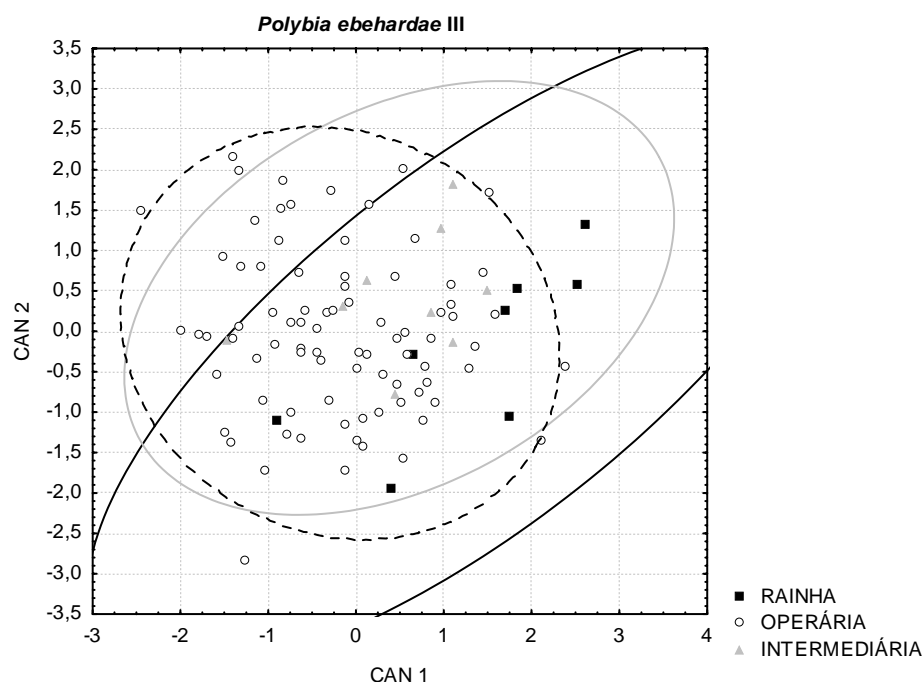


Figura 73 - Discriminação entre as castas do enxame III de *Polybia ebehardae*, baseado na análise canônica. Cada elipse representa 95% da variação.

Morfologia Externa

Nenhuma diferença entre rainhas, operárias e intermediárias foi observada em relação a morfologia externa.

Glândula de Richards

A análise do apódema transverso do quinto esternito gastral revelou que a glândula de Richards em rainhas estava mais desenvolvida que em operárias no enxame III de *P. ebehardae* (Figura 74).

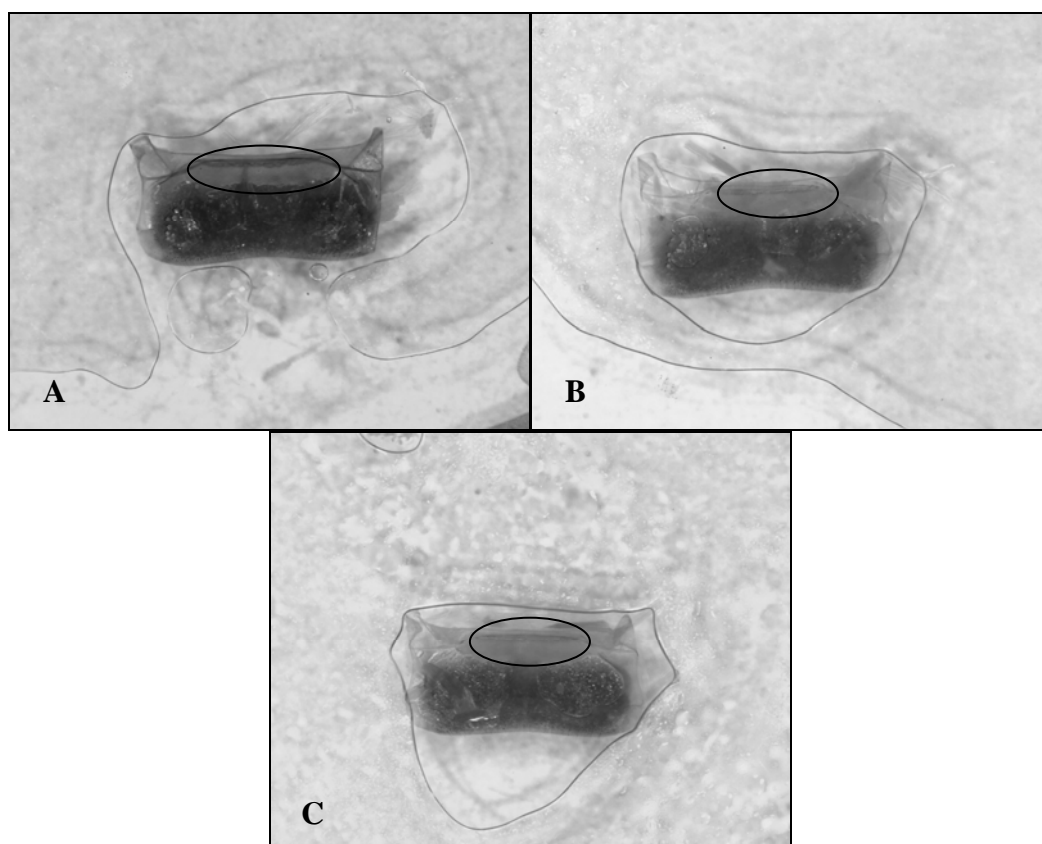


Figura 74. Visualização do apódema transverso do 5 ° esternito gastral do enxame III de *Polybia ebehardae*, indicando a localização da Glândula de Richards. A: Rainha; B: Operária.

***Polybia paulista* von Ihering, 1896**

Colônias de *P. paulista* podem potencialmente durar por mais do que um ano com continua nidificação, mas a longevidade colonial normalmente é menor do que um ano (Simões & Mechi 1983). Esta espécie constrói vários favos de cria empilhados em sucessão (Richards 1978; Itô *et al.* 1997 *apud* Kudô *et al.* 2003) e o tamanho colonial normalmente excede 1000 indivíduos (Machado 1984; Noll & Zucchi 2000).

Em particular, os três primeiros favos e o envelope que cobre esses favos são rapidamente completados dentro de 3-4 dias após a iniciação da colônia (Kudô *et al.* 2003). Após a iniciação da colônia, enquanto muitos indivíduos estão realizando tarefas de construção de ninho, um grande número de indivíduos ficam agrupados adjacentes ao ninho. Segundo Kudô *et al.* (2003), as vespas que ficavam agrupadas ao redor do ninho são mais agressivas, especialmente depois da iniciação da colônia, e o tamanho do agrupamento decresce gradualmente com o desenvolvimento da colônia.

O enxame I estava iniciando o primeiro favo e foi coletado no Campus da USP em Ribeirão Preto, São Paulo em 28 de janeiro de 2003. O enxame II estava em processo de migração, a população estava agrupado em uma folha de arbusto e foi coletado no município de Pedregulho, São Paulo em 26 de setembro de 2007.

RESULTADOS

ENXAME I – Ribeirão Preto/SP

Número de indivíduos, Desenvolvimento Ovariano e Inseminação

No enxame I de *P. paulista* dois padrões de desenvolvimento ovariano foram observados (Figura 75), padrão A e C. Uma vez que apenas inseminação foi observada em fêmeas

com padrão de ovário C, essas foram denominadas por rainhas. Portanto, fêmeas com padrão A de desenvolvimento ovariano foram denominadas por operárias (Figura 75). Assim, o enxame I de *P. paulista* era composto por 168 indivíduos, sendo 6 rainhas e 162 operárias (Tabela 56).

Tabela 56 – Quantidade de indivíduos encontrados no enxame I de *Polybia paulista* analisado.

Indivíduos \ Enxames	<i>Polybia paulista</i>
Rainhas	6
Operárias	162
Intermediária	0
Macho	0
Total	168

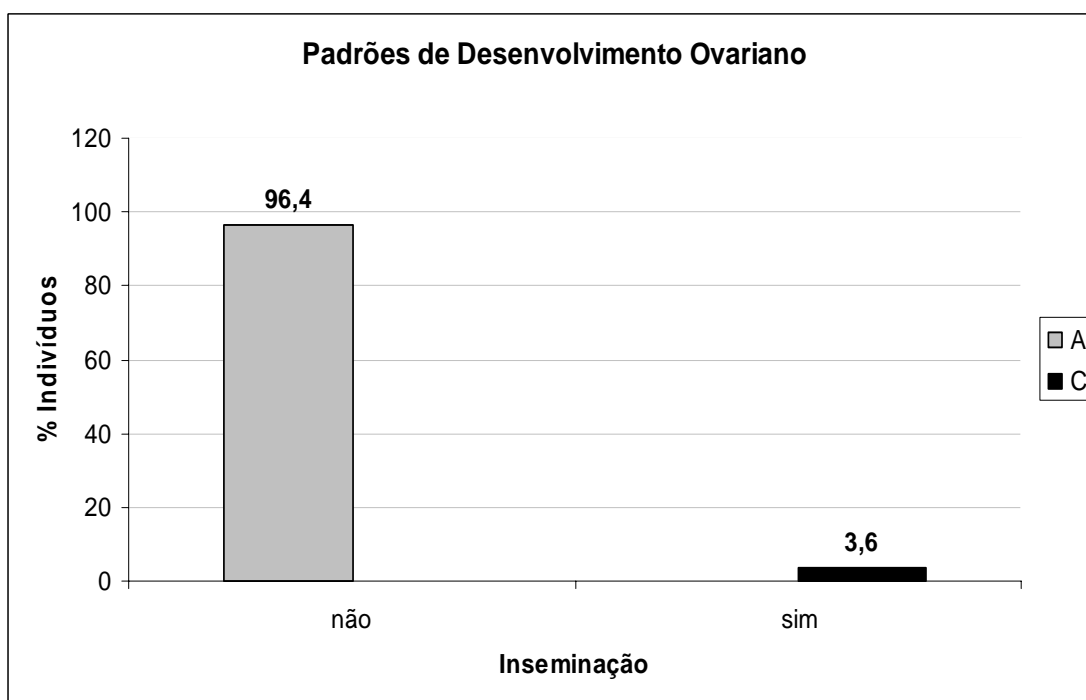


Figura 75 – Porcentagem de fêmeas encontradas no enxame I de *Polybia paulista* de acordo com o desenvolvimento ovariano e a inseminação. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Idade Relativa

Rainhas e operárias do enxame I de *P. paulista* estavam em idade relativamente avançada (Figura 76).

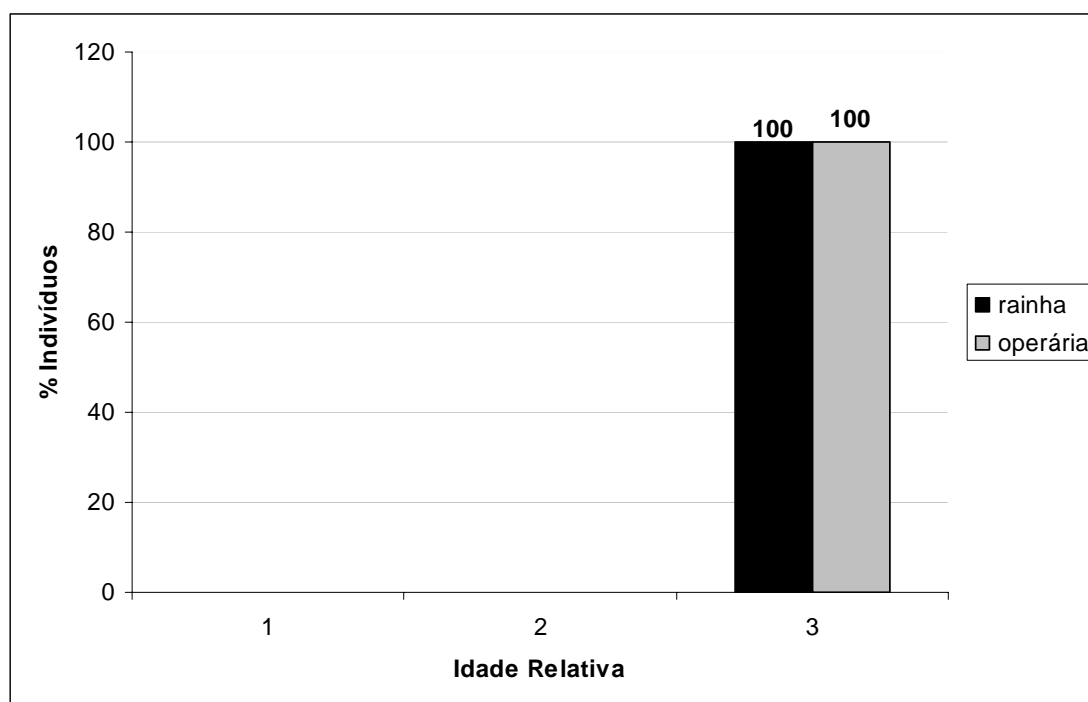


Figura 76 – Frequência de rainhas e operárias de acordo com a pigmentação do apódema transversal do 5º esternito gastral observados no enxame I de *Polybia paulista*. Todos os valores estão em porcentagem (%). 1- jovem; 2- idade intermediária; 3-velho.

Quantidade Relativa de Tecido Adiposo

As quantidades relativas de tecido adiposo foram relacionadas a idade relativa das fêmeas (Figura 77). Todas as quantidades relativas foram observadas no enxame I de *P. paulista* (Figura 77), onde a maioria das rainhas apresentou média quantidade de tecido

adiposo e a maioria das operárias apresentou pouca quantidade de tecido adiposo armazenado (Figura 77).

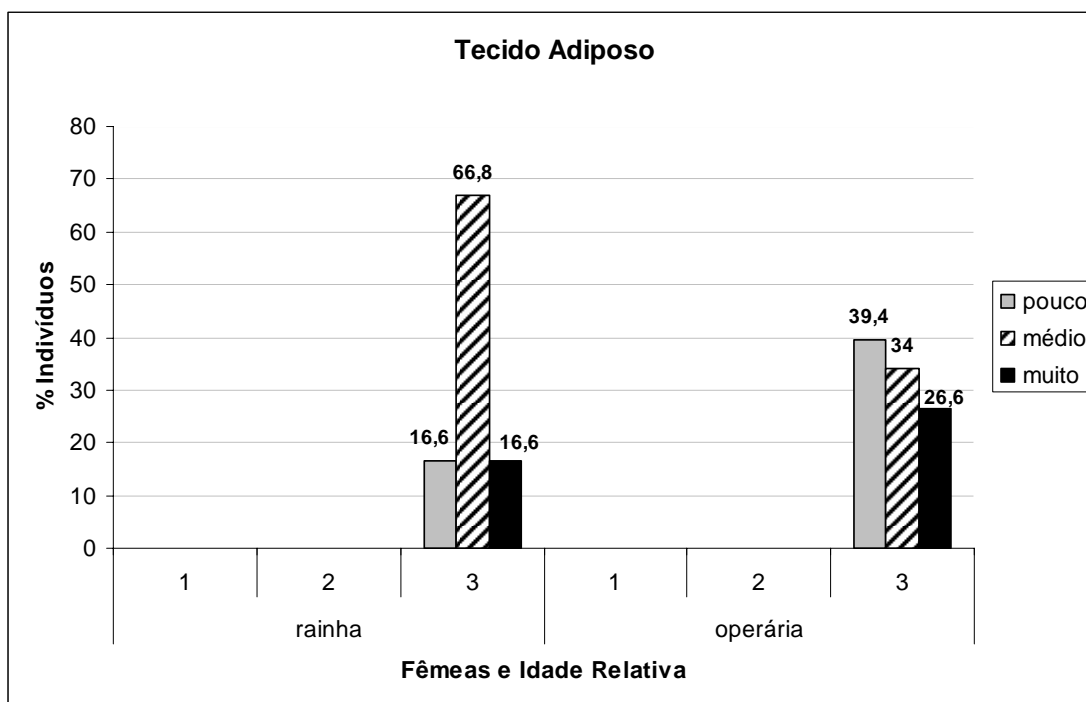


Figura 77- Quantidade relativa de tecido adiposo encontrado no enxame I de *Polybia paulista* de acordo com a idade relativa observada. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Glândula de Dufour

O tamanho da glândula de Dufour foi relacionado a idade relativa das rainhas e operárias do enxame I de *P. paulista* (Figura 78). A maioria das rainhas (66,8%) apresentou tamanho 3 de glândula de Dufour, enquanto a maioria das operárias (55,3%) apresentou tamanho 4 de glândula de Dufour (Figura 78).

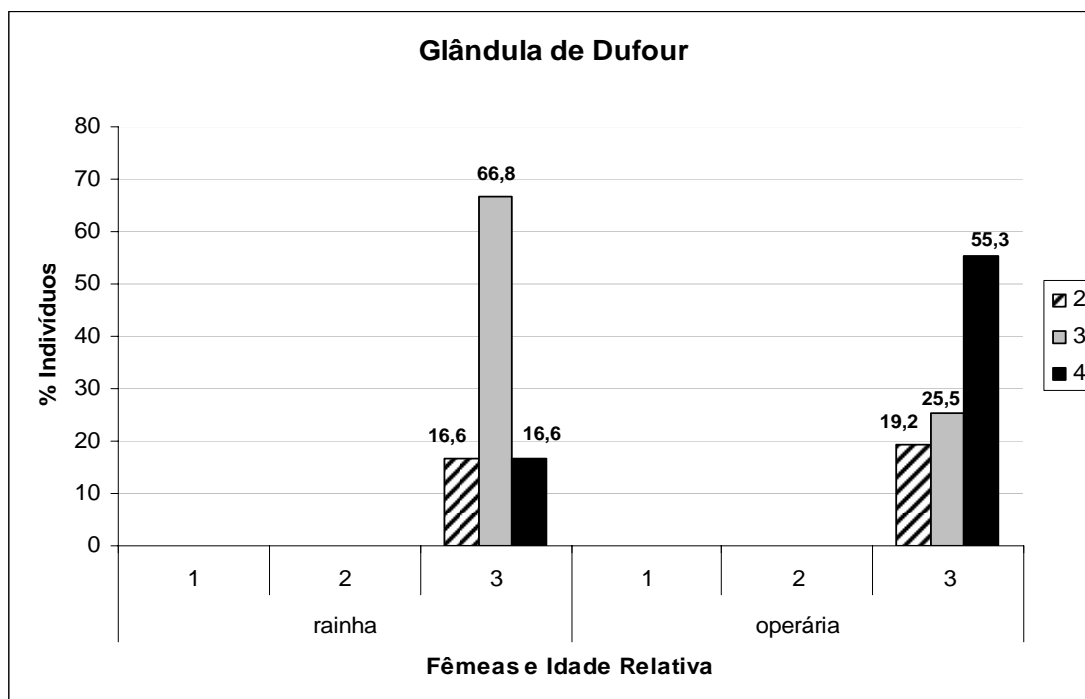


Figura 78 – Tamanho relativo da glândula de Dufour encontrada no enxame I de *Polybia paulista* de acordo com a idade relativa. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Análise Morfométrica

Da média dos onze caracteres medidos, dez dos caracteres evidenciaram diferenças estatisticamente significantes (Tabela 57) entre rainhas e operárias exceto largura máxima da cabeça (HW), onde se mostraram maiores em rainhas do que em operárias (Tabela 57).

A comparação dos grupos, após a análise do discriminante (Tabela 58) mostrou que as fêmeas foram classificadas corretamente.

Quatro dos onze caracteres foram incluídos no modelo de análise do discriminante (Tabela 59). Largura do 5º esternito gastral (EST5H), comprimento do 1º gastral (T1L) e comprimento da asa (WL) mostraram valores de p significantes. Os valores de Lambda de Wilks (em torno de 0,5) indicaram médio poder de discriminação entre as castas (Tabela 59; Figura 79).

Distâncias de Mahalanobis (Tabela 60) mostraram que existe diferença significativa entre rainhas e operárias.

Tabela 57 – Médias determinadas para rainhas e operárias para cada variável morfométrica analisada do enxame I de *Polybia paulista*.

Caracteres	Média ± Desvio Padrão		Bonferroni R/O
	Rainhas (n=6)	Operárias (n=94)	
HW	2,41±0,03	2,33±0,11	#
IDM	1,02±0,02	0,97±0,03	*
MSW	1,69±0,03	1,60±0,06	*
T1AH	0,61±0,11	0,53±0,08	**
T1L	2,01±0,03	1,81±0,07	*
T2BW	2,11±0,12	1,85±0,10	*
WL	3,62±0,06	3,43±0,10	*
EST5H	2,06±0,04	1,85±0,06	*
EST5V	0,90±0,02	0,80±0,03	*
EST6H	1,47±0,02	1,36±0,07	*
EST6V	1,03±0,03	0,98±0,04	*

* $p < 0,001$; ** $p < 0,02$; *** $p < 0,05$; # Sem significância ($p > 0,05$)

Tabela 58 – Classificação da matriz das fêmeas após análise da função discriminante no enxame I de *Polybia paulista*.

	Classificação na matriz		
	% Correta	Rainha	Operária
Rainha	100	6	0
Operária	100	0	94
Total	100	6	94

Tabela 59 – Variáveis morfométricas discriminatórias entre rainhas, operárias e intermediárias do enxame I de *Polybia paulista*, reveladas pela análise da função discriminante. Os dados da análise são baseados em dados originais em mm.

Variável	λ de Wilks	F	p > F
EST5H	0,59	21,11	< 0,001
T1L	0,52	8,03	0,01
WL	0,50	4,48	0,04
EST5V	0,49	2,27	0,14

Tabela 60 – Distâncias de Mahalanobis encontradas para rainhas e operárias do enxame I de *Polybia paulista*.

Relações	D ²	F	P > F
Rainha-Operária	18,8	25,6	< 0,001

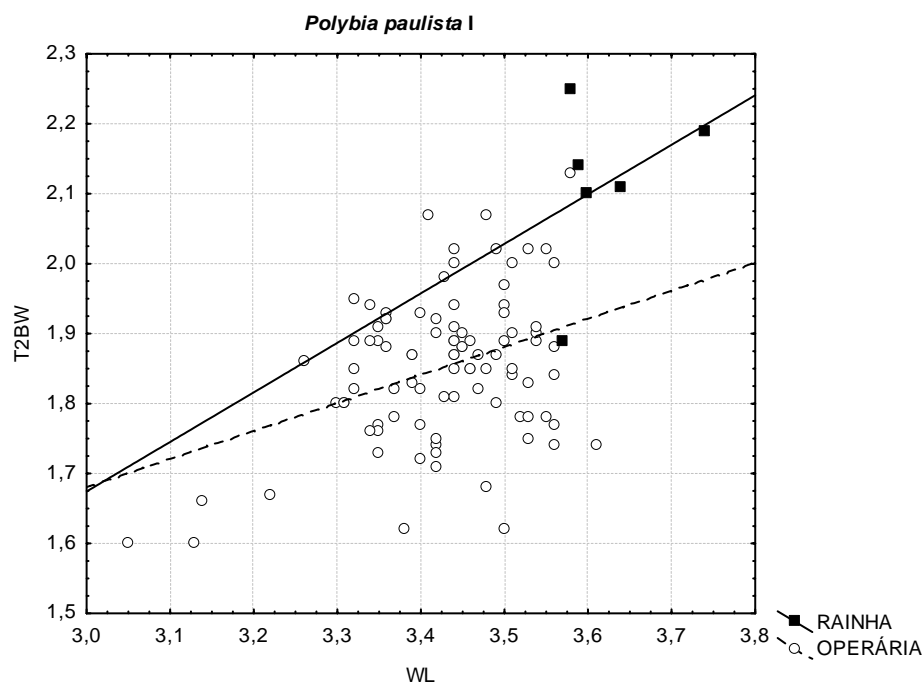


Figura 79 - Discriminação entre as castas do enxame I de *Polybia paulista*, utilizando duas variáveis. Quadrados = rainhas; Círculos = operárias.

Morfologia Externa

Não foram observadas diferenças na coloração entre rainhas e operárias no enxame I de *Polybia paulista*

Glândula de Richards

O desenvolvimento da glândula de Richards presente em rainhas e operárias no exame I de *P. paulista* (Figura 80) mostrou que em rainhas a glândula estava aparentemente mais desenvolvida do que em operárias.

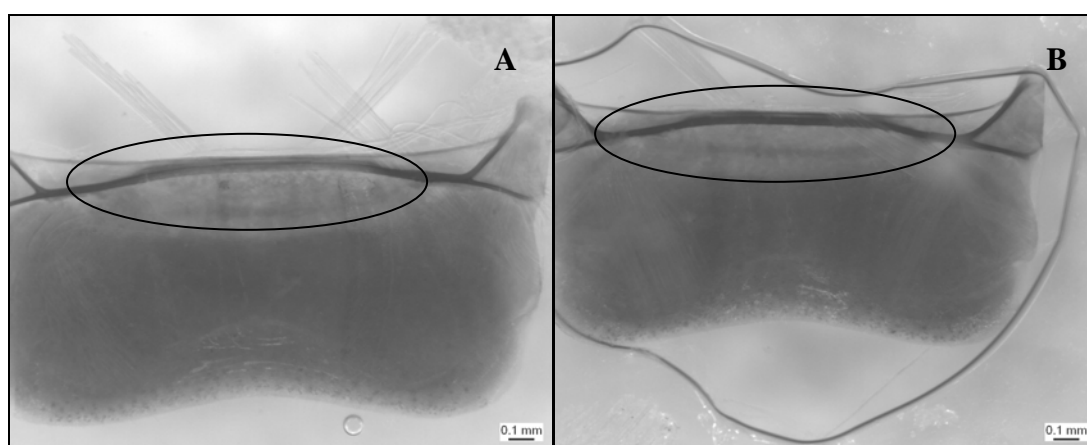


Figura 80. Visualização do apódema transverso do 5 ° esternito gastral do enxame I de *Polybia paulista*, indicando a localização da Glândula de Richards. A: Rainha; B: Operária.

ENXAME II – Pedregulho/SP

Número de indivíduos, Desenvolvimento Ovariano e Inseminação

Fêmeas no enxame II de *P. paulista* foram denominadas de acordo com os padrões de desenvolvimento ovariano observado (Figura 81). Três tipos de desenvolvimento ovariano foram encontrados, onde a maioria (96%) apresentou padrão A de desenvolvimento ovariano. 1,3% apresentaram padrão B e 2,7% apresentou padrão C de desenvolvimento ovariano (Figura 81). Como apenas nas fêmeas com padrão C de desenvolvimento ovariano foi observada inseminação, estas foram denominadas como rainhas. Nas fêmeas com padrões A e B de desenvolvimento ovariano não foi constatada inseminação e assim, denominadas, respectivamente por operárias e intermediárias. Portanto, o enxame II de *P. paulista* era composto por 452 indivíduos, dos quais 12 eram rainhas, 434 eram operárias e 6 intermediárias (Tabela 61).

Tabela 61 – Quantidade de indivíduos encontrados no enxame II de *Polybia paulista* analisado.

Enxame	<i>Polybia paulista</i>
Indivíduos	
Rainhas	12
Operárias	434
Intermediárias	6
Macho	0
Total	452

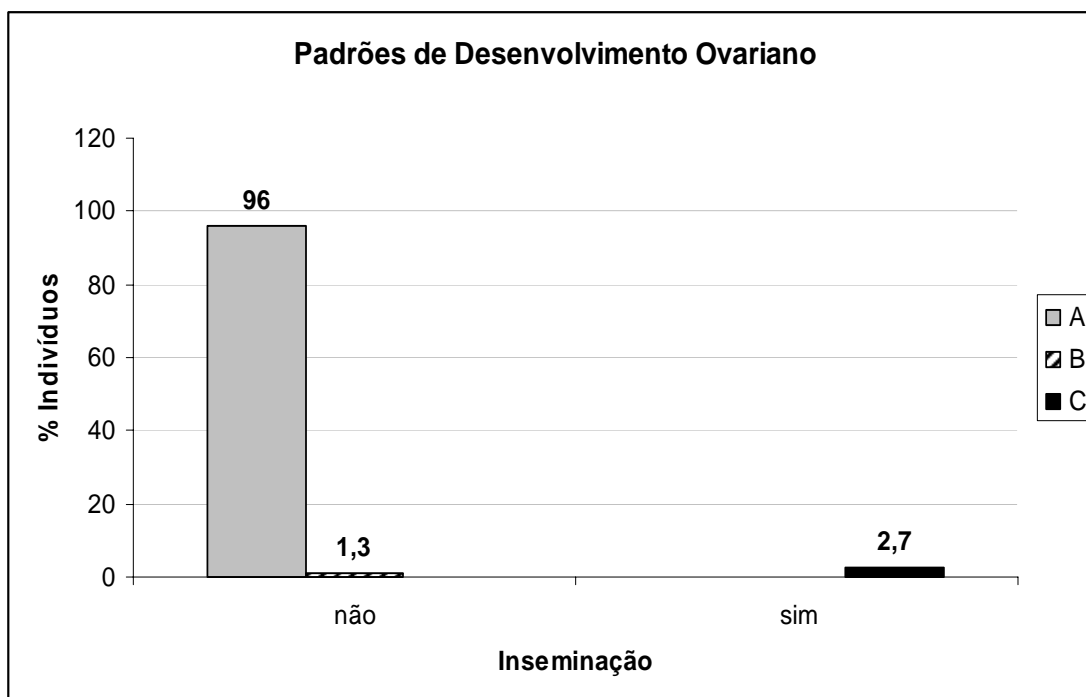


Figura 81 – Porcentagem de fêmeas encontradas no enxame II de *Polybia paulista* de acordo com o desenvolvimento ovariano e a inseminação. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Idade Relativa

De acordo com a idade relativa das fêmeas foi possível construir a Figura 82. A maioria das rainhas (83,3%) foi observada em idade relativamente avançada, sendo também observada rainhas em idade relativamente mais jovem (16,7%). Operárias e intermediárias foram observadas em todas as idades relativas, onde a maioria estava em idade relativamente mais jovem (Figura 82)

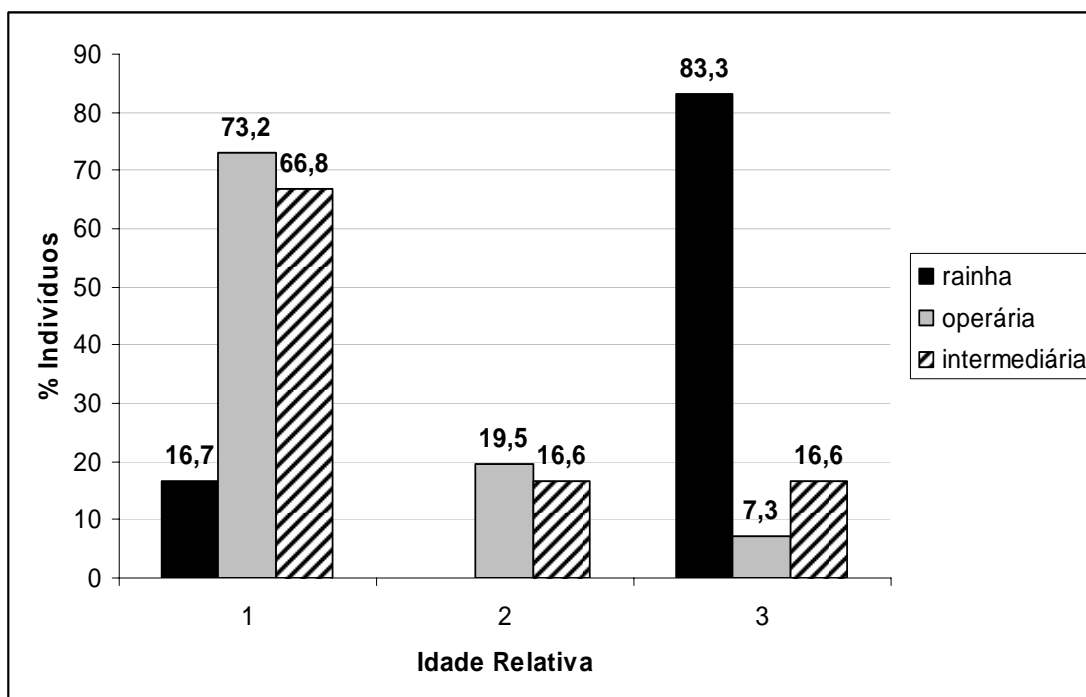


Figura 82 – Frequência de rainhas, operárias e intermediárias de acordo com a pigmentação do apódema transversal do 5º esternito gastral observados no enxame II de *Polybia paulista*. Todos os valores estão em porcentagem (%). 1- jovem; 2- idade intermediária; 3-velho.

Quantidade Relativa de Tecido Adiposo

A quantidade relativa de tecido adiposo foi relacionada com a idade relativa das fêmeas (Figura 83). Rainhas, operárias e intermediárias foram observadas, tendo na maioria, muita quantidade de tecido adiposo (66,6%; 51,2%; 66,7% respectivamente). Apenas em rainhas e operárias, pouca quantidade de tecido adiposo foi observada (Figura 83).

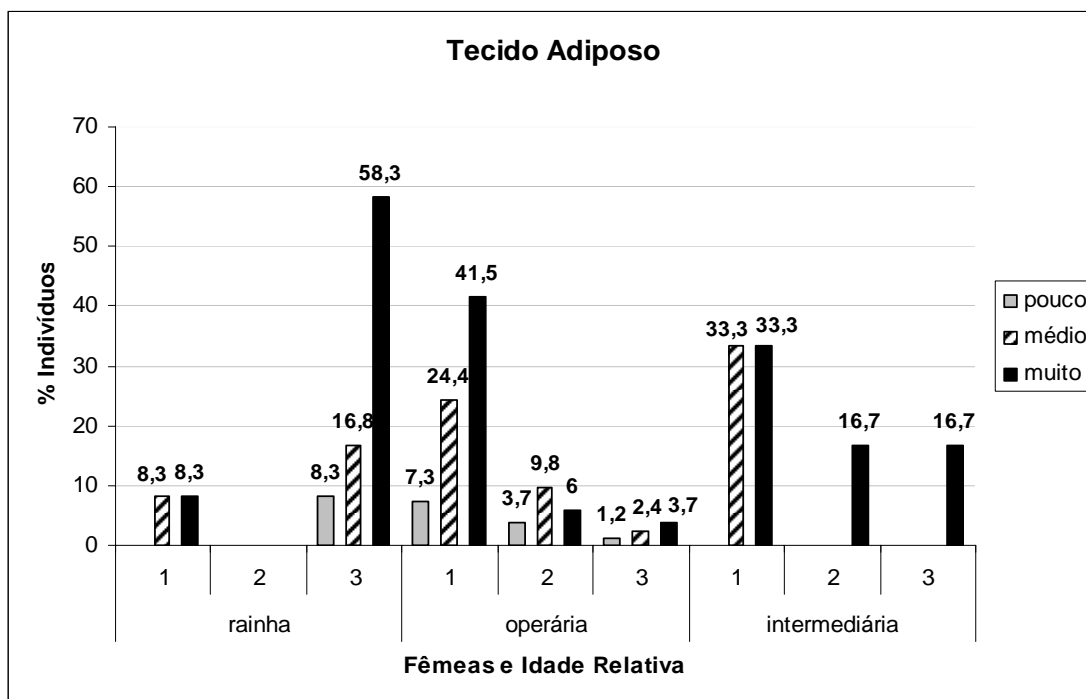


Figura 83 – Quantidade relativa de tecido adiposo encontrado no enxame II de *P. paulista*. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Glândula de Dufour

O tamanho relativo da glândula de Dufour foi relacionado a idade relativa das fêmeas (Figura 84). Intermediárias foram observadas possuindo apenas tamanho 3 de glândula de Dufour (Figura 84). Rainhas apresentaram tamanho 3 e 4 de glândula de Dufour onde a maioria apresentou tamanho 3 de glândula (Figura 84). Operárias foram as únicas fêmeas a serem observadas tendo glândula de Dufour de tamanho 2, mas a maioria, assim como rainhas, apresentaram tamanho 3 de glândula de Dufour (Figura 84).

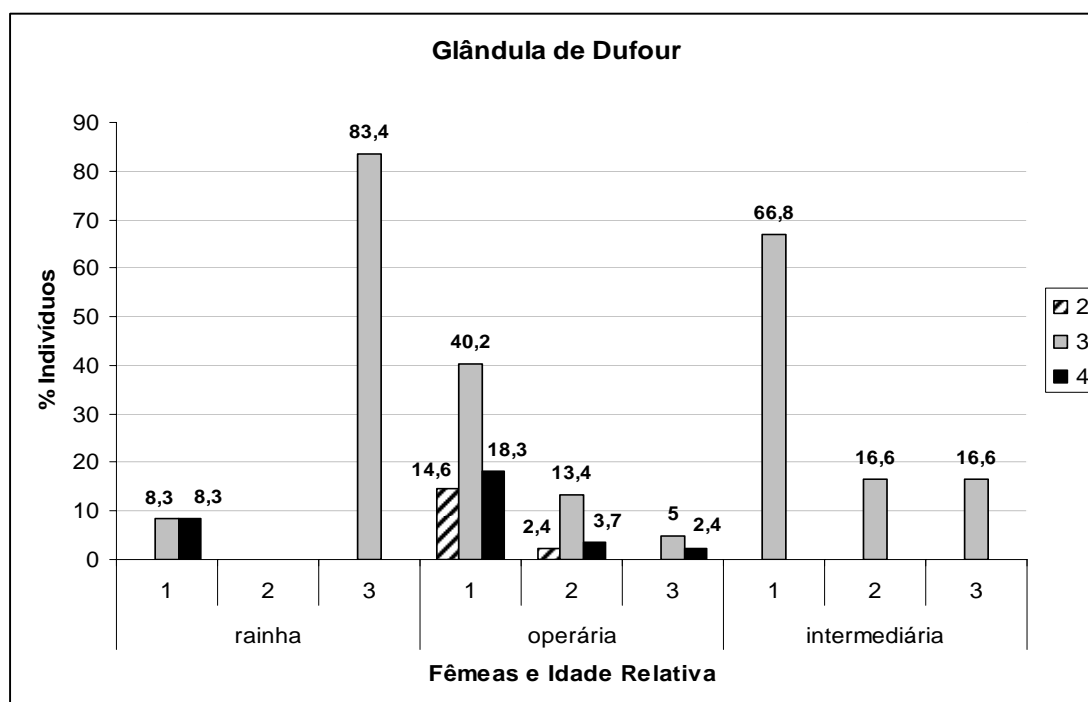


Figura 84 – Tamanho relativo da glândula de Dufour encontrada no enxame II de *Polybia paulista* de acordo com a idade relativa. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Análise Morfométrica

Em relação à média dos caracteres medidos, cinco caracteres evidenciaram diferença significativa entre rainhas e operárias (Tabela 62). Largura do mesoscuto (MSW) e altura do 5º esternito gastral (EST5V) foram maiores em rainhas do que em operárias (Tabela 62). Altura basal do 1º terço gastral (T1AH) foi maior em intermediárias do que em operárias (Tabela 62). Comprimento do 1º terço gastral (T1L) e largura do 5º esternito gastral (EST5H) foram maiores em rainhas do que em operárias e intermediárias (Tabela 62).

A comparação dos grupos (Tabela 63) mostrou que rainhas, operárias e intermediárias foram classificadas parcialmente de forma correta, indicando sobreposição em relação à morfometria (Figura 85).

Distâncias de Mahalanobis foram calculadas para rainhas, operárias e intermediárias (Tabela 64), indicando diferença significativa entre os grupos.

Seis dos onze caracteres medidos foram incluídos no modelo da análise do discriminante (Tabela 65). Comprimento do 1º terço gastral (T1L) e altura do 5º esternito gastral (EST5V) apresentaram valores de p significante. Os valores encontrados para Lambda de Wilks (em torno de 0,6) mostra a baixa discriminação entre as castas.

Tabela 62 – Médias determinadas para rainhas, operárias e intermediárias para cada variável morfométrica analisada do enxame II de *Polybia paulista*.

Caracteres	Média ± Desvio Padrão			Bonferroni R/O	Bonferroni R/I	Bonferroni O/I
	Rainhas (n=12)	Operárias (n=82)	Intermediárias (n=6)			
HW	2,40±0,05	2,37±0,06	2,40±0,04	#	#	#
IDM	0,97±0,03	0,96±0,03	0,99±0,04	#	#	#
MSW	1,77±0,07	1,68±0,08	1,71±0,03	*	#	#
T1AH	0,57±0,07	0,54±0,08	0,64±0,06	#	#	**
T1L	1,97±0,06	1,86±0,09	0,64±0,06	*	**	#
T2BW	1,99±0,13	1,92±0,13	1,94±0,15	#	#	#
WL	3,67±0,08	3,61±0,10	3,62±0,09	#	#	#
EST5H	0,89±0,05	0,85±0,05	0,84±0,03	**	***	#
EST5V	2,04±0,07	1,95±0,06	1,94±0,05	*	**	#
EST6H	1,04±0,03	1,03±0,03	1,04±0,02	#	#	#
EST6V	1,49±0,04	1,44±0,04	1,45±0,05	**	#	#

* $p < 0,001$; ** $p < 0,02$; *** $p < 0,05$; # Sem significância ($p > 0,05$)

Tabela 63 – Classificação da matriz das fêmeas após análise da função discriminante no enxame II de *Polybia paulista*.

Classificação na matriz				
	% Correta	Rainha	Operária	Intermediária
Rainha	50	6	6	0
Operária	96,3	2	79	1
Intermediária	33,3	0	4	2
Total	87	8	89	3

Tabela 64 – Distâncias de Mahalanobis encontradas para rainhas, operárias e intermediárias do enxame II de *Polybia paulista*.

Relações	D ²	F	P > F
Rainha-Operária	4,52	7,48	< 0,001
Rainha-Intermediária	8,13	5,14	< 0,001
Intermediária-Operária	2,55	2,26	0,04

Tabela 65 – Variáveis morfométricas discriminatórias entre rainhas, operárias e intermediárias do enxame II de *Polybia paulista*, reveladas pela análise da função discriminante. Os dados da análise são baseados em dados originais em mm.

Variável	λ de Wilks	F	p > F
EST5V	0,69	8,53	< 0,001
T1AH	0,61	2,32	0,10
T1L	0,63	3,69	0,03
IDM	0,60	1,66	0,20
HW	0,61	2,59	0,08
MSW	0,61	2,55	0,08

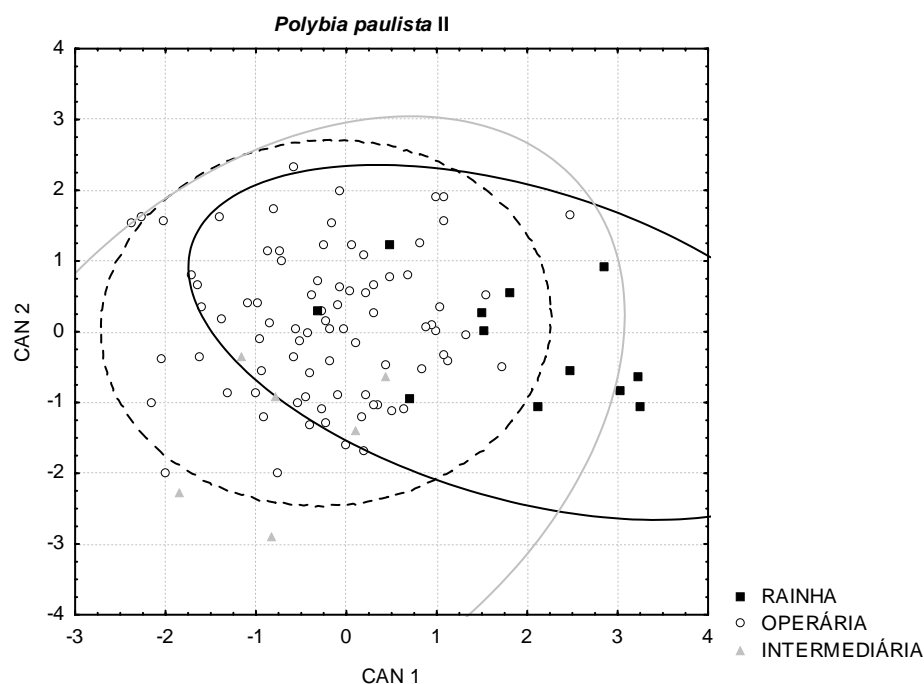


Figura 85 - Discriminação entre as castas do enxame II de *Polybia paulista*, baseado na análise canônica. Cada elipse representa 95% da variação.

Morfologia Externa

Não foram observadas diferenças significantes na coloração entre rainhas, operárias e intermediárias.

Glândula de Richards

A glândula de Richards presente em rainhas, operárias e intermediárias no exame II de *P. paulista* (Figura 86), mostrou que em rainhas, a glândula estava aparentemente mais desenvolvida do que em operárias e intermediárias.

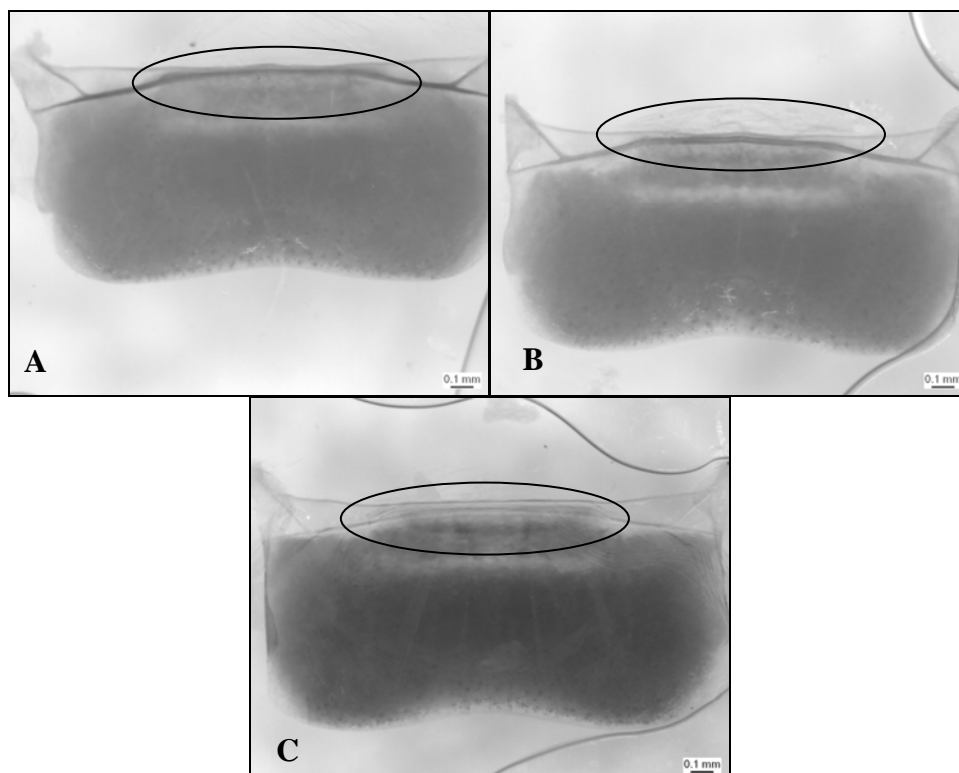


Figura 86. Visualização do apódema transverso do 5 ° esternito gastral do enxame II de *Polybia paulista*, indicando a localização da Glândula de Richards. A: Rainha; B: Operária; C: Intermediária.

Polybia emaciata Lucas, 1879

Polybia emaciata é uma espécie diferente entre os Polistinae por usar barro para construir seus ninhos (Schremmer 1984 *apud* O'Donnell & Jeanne 2002). Entre os subgêneros de *Polybia*, já citados acima, apenas nos subgêneros *Pedothea* e uma espécie do subgênero *Furnariana*, dividem o trato de construção de seus ninhos com barro (Richards 1978; Jeanne 1991; Cooper 1993). Poucas espécies de vespas enxameadoras entre os Polistinae são conhecidas por construírem seus ninhos com barro, embora algumas vezes pequenas quantias de matéria orgânica possam ser incorporadas em ninhos construídos de matéria vegetal de outras espécies (Wenzel 1991). Os ninhos de *P. emaciata* são típicos dessa

espécie (Jeanne 1975; Wenzel 1991), onde os ninhos são compreendidos por camadas horizontais de favos agrupados e fechados por um envelope contínuo, com uma pequena entrada próxima ao fundo do ninho (O'Donnell & Jeanne 2002). As colônias possuem um número de adulto relativamente pequeno para o gênero, variando de mais de 100 a 500 adultos (Richards 1978; Strassmann *et al.* 1992).

O enxame de *P. emaciata* era um ninho novo recém estabelecido, o qual continha apenas ovos, sendo coletado no município de Ribeirão Cascalheira, Mato Grosso em 1º de dezembro de 2006.

RESULTADOS

Número de indivíduos, Desenvolvimento Ovariano e Inseminação

O enxame de *P. emaciata* era composto por 160 indivíduos (Tabela 66). Para determinar a composição do enxame, padrões do desenvolvimento ovariano foram observados. Das fêmeas, 48% foram observadas com padrão A, 11,9% com padrão B e 40,1% com padrão C de desenvolvimento ovariano (Figura 87). Inseminação foi observada em fêmeas com padrão C de desenvolvimento ovariano e assim denominada por rainhas, assim como as fêmeas não inseminadas com mesmo padrão ovariano (Figura 87). Fêmeas com padrão A e B foram denominadas respectivamente por operárias e intermediárias.

Tabela 66 – Quantidade de indivíduos encontrados no enxame de *Polybia emaciata* analisado.

Enxame	<i>Polybia emaciata</i>
Indivíduos	
Rainhas	64
Operárias	77
Intermediárias	19
Macho	0
Total	160

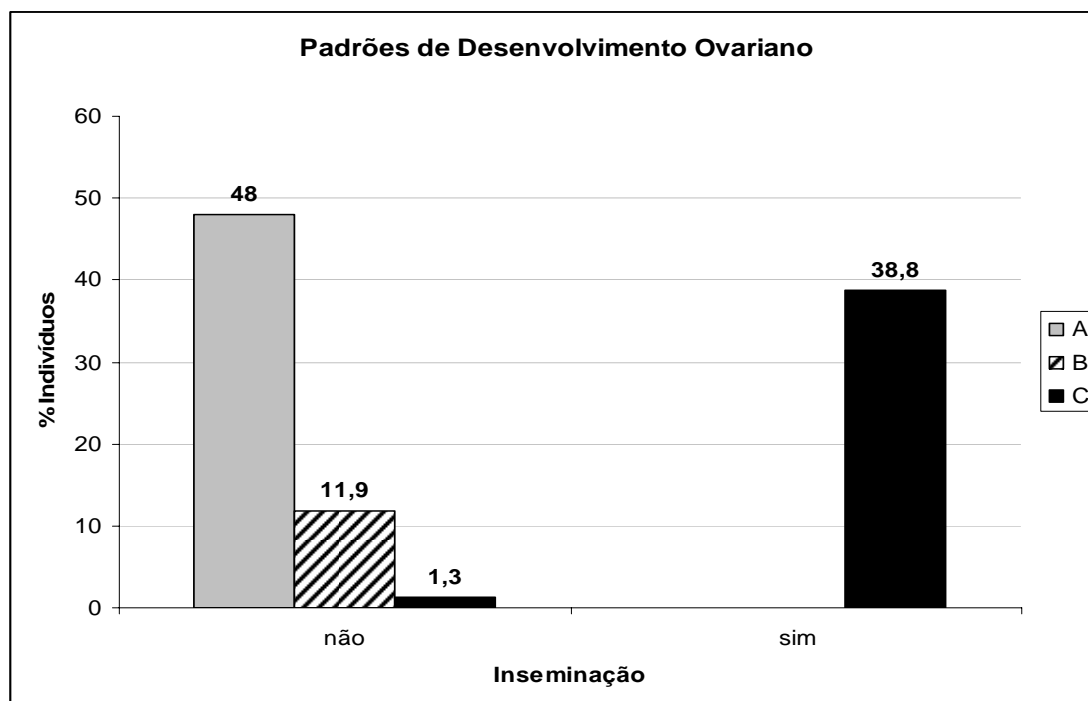


Figura 87 – Porcentagem de fêmeas encontradas no enxame de *Polybia emaciata* de acordo com o desenvolvimento ovariano e a inseminação. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Idade Relativa

Idade relativa das fêmeas foi observada de acordo com diferenças na pigmentação do 5º esternito gastral. Todas as fêmeas do enxame de *P. emaciata* estavam em idade relativamente jovem (Figura 88).

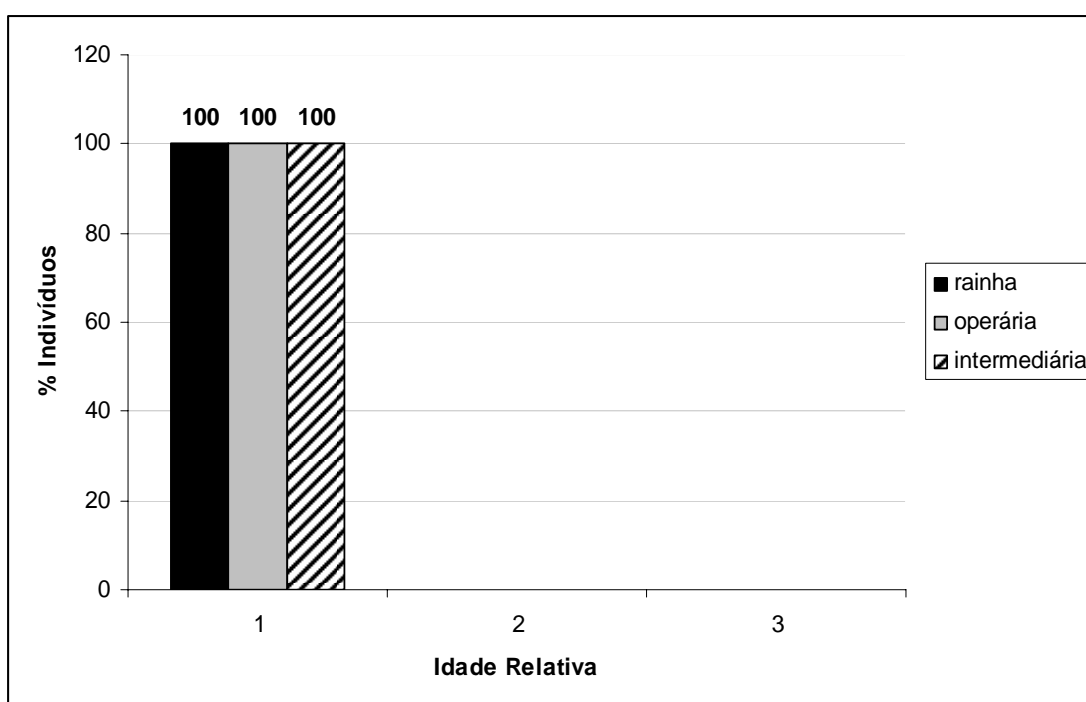


Figura 88 – Frequência de rainhas, operárias e intermediárias de acordo com a pigmentação do apódema transversal do 5º esternito gastral observados no enxame de *Polybia emaciata*. Todos os valores estão em porcentagem (%). 1- jovem; 2- idade intermediária; 3-velho.

Quantidade Relativa de Tecido Adiposo

Rainhas foram observadas possuindo média (21,9%) e muita (78,1%) quantidade de tecido adiposo armazenado (Figura 89). Operárias e intermediárias foram observadas com as três quantidades relativas de tecido adiposo, onde a maioria apresentou média quantidade de tecido adiposo (Figura 89).

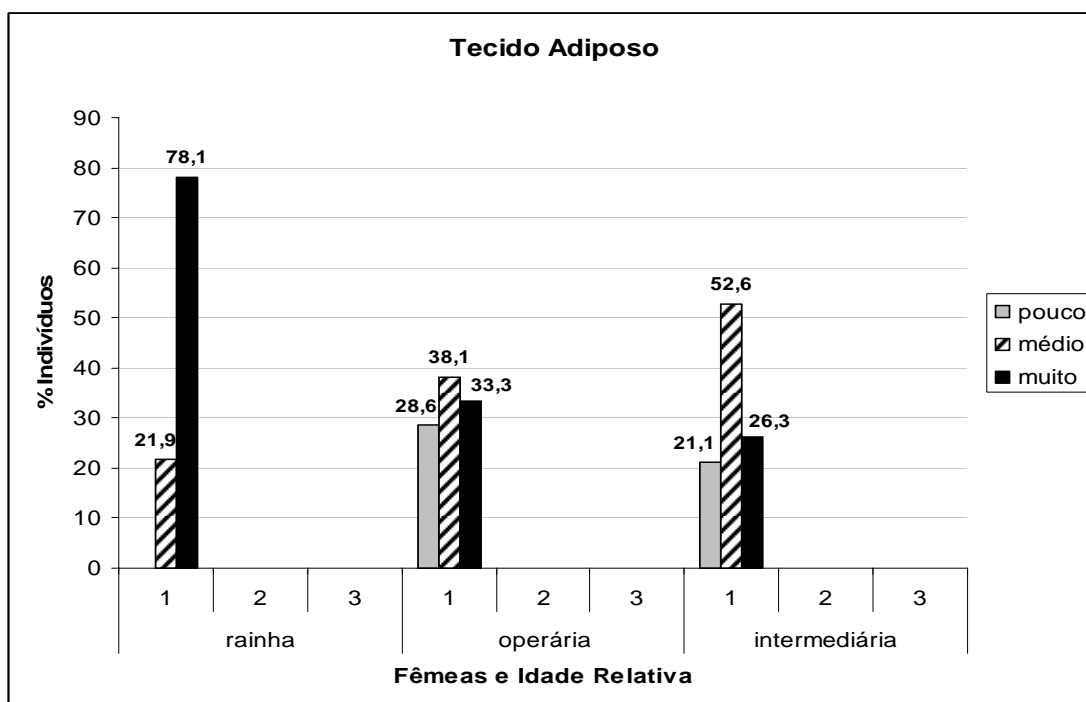


Figura 89 – Quantidade relativa de tecido adiposo encontrado no enxame de *Polybia emaciata* em relação à idade relativa de rainhas, operárias e intermediárias. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Glândula de Dufour

Todas as fêmeas foram observadas possuindo tamanhos 3 e 4 de glândula de Dufour, onde todas, apresentaram na maioria tamanho 3 de glândula (Figura 90). Operárias e intermediárias foram observadas possuindo tamanho 2 de glândula de Dufour (Figura 90)

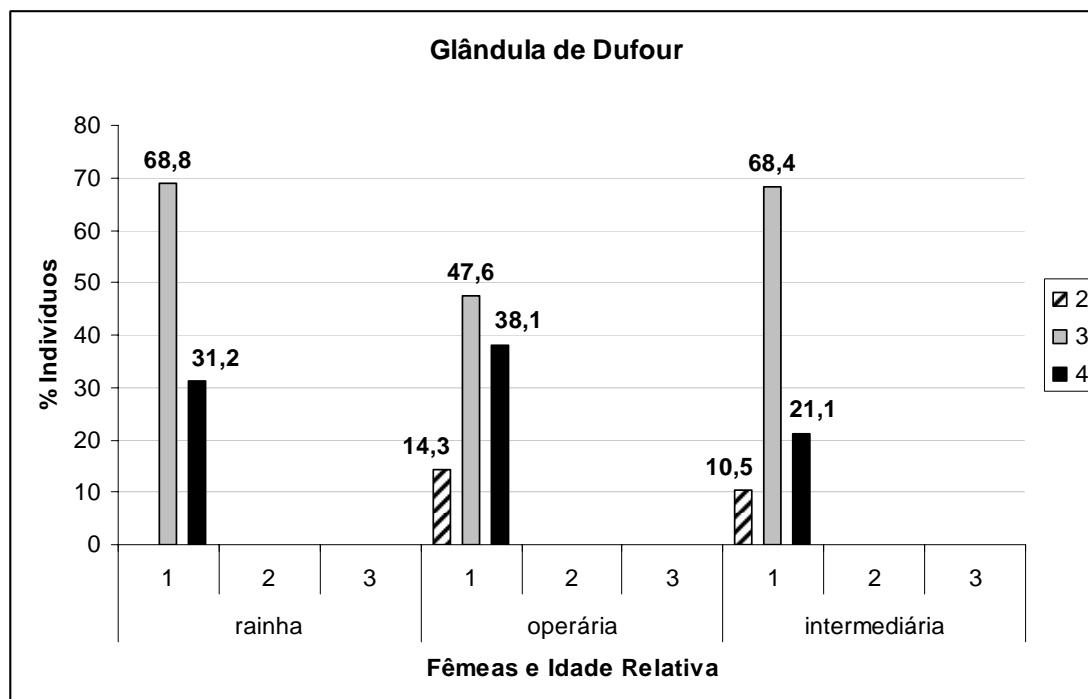


Figura 90 – Tamanho relativo da glândula de Dufour encontrada no enxame de *Polybia emaciata* de acordo com a idade relativa. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Análise Morfométrica

Distâncias de Mahalanobis foram calculadas entre rainhas, rainhas virgens, operárias e intermediárias (Tabela 67). Nenhuma diferença significativa foi observada entre rainhas e rainhas virgens, entretanto, operárias e intermediárias diferiram grandemente de rainhas e rainhas virgens. Assim, rainhas e rainhas virgens pertenceriam à mesma casta de rainhas.

Entre as relações das médias dos caracteres estudados, seis caracteres evidenciaram diferenças significantes entre rainhas, operárias e intermediárias (Tabela 68). Largura máxima da cabeça (HW), distância mínima interorbital (IDM), largura do mesoscuto (MSW), altura basal do 1º terço gastral (T1AH) e comprimento da asa (WL) foram maiores em intermediárias do que em rainhas (Tabela 68). Distância mínima interorbital (IDM),

largura do mesoscuto (MSW), altura basal do 1º tergo gastral (T1AH) e comprimento da asa (WL) foram maiores em intermediárias do que em operárias (Tabela 68). Comprimento do 1º tergo gastral (T1L) foi maior em rainhas do que em intermediárias (Tabela 68).

A comparação dos grupos (Tabela 69) após a análise do discriminante mostrou que rainhas, operárias e intermediárias foram parcialmente classificadas corretamente, indicando a alta sobreposição entre os grupos em relação à morfometria.

Seis dos onze caracteres medidos foram incluídos no modelo da análise do discriminante (Tabela 70). Distância mínima interorbital (IDM), largura basal do 2º tergito gastral (T2BW) e largura do 5º esternito gastral (EST5V) apresentaram valor de p significantes. Os valores encontrados para Lambda (em torno de 0,6; Tabela 70), mostram a média discriminação entre as castas quando associado as demais variáveis incluídas no modelo (Figura 91).

Tabela 67– Distâncias de Mahalanobis encontradas para rainhas, operárias e intermediárias do enxame de *Polybia emaciata*.

Relações	D ²	F	P > F
Rainha-Operária	1,14	2,83	0,01
Rainha-Intermediária	1,86	4,29	< 0,001
Intermediária-Operária	3,10	4,89	< 0,001
Rainha-Rainha virgem	5,13	1,57	0,16
Operária-Rainha virgem	8,08	2,34	0,04
Intermediária-Rainha virgem	8,99	2,58	0,02

Tabela 68 – Médias determinadas para rainhas, operárias e intermediárias para cada variável morfométrica analisada do enxame de *Polybia emaciata*.

Caracteres	Média ± Desvio Padrão					
	Rainhas (n=64)	Operárias (n=21)	Intermediárias (n=19)	Bonferroni R/O	Bonferroni R/I	Bonferroni O/I
HW	2,34±0,15	2,34±0,07	2,42±0,04	#	***	#
IDM	1,06±0,06	1,04±0,03	1,10±0,03	#	*	*
MSW	1,47±0,09	1,46±0,08	1,55±0,05	#	*	*
T1AH	0,56±0,08	0,54±0,08	0,62±0,08	#	**	**
T1L	1,77±0,10	1,75±0,06	1,67±0,52	#	**	#
T2BW	1,62±0,13	1,55±0,11	1,62±0,09	#	#	#
WL	3,66±0,20	3,67±0,33	3,82±0,07	#	**	#
EST5H	1,54±0,06	1,56±0,13	1,56±0,06	#	#	#
EST5V	0,94±0,05	0,96±0,09	0,97±0,03	#	#	#
EST6H	1,98±0,08	1,98±0,18	2,03±0,10	#	#	#
EST6V	0,89±0,05	0,90±0,10	0,91±0,05	#	#	#

* $p < 0,001$; ** $p < 0,02$; *** $p < 0,05$; # Sem significância ($p > 0,05$)

Tabela 69 – Classificação da matriz das fêmeas após análise da função discriminante no enxame de *Polybia emaciata*.

Classificação na matriz					
	% Correta	Rainha	Rainha virgem	Operária	Intermediária
Rainha	90,3	56	0	2	4
Rainha virgem	50	1	1	0	0
Operária	33,3	14	0	7	0
Intermediária	31,6	13	0	0	6
Total	67,3	84	1	9	8

Tabela 70 – Variáveis morfométricas discriminatórias entre rainhas, operárias e intermediárias do enxame de *Polybia emaciata*, reveladas pela análise da função discriminante. Os dados da análise são baseados em dados originais em mm.

Variável	λ de Wilks	F	$p > F$
IDM	0,65	3,36	0,02
T2BW	0,67	4,46	0,01
EST5V	0,65	3,64	0,02
MSW	0,63	2,17	0,10
T1L	0,62	1,72	0,17
EST6H	0,61	1,23	0,30

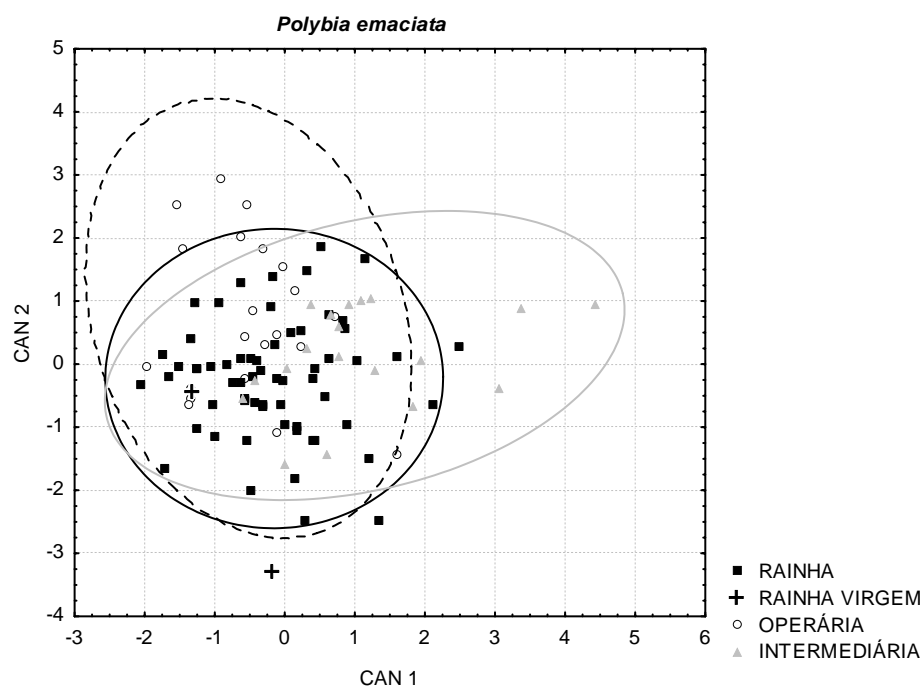


Figura 91 - Discriminação entre as castas do enxame de *Polybia emaciata*, baseado na análise canônica. Cada elipse representa 95% da variação.

Morfologia Externa

Não foram observadas diferenças significantes em relação a morfologia externa entre as fêmeas do enxame de *Polybia emaciata*.

Glândula de Richards

O grau de desenvolvimento da glândula de Richards presente em rainhas, operárias e intermediárias no exame de *Polybia emaciata* (Figura 92), mostrou que as fêmeas apresentaram suas glândulas com desenvolvimento aparentemente semelhante.

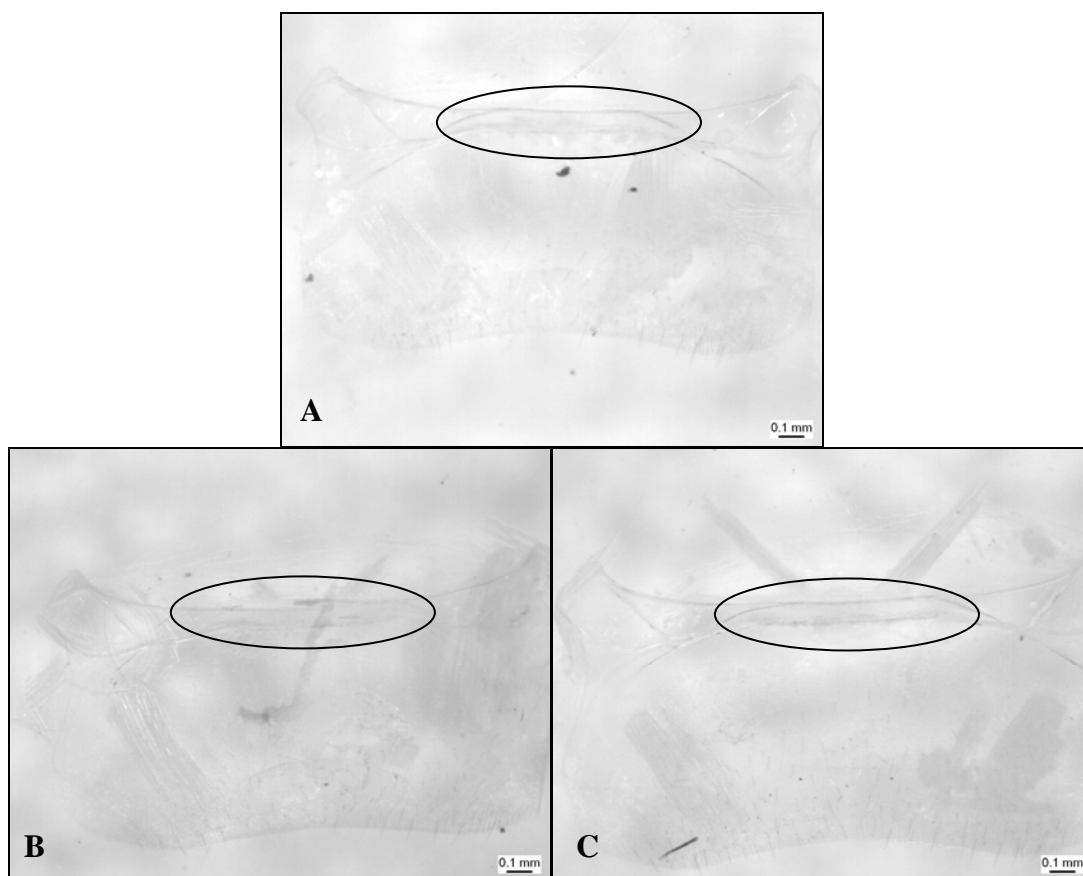


Figura 92. Visualização do apódema transversal do 5º esternito gastral do enxame de *Polybia emaciata*, indicando a localização da Glândula de Richards. A: Rainha; B: Operária; C: Intermediária.

Polybia rejecta Fabricius, 1798

Polybia rejecta é uma espécie muito agressiva, atacando algumas vezes se alguém se aproxima a 5 ou 10 metros do ninho. Os ninhos variam consideravelmente em forma, mas são normalmente subcilíndricos se amplificando mais embaixo, mas algumas vezes mais piriformes. O envelope, como usualmente, é mais fino no topo possuindo coloração marrom ou cinza-amarronzado (Richards 1978).

É encontrada no Panamá, Venezuela, Guiana, Suriname, Guiana Francesa, Brasil, Peru, Bolívia e Colômbia. No Brasil é encontrada nos Estados do AC, AM, AP, BA, ES, GO, MA, MG, MT, PA, PE, RJ, RO e SP. O enxame de *P. rejecta* estava em processo de migração, foi coletado enquanto estava agrupado em folha de um arbusto no município de Nova Mutum, Mato Grosso em 9 de setembro de 2002.

RESULTADOS

Número de indivíduos, Desenvolvimento Ovariano e Inseminação

O enxame de *P. rejecta* era composto por 2066 indivíduos (Tabela 71). Destes indivíduos, 900 foram escolhidos aleatoriamente e analisados quanto aos padrões de desenvolvimento ovariano e inseminação. Foram observados três tipos de desenvolvimento ovariano (Figura 93) onde padrão A foram observados em 89,9% dos indivíduos, padrão B em 9,3% e padrão C em 0,8% dos indivíduos. Nos padrões A e B de desenvolvimento ovariano, inseminação não foi observada, portanto, as fêmeas foram classificadas como operárias e intermediárias respectivamente (Figura 93; Tabela 71). Portanto, como em

fêmeas com padrão C de desenvolvimento ovariano foi constatada inseminação, estas foram denominadas como rainhas (Figura 93; Tabela 71). Assim, na parte analisada do enxame de *P. rejecta* foram encontrados 7 rainhas, 812 operárias e 81 intermediárias (Tabela 71).

Tabela 71 – Quantidade de indivíduos encontrados no enxame de *Polybia rejecta* analisado.

Indivíduos \ Enxames	<i>Polybia rejecta</i>
Rainhas	7
Operárias	812 (analisadas)
Intermediárias	81
Macho	0
Total	2066

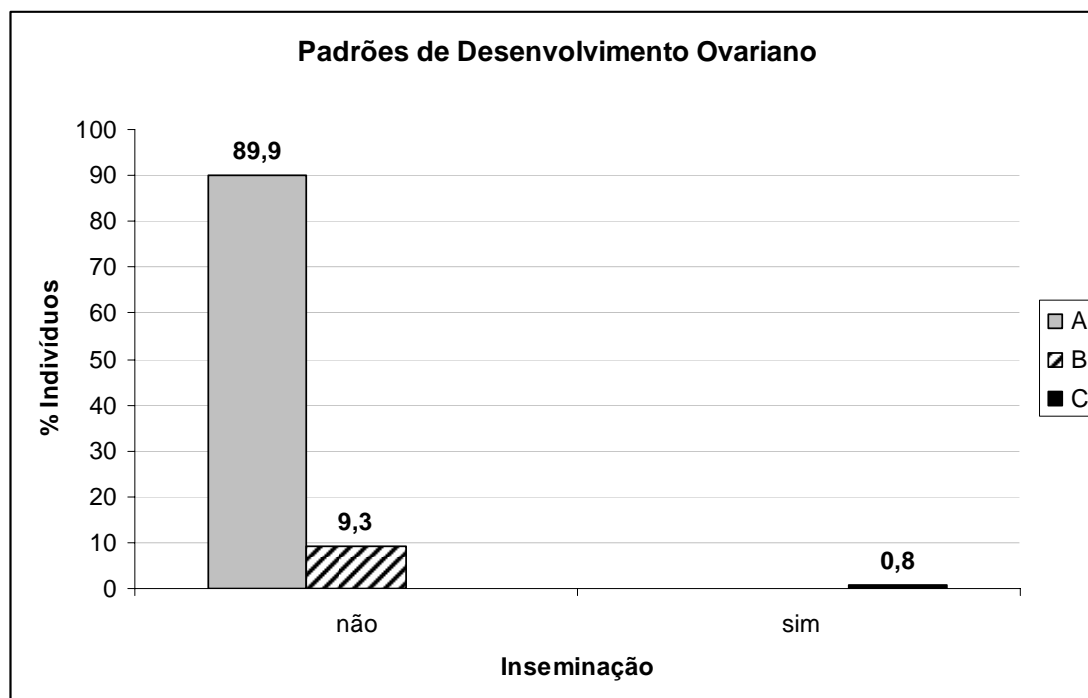


Figura 93 – Porcentagem de fêmeas encontradas no enxame de *Polybia rejecta* de acordo com o desenvolvimento ovariano e a inseminação. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Idade Relativa

Idades relativas foram observadas de acordo com a pigmentação progressiva do apódema transversal do 5º esternito gastral (Figura 94). Rainhas e intermediárias foram observadas em idade relativamente jovem (57,1% e 82,3% respectivamente) e em idade intermediária (42,9% e 17,7% respectivamente). Operárias foram observadas em todas as idades relativas, ou seja, idade relativamente jovem (5,6%), intermediária (50%) e relativamente avançada (44,4%).

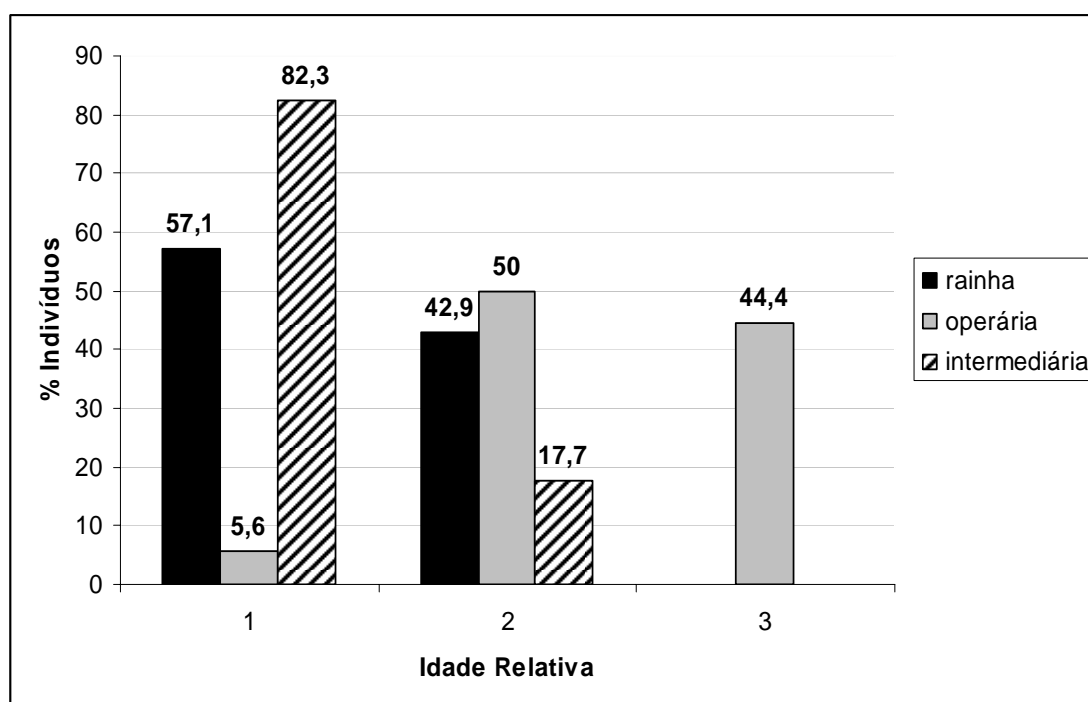


Figura 94 – Frequência de rainhas, operárias e intermediárias de acordo com a pigmentação do 5º esternito gastral observados no exame de *Polybia rejecta*. Todos os valores estão em porcentagem (%). 1- jovem; 2- idade intermediária; 3-velho.

Quantidade Relativa de Tecido Adiposo

Em relação à quantidade de tecido adiposo armazenado, rainhas, operárias e intermediárias apresentaram todas as quantidades relativas (Figura 95). Em rainhas, pouca e média quantidade de tecido adiposo foram observadas em mesma porcentagem. Entre as operárias, a maioria apresentou muita quantidade de tecido adiposo e entre as intermediárias, a maioria foi observada possuindo média quantidade de tecido adiposo (Figura 95).

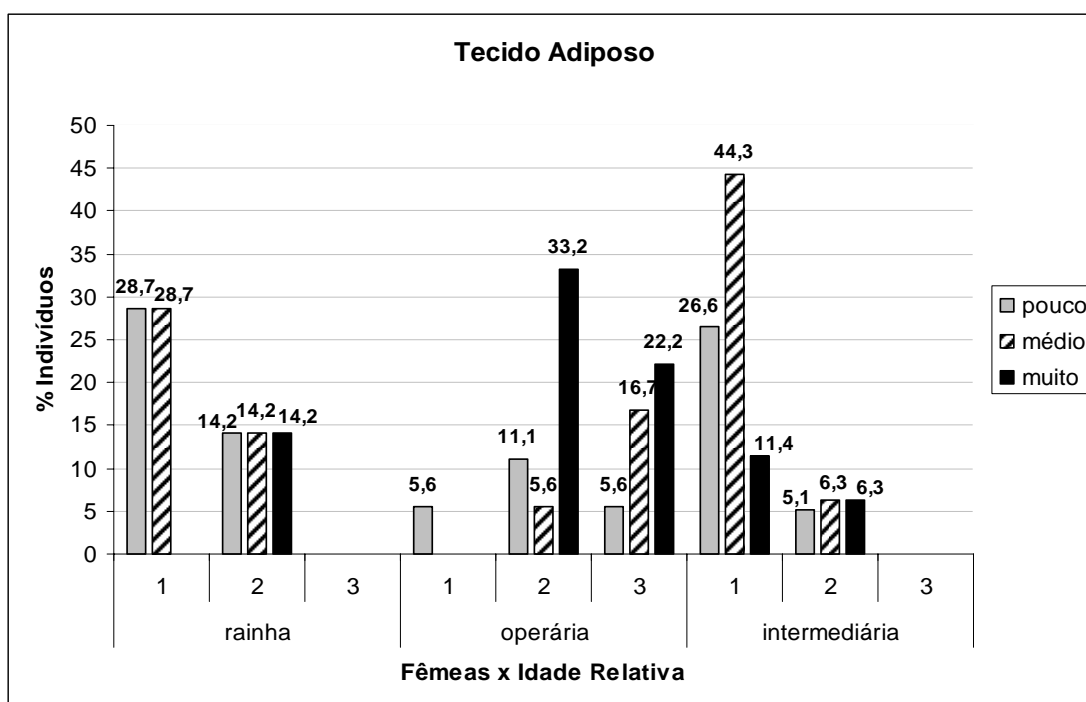


Figura 95 – Quantidade relativa de tecido adiposo encontrado no enxame de *Polybia rejecta* em relação à idade relativa de rainhas, operárias e intermediárias. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Glândula de Dufour

O tamanho da glândula de Dufour também foi verificado no enxame de *P. rejecta*. Rainhas foram observadas com tamanho 4 de glândula de Dufour (Figura 96). Operárias apresentaram tamanho 3 e 4 de glândula de Dufour e intermediárias apresentaram tamanhos 2, 3 e 4 de glândula. Entretanto, a maioria das operárias e das intermediárias apresentaram tamanho 4 de glândula de Dufour (Figura 96).

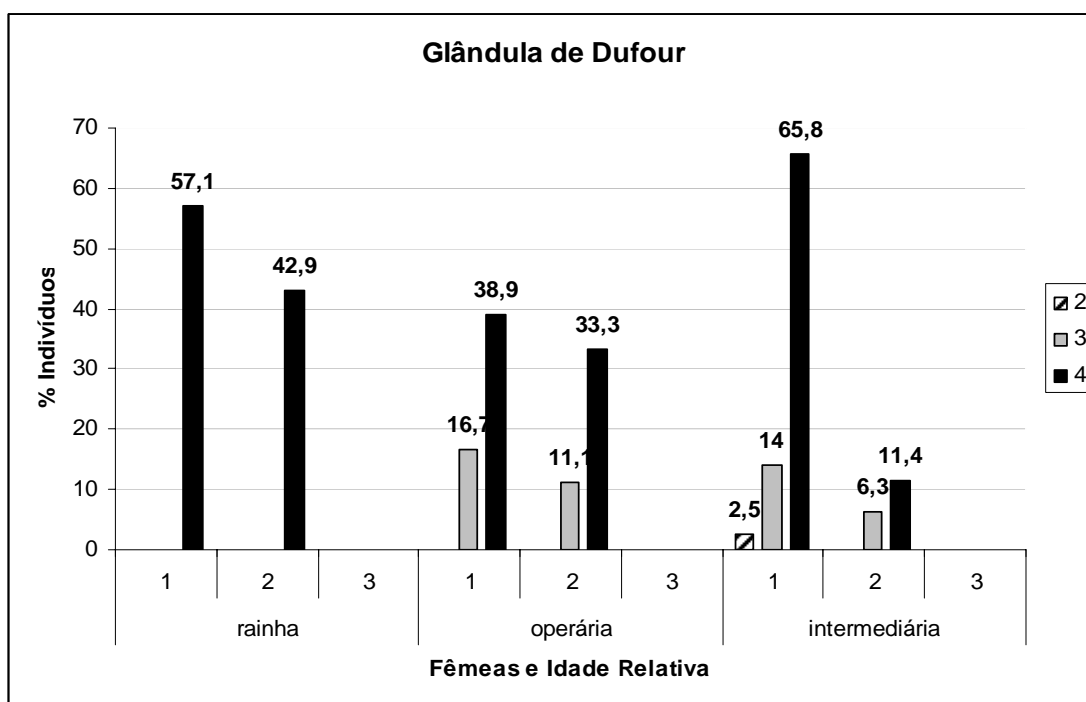


Figura 96 – Tamanho relativo da glândula de Dufour encontrada no enxame de *Polybia rejecta* de acordo com a idade relativa. Todos os valores estão em porcentagem (%).

Análise Morfométrica

A comparação dos grupos (Tabela 72) após a análise do discriminante mostrou que rainhas, operárias e intermediárias foram parcialmente classificadas corretamente, indicando a alta sobreposição entre os grupos em relação à morfometria.

Entre as relações das médias dos caracteres estudados, três caracteres evidenciaram diferenças significantes entre rainhas, operárias e intermediárias (Tabela 73). Comprimento da asa (WL) e altura do 6º esternito gastral (EST6V) foram maiores em operárias do que em rainhas (Tabela 32). Altura do 5º esternito gastral (EST5V) foi maior em operárias do que em intermediárias (Tabela 73).

Distâncias de Mahalanobis foram calculadas entre rainhas, operárias e intermediárias (Tabela 74). Nenhuma diferença significativa foi observada entre rainhas e intermediárias, entretanto, rainhas e intermediárias diferiram de operárias.

Três dos onze caracteres medidos foram incluídos no modelo da análise do discriminante (Tabela 75). Apenas altura do 5º esternito gastral (EST5V) apresentou valor de p significantes. Os valores encontrados para Lambda de Wilks (em torno de 0,8; Tabela 75), mostram a pequena discriminação entre as castas quando associado as demais variáveis incluídas no modelo (Figura 97).

Tabela 72– Classificação da matriz das fêmeas após análise da função discriminante no enxame de *Polybia rejecta*.

Classificação na matriz				
	% Correta	Rainha	Operária	Intermediária
Rainha	0	0	0	7
Operária	27,8	0	5	13
Intermediária	96,2	0	3	76
Total	77,9	0	8	96

Tabela 73 – Médias determinadas para rainhas, operárias e intermediárias para cada variável morfométrica analisada do enxame de *Polybia rejecta*.

Média ± Desvio Padrão						
Caracteres	Rainhas	Operárias	Intermediárias	Bonferroni	Bonferroni	Bonferroni
	(n=7)	(n=18)	(n=79)	R/O	R/I	O/I
HW	2,77 ± 0,07	2,82 ± 0,07	2,79 ± 0,05	#	#	#
IDM	1,11 ± 0,06	1,12 ± 0,04	1,13 ± 0,05	#	#	#
MSW	1,91 ± 0,06	1,93 ± 0,08	1,92 ± 0,07	#	#	#
T1AH	0,59 ± 0,10	0,61 ± 0,12	0,61 ± 0,09	#	#	#
T1L	2,32 ± 0,16	2,29 ± 0,10	2,29 ± 0,11	#	#	#
T2BW	2,25 ± 0,09	2,33 ± 0,19	2,27 ± 0,15	#	#	#
WL	3,99 ± 0,08	4,13 ± 0,12	4,07 ± 0,12	***	#	#
EST5H	2,27 ± 0,08	2,33 ± 0,12	2,28 ± 0,08	#	#	#
EST5V	1,04 ± 0,05	1,09 ± 0,05	1,04 ± 0,04	#	#	*
EST6H	1,62 ± 0,05	1,66 ± 0,07	1,63 ± 0,06	#	#	#
EST6V	1,17 ± 0,04	1,21 ± 0,04	1,19 ± 0,03	**	#	#

* $p < 0,001$; ** $p < 0,02$; *** $p < 0,05$; # Sem significância ($p > 0,05$)

Tabela 74- Distâncias de Mahalanobis encontradas para rainhas, operárias e intermediárias do enxame de *Polybia rejecta*.

Relações	D ²	F	P > F
Rainha-Operária	1,75	2,87	0,04
Rainha-Intermediária	0,91	1,91	0,13
Intermediária-Operária	1,38	6,62	< 0,001

Tabela 75- Variáveis morfométricas discriminatórias entre rainhas, operárias e intermediárias do enxame de *Polybia rejecta*, reveladas pela análise da função discriminante. Os dados da análise são baseados em dados originais em mm.

Variável	λ de Wilks	F	p > F
EST5V	0,91	7,78	< 0,001
EST6V	0,82	2,02	0,14
IDM	0,82	1,67	0,19

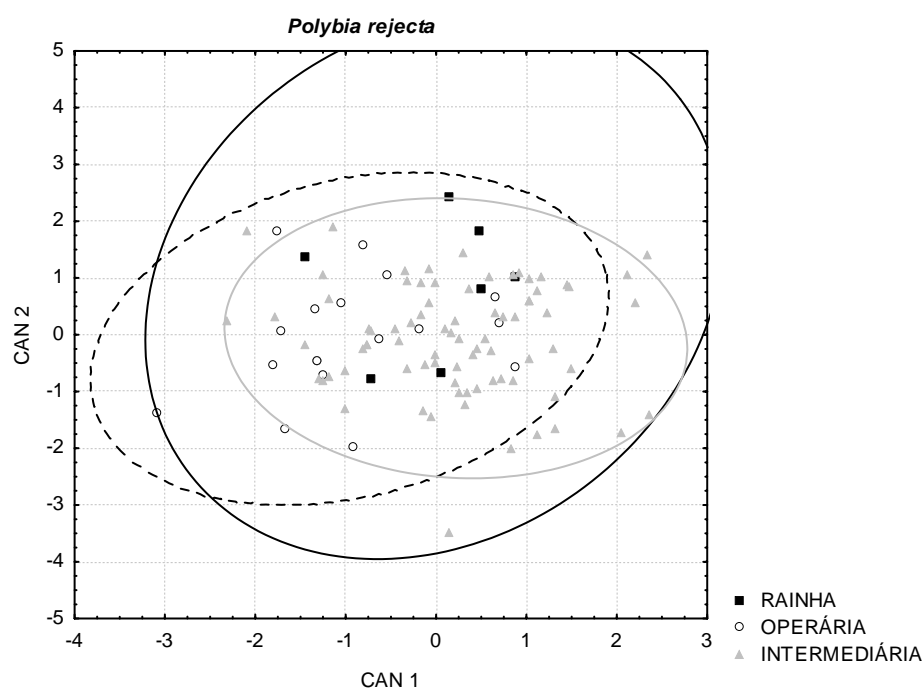


Figura 97 - Discriminação das castas do enxame de *Polybia rejecta*, baseado na análise canônica. Cada elipse representa 95% da variação.

Morfologia Externa

Nenhuma diferença significativa na morfologia externa entre rainhas, operárias e intermediárias foi observada.

Glândula de Richards

O grau de desenvolvimento da glândula de Richards presente entre rainhas, operárias e intermediárias do enxame de *Polybia rejecta* (Figura 98), não apresentou variação, portanto sendo aparentemente semelhante (Figura 98).

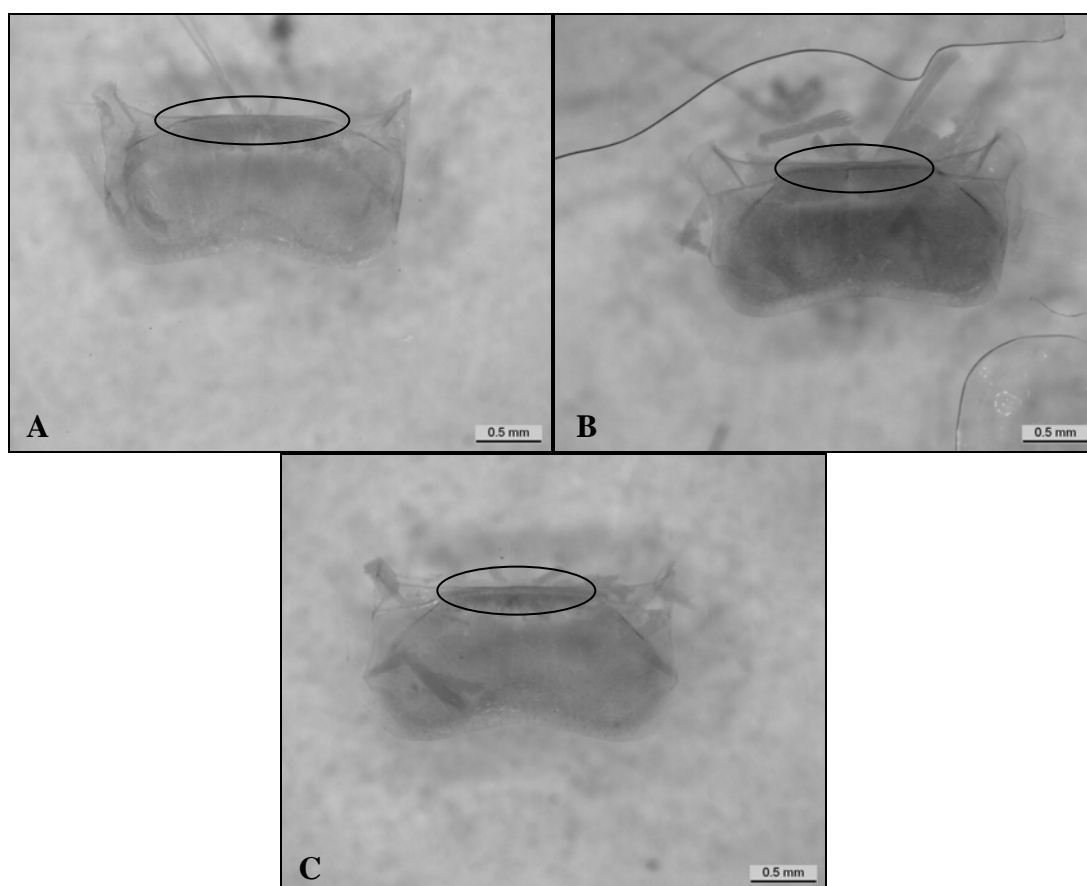


Figura 98. Visualização do apódema transversal do 5º esternito gastral do enxame de *Polybia rejecta*, indicando a localização da Glândula de Richards. A: Rainha; B: Operária; C: Intermediária.

DISCUSSÃO

De acordo com a quantidade de indivíduos encontrados nos enxames de *P. ebehardae* (Tabelas 41, 46 e 51), as porcentagens de rainhas nos enxames I, II e III representaram 17,1%, 4,7% e 3,3% respectivamente. Entre os enxames de *P. paulista* (Tabelas 56 e 61), o número de rainhas nos enxames I e II correspondeu a 3,6% e 2,7% respectivamente (Tabelas 56 e 61). Nos enxames de *P. emaciata* (Tabela 66) e *P. rejecta* (Tabela 71), o número de rainhas correspondeu a 40% e 0,8%. Assim, os enxames II e III de *P. ebehardae* e os enxames I e II de *P. paulista* estavam de acordo com as observações feitas por Richards & Richards (1951) & Richards (1978), onde em um típico enxame o número de rainhas corresponderia de 1-15% do total de indivíduos pertencentes ao enxame, entretanto estes mesmos autores citam que muita variação poderia ocorrer, o que pode ser observado no enxame I de *P. ebehardae*, no enxame de *P. emaciata* e no enxame de *P. rejecta*.

Em relação à idade relativa, os enxames II e III de *P. ebehardae* e o enxame I de *P. paulista* apresentaram todos os indivíduos em idade relativamente avançada (Figuras 64, 70 e 76 respectivamente), exceto o enxame III de *P. ebehardae* onde foram observadas 12% das operárias em idade intermediária (Figura 70). No enxame II de *P. paulista* (Figura 82) e no enxame de *P. rejecta* (Figura 94) foram observadas fêmeas em todas as idades relativas, entretanto, rainhas no enxame II de *P. paulista* foram observadas com idade relativamente jovem e relativamente avançada (Figura 82) e no enxame de *P. rejecta* foram observadas em idade relativamente jovem e intermediária (Figura 94). No enxame I de *P. ebehardae*, as fêmeas foram observadas em idade intermediária e relativamente avançada (Figura 58) e no enxame de *P. emaciata*, todas as fêmeas eram indivíduos relativamente jovens (Figura 88).

Comparando as quantidades relativas de tecido adiposo com a idade relativa das fêmeas nos enxames analisados, foi possível observar que o enxame I de *P. ebehardae* e o enxame de *P. emaciata* apresentaram rainhas com média e muita quantidade de tecido adiposo e operárias e intermediárias com todas as quantidades relativas de tecido adiposo armazenado (Figuras 59 e 89 respectivamente). No enxame II de *P. ebehardae*, todas as quantidades relativas de tecido adiposo foram observados (Figura 65), o que pode ser observado também no enxame I de *P. paulista* (Figura 77) e no enxame de *P. rejecta* (Figura 95). No enxame III de *P. ebehardae*, todas as rainhas foram observadas com muita quantidade de tecido adiposo (Figura 71), entretanto no enxame II de *P. paulista* as rainhas foram observadas com todas as quantidades de tecido adiposo (Figura 83). Nos dois enxames, entretanto, operárias foram observadas com todas as quantidades relativas de tecido adiposo e intermediárias observadas com média e muita quantidade relativa (Figuras 71 e 83). As variações encontradas nos enxames poderiam ser devido às diferentes funções realizadas pelos indivíduos, pois estudos com formigas, abelhas e vespas mostraram que indivíduos que realizam tarefas fora do ninho, como forrageamento e defesa contem menos estoques de tecido adiposo do que aqueles que realizam tarefas dentro do ninho (Mackay 1983; O'Donnell & Jeanne 1995; Blanchard *et al.* 2000; Toth & Robinson 2005) e a possibilidade, de na falta de rainhas, fêmeas desenvolverem seus ovários e botarem ovos viáveis ou produzirem ovos tróficos para a sobrevivência da população.

Em relação ao tamanho da glândula de Dufour, rainhas nos enxames analisados apresentaram na maioria, glândulas relativamente grandes, onde a maioria das rainhas estava em idade relativamente avançada, podendo indicar que, por serem rainhas mais velhas, as glândulas já teriam se desenvolvido o suficiente, pois segundo Abdalla & Cruz-Landim (2001) colônias de *Apis mellifera*, rainhas recém-emergidas possuem a glândula

menor do que as rainhas mais velhas, entretanto, os enxames de *P. emaciata* e *P. rejecta* onde rainhas eram indivíduos relativamente mais jovens, este fato não foi observado, pois estas foram observadas com glândulas relativamente grandes (Figuras 90 e 96 respectivamente).

Em relação ao tamanho da glândula entre as operárias e intermediárias, as variações observadas poderiam sugerir que estariam relacionadas as diferentes tarefas desempenhadas por estas fêmeas, pois Abdalla & Cruz-Landim (2001) observando operárias de *Apis mellifera* que forrageiam e aquelas que colocam ovos, o tamanho da glândula era maior do que nas operárias recém-emergidas e nas enfermeiras e que entre as intermediárias pode-se sugerir a possibilidade dessas fêmeas imitarem as secreções das rainhas, pois, como visto por Katzav-Gozansky *et al.* (1997), operárias poedeiras de *Apis mellifera* em colônias onde as rainhas eram ausentes imitavam as substâncias presentes nas glândulas de rainhas, escondendo assim seus ovos do policiamento das operárias.

Nos enxames de *Polybia* estudados, a presença da glândula de Richards foi analisada (Figuras 62, 68, 74, 80, 86, 92 e 98), e de acordo com Jeanne (1981), estudando *Polybia sericea*, a secreção produzida pela glândula de Richards seria usada para marcar o local do novo ninho e que esta mesma secreção seria usada para marcar os pontos onde os membros se agregam após abandonar o ninho, antes de começar a migração, funcionando como um feromônio de agregação. Secreções são mais abundantes em colônias onde os indivíduos não enxamearam recentemente, bem como em vespas adultas do que em vespas mais jovens (Jeanne 1981). Diferente do que ocorrem em abelhas, os indivíduos de *Polybia occidentalis* deixam os lugares de “descanso” um a um em um período de 10 a 30 minutos seguindo a trilha individualmente (Jeanne 1981) e com a chegada ao local do novo ninho, as operárias começam a construir imediatamente o novo ninho (Jeanne & Bouwma 2002). As escoteiras estimulam os indivíduos inativos nos enxames temporários através de colisões,

umentando deste modo, o número de indivíduos que se tornam ativos e que seguem a trilha de feromônio deixada pelas escoteiras no caminho para o novo ninho (Sonnentag & Jeanne 2009). Clarke *et al.* (1999) compararam a presença de compostos voláteis presentes no 5º tergito e no 5º esternito gastral de *P. sericea* e observaram que os compostos presentes no 5º tergito consistiam principalmente de ácidos graxos e hidrocarbonetos, os quais também estavam presentes no 5º esternito gastral, mas que a fonte dos compostos mais voláteis está no 5º esternito gastral, o qual apresentou uma gama de complexas misturas (cetonas, ácidos, aldeídos, aromáticos, dentre outros) com várias funcionalidades.

Os dados sobre morfometria indicam que existe fraca diferenciação entre as fêmeas nestes enxames, exceto no enxame I de *P. paulista*, como observado anteriormente em *P. dimidiata* (Shima *et al.* 1996), *P. paulista* e *P. occidentalis* (Noll & Zucchi 2000). Baixa diferenciação entre as castas ocorre em muitos Epiponini, caracterizando os gêneros de *Protopolybia*, *Parachartergus*, *Pseudopolybia*, *Polybia*, *Angiopolybia*, *Chartergellus* e *Brachygastra* (Mateus *et al.* 2004; Noll *et al.* 2004). Devido a alguns enxames terem mais diferenças estatisticamente significante do que outros é possível sugerir que as diferenças variam de fraca a moderada. Baseado nas análises do discriminante, pequenas diferenças foram achadas nos enxames, o que pode ser explicado pelos resultados encontrados em Lambda de Wilks (Tabelas 44, 49, 54, 59, 65, 70 e 75), onde variáveis morfométricas foram hábeis para discriminar as fêmeas, apenas quando associada e não quando consideradas independentemente.

Discussão Geral

Enxames e as Implicações na Evolução do Comportamento Social

Os insetos sociais compreendem um pequeno grupo dentro das espécies de insetos, os quais se acreditam que evoluíram várias vezes independentemente dentro da ordem Hymenoptera: uma vez em formigas (Moreau *et al.* 2006), uma vez em Sphecidae (Matthews 1991), uma em Vespidae (Carpenter 1982, 1991) e várias vezes em abelhas (Danforth 2002).

Assim, a família Vespidae, a qual possui mais de 4.200 espécies descritas e atualmente classificada em 6 subfamílias (Carpenter 1982, 1991) é um dos grupos que possuem os estágios necessários, de solitários a eussociais, para ajudar no entendimento da evolução do comportamento social. Vespas enxameadoras são observadas na subfamília Vespinae (*Provespa*), na tribo Ropalidiini (*Ropalidia* e *Polybioides*) e dentro dos 19 gêneros Neotropicais da tribo Epiponini (Carpenter 2004).

Portanto, é possível que exista uma relação entre a população inicial do ninho e a população final, com estágios intermediários resultando de fatores intrínsecos da colônia além das pressões ambientais (Castellón 1980a), onde os enxames poderiam ter uma sintonia final com o tamanho de seus ninhos nos últimos estágios de construção (Jeanne & Bouwma 2002).

Várias são as maneiras que as vespas empregam para a construção de seus ninhos. Uma das maneiras seria a de que os enxames serviriam como um molde para o tamanho do ninho, servindo para ajustar no tamanho certo (Jeanne & Bouwma 2002). Forsyth (1978

apud Jeanne & Bouwma 2002) observou que as operárias de *Metapolybia*, as quais constroem favos sobre uma superfície plana, formam um anel de “guardas”, as quais se arranjam em volta do favo que está sendo construído. Este anel serviria para fixar uma proporção do enxame, onde as vespas poderiam expandir o favo do tamanho certo. Entretanto, Jeanne & Bouwma (2002) discutiram que em *Polybia occidentalis* este modelo não poderia ser aplicado, pois os ninhos são construídos abaixo de um galho, onde a maior parte do enxame permanece agrupada próxima do local da construção do ninho.

Uma segunda e terceira maneira seriam a de que a construção cessaria quando o ninho se torna suficientemente grande para abrigar o enxame (Camazine *et al.* 2001 *apud* Jeanne & Bouwma 2002) e que o tamanho dos favos seriam constantes de acordo com o tamanho do enxame, onde grandes enxames construiriam ninhos com mais favos e que as células são construídas para acompanhar a razão de oviposição das rainhas (Camazine *et al.* 2001 *apud* Jeanne & Bouwma 2002).

Jeanne & Bouwma (2004) observando colônias de *Polybia occidentalis* durante o estágio de fundação das colônias constataram que a razão de construção de células excede as razões de oviposição realizada pelas rainhas. A construção do ninho nesta espécie ocorre de forma explosiva com uma fase de grande êxtase durante a fase de produção de operárias, o que contrasta claramente com os fundadores independentes, onde a construção do ninho é contínua indo até o estágio reprodutivo da colônia. Esses padrões de construção de células que excedem as razões de oviposição foram observados em várias espécies e gêneros de fundadores por enxames, como observado em *Metapolybia cingulata* (Rau 1933 *apud* Jeanne & Bouwma 2004), *Polybia striata* (Vesey-Fitzgerald 1938 *apud* Jeanne & Bouwma 2004), *P. scutellaris* (Ihering 1904), colônias de *Epipona* (Larcordaire 1838 *apud* Jeanne & Bouwma 2004; Vesey-Fitzgerald 1938 *apud* Jeanne & Bouwma 2004), dentre outras espécies que

podem ser encontradas em Jeanne & Bouwma (2004 - Tabela 2). Embora este seja um trato amplo dentre os enxameadores, há evidências que algumas espécies, como *Parachartergus* (Itô 1996) e *Angiopolybia* (Vesey-Fitzgerald 1938 *apud* Jeanne & Bouwma 2004) estejam mais relacionadas ao modo de construção dos fundadores independentes.

Cinco seriam as hipóteses para que os enxames construíssem de forma explosiva os ninhos. A primeira seria a de maximizar a produtividade da colônia, pois nas primeiras semanas, os ovos colocados pelas rainhas como ainda não eclodiram, as operárias se engajam nas atividades de construção, pois para as operárias, a construção mais rápida do ninho nas primeiras semanas possibilitaria criarem as crias mais tarde, resultado assim em mais alta produtividade, onde a construção do ninho decresceria com a eclosão das primeiras larvas. Esta hipótese foi observada em *Polybia occidentalis* observada por Jeanne & Bouwma (2004). A segunda seria a de que grandes colônias, como *Polybia occidentalis* realizem mais trabalho de construção do ninho do que as colônias menores (Jeanne, 1986), o que entre os fundadores independentes este padrão tende a ser o oposto, pois grandes grupos fundadores possuem a menor razão per capita por célula (Jeanne 1999 *apud* Jeanne & Bouwma 2004). Isto sugere que quanto maior a força operária que a colônia aloca para a construção do ninho, mais eficiente este trabalho será realizado favorecendo as colônias que maximizam o tamanho do grupo engajado na construção do ninho (Jeanne 1999 *apud* Jeanne & Bouwma 2004; Anderson & Ratnieks 1999 *apud* Jeanne & Bouwma 2004). A terceira diz que por apressar a construção do ninho, o envelope completo reduziria o risco de entrada de parasitóides (London & Jeanne 1998) e reduziria o perímetro de acesso que deve ser defendido contra as formigas (Jeanne 1975; Smith *et al.* 2001), fornecendo a cria maior proteção contra a dessecação. Entretanto, esta hipótese não seria uma pressão seletiva para esse tipo de construção, pois no gênero *Apoica*, a qual constrói ninhos expostos não

deveria mostrar esse trato, entretanto a média de construção de células aparentemente excedeu o da oviposição (Jeanne & Bouwma 2004).

A quarta hipótese seria a de proteção dos adultos, pois nos primeiros dias de construção, a massa de enxame permanece agrupada sobre galhos e folhas próximas ao ninho, podendo ser alvo de predadores (Richards 1978; Bouwma *et al.* 2003), bem como proteger da dessecação devido a exposição ao sol, chuva e vento. Esta hipótese é corroborada pelas observações de Jeanne & Bouwma (2004), onde a construção do ninho decresce depois que o ninho é suficientemente grande para abrigar todo o enxame.

A quinta hipótese estaria relacionada à competição na reprodução, pois como em um enxame muitas vezes mais de uma rainha está presente, as rainhas tendem a ser reduzido em número, de acordo com a progressão colonial, podendo em alguns casos serem reduzidas a uma (West-Eberhard 1978; Strassmann *et al.* 1992; Noll & Zucchi 2000), tendo como efeito manter o relacionamento genético entre os membros da colônia (Strassmann *et al.* 1992; Hughes *et al.* 1993 *apud* Jeanne & Bouwma 2004; Queller *et al.* 1993; Herman *et al.* 2000). Aparentemente as operárias não conseguem discriminar os companheiros de ninho por base no relacionamento genético (Strassmann *et al.* 1997), portanto, rainhas são provocadas por elas (West-Eberhard 1978; Platt *et al.* 2004), podendo assim as operárias terem um palpite quanto ao desenvolvimento dos ovários dessas rainhas. Assim, esse fato levaria as rainhas a competirem, onde aquelas com ovários mais desenvolvidos poderiam rapidamente aumentar sua competitividade e terem melhores chances de serem as rainhas sobreviventes (Forsyth 1978). West-Eberhard (1977) observou que em *Metapolybia aztecoides*, as rainhas eram mais agressivas em colônias com um grande número de células vazias no favo.

Exceções ocorrem em *Angiopolybia*, *Pseudopolybia* e *Parachartergus*, os quais constroem envelopes estruturalmente independentes do pedicelo de dentro dos favos (Wenzel 1991), onde as evidências indicam que o envelope destes gêneros é completado bem antes do final do estágio de construção (Vesey-Fitzgerald 1938 *apud* Jeanne & Bouwma 2004), sendo os favos expandidos gradualmente. *Synoeca* e *Nectarinella* constroem um favo único e com células sésseis, independente do envelope que as cerca, sendo assim, o envelope pode ser completado rapidamente, promovendo a proteção da cria e dos adultos, enquanto os favos são aumentados mais vagarosamente (Jeanne & Bouwma 2004). Segundo Jeanne & Bouwma (2004) a diversidade de hábitos de nidificação e os padrões de oviposição visto nas vespas enxameadoras não estaria relacionado com a arquitetura dos ninhos.

Através da Tabela 76 podemos observar que os enxames ou ninhos novos foram capturados em períodos onde o clima é mais quente e quando o volume de chuvas aumenta conseqüentemente aumentando a quantidade de recursos disponíveis. Assim, devido ao aumento de recursos, a liberação de enxames reprodutivos seja viável nessas épocas, aumentando desta maneira a possibilidade do enxame ter sucesso na construção do novo ninho e conseqüentemente terem mais recursos alimentares para alimentarem suas larvas.

Richards (1971) observou que normalmente o tamanho médio de um ninho primário é específico dependendo do tamanho do enxame, ou seja, se o enxame originado por meio de um *absconding*, onde toda a população deixa o ninho original por motivo de destruição, seja ela causada por fatores ambientais ou por predadores (Richards & Richards 1951; West-Eberhard 1982) as vespas construiriam um novo ninho podendo este ser maior do que o primeiro (Richards 1971).

Assim, segundo nossos dados, os enxames de *Protopolybia exigua exigua*, assim como o enxame I de *Polybia eberhardae* e de *P. rejecta* (Tabela 76), devido as idades relativas

das fêmeas (Tabela 77) possivelmente foram originados de um *absconding*, o qual pode ter sido provocado por distúrbios no ninho original. Os outros enxames (Tabela 78), portanto, de acordo com a idade relativa das fêmeas (Tabela 77), possivelmente eram enxames reprodutivos, onde operárias e rainhas jovens e/ou velhas deixam o ninho original para fundarem um novo ninho. Portanto, o tamanho dos enxames poderia refletir a origem do enxameio, uma vez que quando um ninho é danificado, toda a população abandona o ninho danificado e funda um novo, o que refletiria o provável tamanho da população. Entretanto, quando enxames são originados por meio de fissão, o tamanho total da população que compunha o ninho original seria apenas parcialmente conhecido.

Machos apenas tinham sido observados em um enxame de *Apoica pallens* (Ducke 1905 *apud* Richards 1978; Howard *et al.* 2002), entretanto no enxame de *Apoica pallens* estudado por nós, machos não foram encontrados. Machos foram observados nos enxames de *Synoeca virginea* e no enxame II de *Protopolybia exigua* (Tabela 76). Provavelmente no enxame de *S. virginea*, os machos possivelmente estavam acompanhando as fêmeas ou esperando as fêmeas em ramos próximos ao enxame, sendo capturados juntamente com as fêmeas. Já o enxame II de *P. exigua* como provavelmente estava em processo de evacuação do ninho parental, onde todos os indivíduos deixaram o ninho, a grande quantidade de machos seja provavelmente devido a colônia original estar na fase de produção de machos (final de ciclo colonial) e estes ainda não terem deixado o ninho. Como visto em *Polistes* de clima tropical (Rodrigues 1968; West- Eberhard 1969) os machos podem copular com as fundadoras após um novo ninho ter começado. Richards (1971) acreditava que machos em Epiponini citado como Polybiini, fertilizavam as rainhas antes de iniciarem o novo ninho, pois não eram encontrados em colônias jovens, onde o ninho ainda não estava completamente formado e as células ainda estavam vazias ou continham apenas ovos.

As glândulas presentes nos esternitos gastrais vêm tendo uma grande atenção desde van der Vecht (1968) e Richards (1971, 1978). A glândula do 6º esternito gastral, ou glândula de van der Vecht mostrou evidências de que nas tribos *Mischocyttarrini* e *Polistini* é fonte de um feromônio que repele as formigas (Jeanne 1970; Post & Jeanne 1980), o qual é especialmente útil para as espécies destas tribos, uma vez que a fundação de seus ninhos se dá de forma independente. A glândula do 5º esternito gastral (glândula de Richards; Richards 1971, 1978) ocorre em alguns gêneros que fundam seus ninhos através de enxames.

Jeanne *et al.* (1983) mostraram evidências de que características como a localização e a morfologia da glândula, tipo de modificação cuticular e tipo do reservatório estão correlacionados com o tipo de organização social, particularmente com o modo de fundação colonial. Assim, observaram que as colônias que iniciam seus ninhos por meio de enxames, a hipótese seria a de produção de uma trilha de feromônio que seria aplicada através de movimentos de “*gaster dragging*”, como observado por Jeanne (1981) em *Polybia sericea*, onde a secreção produzida pela glândula de Richards seria usada para marcar o local do novo ninho e que esta mesma secreção seria usada para marcar os pontos onde os membros se agregam após abandonar o ninho, antes de começar a migração, funcionando como um feromônio de agregação. Em *Synoeca surinama* um traço interessante foi observado, onde lambiam e mastigavam as bordas das folhas (Jeanne *et al.* 1983). Entretanto, essa glândula não foi observada nos gêneros de *Parachartergus*, *Leipomeles*, *Chartergellus*, *Nectarinella*, *Agelaia*, *Angiopolybia* e *Polybioides* (Jeanne *et al.* 1983; Smith *et al.* 2002). A ausência das glândulas nestas espécies é um tanto confusa, uma vez que comportamento de *dragging* foi observado em alguma delas. Este processo foi observado por Mateus (2005) em *Parachartergus* (veja Introdução).

Portanto, as substâncias produzidas pela glândula de Richards têm um papel importante durante o processo de enxameio por coordenar os grupos em um movimento sincronizado até o local do novo ninho, permitindo desta maneira que menos indivíduos sejam perdidos durante este processo.

Segundo as análises de Smith *et al.* (2002), a glândula de Richards estava presente em 12 dos 21 gêneros investigados por eles (veja Figura D em Smith *et al.* 2002) e a falta da glândula nos Stenogastrinae sugeriria que a glândula evoluiu primeiro nos Vespidae eussociais (Vespinae + Polistinae). Através de estudos filogenéticos, a glândula de Richards teria surgido duas ou três vezes e que estas origens teriam ocorrido em vespas de fundação independente (Smith *et al.* 2002). Apenas em Epiponini, o modo de fundação por enxame teria evoluído juntamente com a glândula de Richards, não ocorrendo no gênero *Provespa*, *Polybioides* e em parte de *Ropalidia* (Smith *et al.* 2002).

Entre os Epiponini, Smith *et al.* (2002) sugeriram que a glândula de Richards foi perdida duas vezes, uma em *Angiopolybia* + *Agelaia* e outra em *Parachartergus* + (*Leipomeles* + (*Chartergellus* + *Nectarinella*)).

Assim, a glândula de Richards não estaria associada com a evolução do modo de fundação por enxame em Vespidae, uma vez que nos gêneros *Provespa*, *Polybioides* e em parte de *Ropalidia*, a glândula não é encontrada (Smith *et al.* 2002) e que nos fundadores independentes sua função é aparentemente variável, pois segundo Dani *et al.* (1995, 1996), a glândula de Richards em *Polistes dominulus* e *P. sulcifer* e a glândula de van der Vecht produz componentes que repelem as formigas, entretanto London & Jeanne (2000) observando *P. myersi* mostraram que apenas a glândula de van der Vecht produz essa substância.

Nas espécies analisadas, nossos dados sobre a presença da glândula de Richards (Tabela 76) estão de acordo com prévios estudos de Jeanne *et al.* (1983) e Smith *et al.* (2002), onde em *Agelaia*, *Chartergellus* e *Leipomeles* também não foi observada a presença desta glândula. Entretanto, alguns gêneros que possuem a glândula de Richards não a utilizam para marcar quimicamente locais entre os ninhos, como é o caso em *Apoica pallens*, que segundo Howard *et al.* (2002) as vespas parecem orientar seu enxame utilizando de dispersão aérea de feromônios. Outras maneiras de orientar os enxames parecem ocorrer, como observado em *Synoeca septentrionales* por Jeanne *et al.* (1983), as quais lambem e mastigam as folhas ao longo das rotas do enxame. Entre os gêneros de Epiponini que não possuem a glândula de Richards, possivelmente os indivíduos sejam guiados pelas rotas por meio de liberação de substâncias por meio aéreo ou por marcação química de locais pré-escolhidos, pois comportamento de “gaster dragging” foi observado em *Angiopolybia*, *Agelaia*, *Parachartergus*, *Leipomeles*, *Chartergellus* e *Nectarinella* (Jeanne *et al.* 1983; Smith *et al.* 2002) ou ainda poderiam utilizar as substâncias da glândula de Dufour, como ocorre em *Polybioides tabidus*, onde a glândula de Richards também é ausente (Francescato *et al.* 1993, 1994).

Devido às várias funções da glândula de Dufour acredita-se que esta tenha um papel importante na marcação de ovos (Downing 1991; Jeanne 1996 *apud* Billen 2002), pois diferente de formigas, onde esta se abre no ferrão (Billen 1987), em vespas assim como em abelhas e *Bombus* (Billen 1987; Martin *et al.* 2005) a parte posterior da glândula se curva quando se aproxima do aparato de ferrão e se abre na parede dorsal da vagina (Billen 2006), onde quando os ovos passarem pelos ovários terão que passar através da abertura da glândula, entrando em contato com as substâncias produzidas por ela, o que preveniria que os ovos pudessem ser comidos pelas operárias durante a inspeção, como ocorre em *Apis*

(Ratnieks 1993, 1995; Katzav-Gozansky *et al.* 1997). Este papel na secreção da glândula de Dufour em vespas na marcação dos ovos vem com a possibilidade de diferenças inter e intra-castas entre os indivíduos, onde os ovos colocados por operárias, subordinadas ou por fêmeas não companheiras de ninho possam ser comidos pelas fêmeas dominantes (Downing 1991).

Segundo Dani *et al.* (1996) as secreções da glândula de Dufour contem os mesmos hidrocarbonetos encontrados na cutícula de *Polistes dominulus* e que possivelmente estes compostos sejam utilizados junto com glândulas exócrinas associadas a epiderme para a formação da camada de hidrocarbonetos cuticulares e que essas vespas espalham suas secreções sobre a superfície do corpo durante a auto limpeza. Através da composição das secreções da glândula de Dufour e dos hidrocarbonetos cuticulares é possível distinguir entre as fundadoras de diferentes colônias (Dani *et al.* 1996). Essas diferenças entre fundadoras e operárias foram observadas em *Polistes metricus* (Espelie *et al.* 1990; Layton *et al.* 1994), *P. exclamans* (Singer *et al.* 1992), *P. fuscatus* (Espelie *et al.* 1994) e *P. bigumis bimaculatus* (Lorenzi *et al.* 1994) enquanto fraca diferenciação foi vista em *P. dominulus* (Bonavita-Cougourdan *et al.* 1991).

A glândula de Dufour poderia ter um papel no reconhecimento dos companheiros de ninho, como observado por Dani *et al.* (1996), além disso, em vespas que não possuem a glândula de Richards, as secreções da glândula de Dufour poderiam ser utilizadas para o processo de marcação do caminho químico durante o processo de enxameio (Mateus 2005), como observado em *Polybioides tabidus* (Francescato *et al.* 1993, 1994). Clarke *et al.* (1999) estudando a composição química da trilha de feromônio de *Polybia sericea*, observaram que possivelmente uma relação entre as propriedades físicas dos indivíduos e seu papel na comunicação durante o enxame certamente exista. Comparação entre os componentes da

glândula de Richards encontrada em *Polybia sericea* e os componentes encontrados na glândula de Dufour de *Polybioides tabidus* mostraram que a diferença é notável (Clarke *et al.* 1999), onde operárias de *Polybioides tabidus* possuíam o composto 1-hexadecanol como o maior componente, sendo os outros hidrocarbonetos de maior peso e poucos ésteres, todos achados na cutícula (Dani *et al.* 1997 *apud* Clarke *et al.* 1999). Assim, este componente químico, que acredita ser o utilizado no processo de enxameio é bem mais simples do que os encontrados em *Polybia sericea*, além dos componentes presentes terem baixa volatilidade (Clarke *et al.* 1999).

Portanto, para o entendimento da evolução do comportamento social, as glândulas tegumentares têm importância fundamental, assim como o da glândula de Dufour, pois o reconhecimento entre os companheiros torna possível que as interações entre indivíduos de uma mesma colônia tornem o processo de viver em sociedade mais fácil e conflitos podem ser evitados. Entretanto mais estudos relacionados às glândulas de maneira geral em vespas sociais precisam ser realizados.

A quantidade de tecido adiposo armazenado por um indivíduo tem sugerido que os estoques podem influenciar o repertório de comportamentos realizados individualmente, e isto tem evoluído devido a indivíduos com menos conteúdo energético ser menos custosos para a perda colonial, os quais realizam tarefas arriscadas, tais como defesa e forrageio (O'Donnell & Jeanne 1995; Blanchard *et al.* 2000),

Assim, como sugerido por Jeanne & Bouwma (2002), mudanças nas proporções do ninho acompanham as mudanças no tamanho dos enxames e estes padrões envolveriam comunicação direta de informações sobre o tamanho do grupo, além da evolução das glândulas terem contribuído para este processo, uma vez que em insetos, vários comportamentos são mediados por substâncias químicas.

Tabela 76. Descrição dos dados de coleta, origem e presença da glândula de Richards nas fêmeas dos enxames analisados.

ENXAMES	Data Coleta	Condição	Origem	Glândula Richards
<i>Apoica pallens</i>	26/XI/2006	Ninho novo	Fissão	Presente
<i>Agelaia pallipes</i>	14/XII/2001	Em movimento	Fissão	Ausente
<i>Chartergellus communis</i>	22/IX/2000	Ninho novo	Fissão	Ausente
<i>Leipomeles dorsata</i>	22/IX/2005	Ninho novo	Fissão	Ausente
<i>Synoeca chalibea</i>	15/IX/2002	Em movimento	Fissão	Presente
<i>Synoeca virginea</i>	02/XI/2006	Em movimento	Fissão	Presente
<i>Protopolybia exigua I</i>	11/XII/2002	Ninho novo	<i>Absconding</i>	Presente
<i>Protopolybia exigua II</i>	10/III/2005	Em movimento	<i>Absconding</i>	Presente
<i>Polybia ebehardae I</i>	10/IX/2002	Em movimento	<i>Absconding</i>	Presente
<i>Polybia ebehardae II</i>	14/VIII/2002	Ninho novo	<i>Fissão</i>	Presente
<i>Polybia ebehardae III</i>	10/IX/2002	Ninho novo	<i>Fissão</i>	Presente
<i>Polybia paulista I</i>	20/I/2003	Ninho novo	<i>Fissão</i>	Presente
<i>Polybia paulista II</i>	26/IX/2007	Em movimento	<i>Fissão</i>	Presente
<i>Polybia emaciata</i>	01/XII/2006	Ninho novo	<i>Fissão</i>	Presente
<i>Polybia rejecta</i>	09/IX/2002	Em movimento	<i>Absconding</i>	Presente

Tabela 77. Idade Relativa, Tecido Adiposo e Glândula de Dufour das fêmeas dos enxames analisados. (Tecido Adiposo - Po: pouco; Me: Médio; Mto: Muito).

ENXAMES	Casta	Idade Relativa			Tecido Adiposo			Glândula de Dufour			
		1	2	3	Po	Me	Mto	1	2	3	4
<i>Apoica pallens</i>	Q	100			100						100
	W	100			15,1	37,4	47,5		21,2	29,3	49,5
<i>Agelaia pallipes</i>	Q			100	78,6	14,3	7,1			57,1	42,9
	W	100			32,6	37,2	30,2		30,2	24,4	45,4
<i>Chartergellus communis</i>	Q	100			100			100			
	W	87,3	12,7		62,1	27,9	10	34,2	58,2	7,6	
<i>Leipomeles dorsata</i>	Q			100	100				31,6	68,4	
	W	46,2	49,2	4,6	38,4	26,2	35,4		23,1	63,1	13,8
	I	87,5	12,5			35,7	64,3		56,3	25	18,7
<i>Synoeca chalibea</i>	Q			100		100					100
	W	19,4	30,6	50	8,4	13,8	77,8		89,2		10,8
	I	38,5	38,5	23		15,4	84,6		61,5		38,5
<i>Synoeca virginea</i>	Q	100					100	100			
	W	45,4	20,6	34	30,9	39,2	29,9		40,2	36,1	23,7
<i>Protopolybia exigua exigua I</i>	Q	76,9	23,1		100			7,7	34,6	46,2	11,5
	W	70,6	29,4		85,3	14,7			61,6	13,6	14,8
	I	90,6	9,4		93,8	6,2			40,6	40,6	18,8
<i>Protopolybia exigua exigua II</i>	Q			100	100						100
	W	12,5	41,7	45,8	91,6	8,4					100
	I	44,4	44,4	11,2	77,8	22,2					100
<i>Polybia ebehardae I</i>	Q		27,8	72,2		16,7	83,3		11,2	49,9	38,9
	W		42,1	57,9	32	28,4	39,6	18,5	24,9	43,4	13,2
	I		50	50	33,3	16,7	50			66,6	33,4
<i>Polybia ebehardae II</i>	Q			100	18,2	27,3	54,5			72,7	27,3
	W			100	25,7	33,8	40,5		14,8	46	39,2
	I			100	46,7	33,3	20		13,3	60	26,7
<i>Polybia ebehardae III</i>	Q			100			100			87,5	12,5
	W		12	88	25,5	32,2	42,3		6,0	63,8	30,2
	I			100		22,2	77,8			55,6	44,4
<i>Polybia paulista I</i>	Q			100	16,6	66,8	16,6		16,6	66,8	16,6
	W			100	39,4	34	26,6		19,2	25,5	55,3
<i>Polybia paulista II</i>	Q	16,7		83,3	8,3	25,1	66,6			91,7	8,3
	W	73,2	19,5	7,3	12,2	36,6	51,2		17	58,6	24,4
	I	66,8	16,6	16,6		33,3	66,7			100	
<i>Polybia emaciata</i>	Q	100				21,9	78,1			68,8	31,2
	W	100			28,6	38,1	33,3		14,3	47,6	38,1
	I	100			21,1	52,6	26,3		10,5	68,4	21,1
<i>Polybia rejecta</i>	Q	57,1	42,9		42,9	42,9	14,2				100
	W	56	50	44,4	22,3	22,3	55,4			27,8	72,2
	I	82,3	17,7		31,7	50,6	17,7		2,5	20,3	77,2

Tabela 78. Composição e Origem dos enxames.

Enxames	<i>Apoica pallens</i>	<i>Agelaiia pallipes</i>	<i>Chartergellus communis</i>	<i>Leipomeles dorsata</i>	<i>Synoeca chalibea</i>	<i>Synoeca virginea</i>	<i>Protopolybia exigua</i> I	<i>Protopolybia exigua</i> II
Indivíduos								
Rainha	1	14	24	19	3	3	26	3
Operária	385	3267	144	172	36	211	34	24
Intermediária	0	0	0	16	13	0	32	9
Macho	0	0	0	0	0	4	0	58
Total	386	3281	168	207	52	218	92	94
Origem	Fissão	Fissão	Fissão	Fissão	Fissão	Fissão	<i>Absconding</i>	<i>Absconding</i>
Enxames	<i>Polybia ebehardae</i>	<i>Polybia ebehardae</i> II	<i>Polybia ebehardae</i> III	<i>Polybia paulista</i> I	<i>Polybia paulista</i> II	<i>Polybia emaciata</i>	<i>Polybia rejecta</i>	
Indivíduos	I							
Rainhas	18	11	8	6	12	64	7	
Operárias	81	209	226	162	434	77	812 (analisadas)	
Intermediárias	6	15	9	0	6	19	81	
Macho	0	0	0	0	0	0	0	
Total	105	235	243	168	452	160	2066	
Origem	<i>Absconding</i>	Fissão	Fissão	Fissão	Fissão	Fissão	<i>Absconding</i>	

Conclusões

Através das análises realizadas foi possível sugerir que:

- A diferenciação morfológica entre as castas seja pré-imaginal em *Agelaia pallipes*, *Apoica pallens*, *Polybia paulista* e *Polybia emaciata* e pós-imaginal em *Synoeca chalibea*, *S. virginea*, *Chartergellus communis*, *Leipomeles dorsata*, *Protopolybia exigua exigua*, *Polybia ebehardae* e *Polybia rejecta*.
- A presença de 1 a 15% de rainhas nos enxames de *Synoeca chalibea*, *S. virginea*, *Leipomeles dorsata*, *Chartergellus communis*, enxame II de *Protopolybia exigua exigua*, enxames II e III de *Polybia ebehardae*, enxames de *Polybia paulista* e em *P. rejecta* concorda com o observado por Richards (1978). Entretanto, os enxames de *Apoica pallens*, enxame II de *Protopolybia exigua exigua*, enxame I de *Polybia ebehardae* e no enxame de *Polybia emaciata* se encaixam também nas observações de Richards (1978) onde variações podem ser encontradas.
- Devido à presença de machos nos enxames de *Synoeca virginea* e no enxame II de *Protopolybia exigua exigua*, provavelmente estes machos sigam o enxame nestas espécies, podendo permanecer com a colônia após a construção do ninho.
- De acordo com a idade relativa das fêmeas dos enxames analisados, os enxames de *Apoica pallens*, *Agelaia pallipes*, *Chartergellus communis*, *Leipomeles dorsata*, *Synoeca chalibea*, *S. virginea*, enxames II e III de *Polybia ebehardae*, enxames de *Polybia paulista* e *Polybia emaciata* provavelmente tiveram origem reprodutiva, ou seja, sofreram fissão colonial. Já os enxames de *Protopolybia exigua exigua*, o enxame I de *Polybia ebehardae* e o de *Polybia rejecta* provavelmente originaram a partir de um “absconding”, ou seja, por meio de um processo de evacuação do ninho causado por causas desconhecidas.
- As variações encontradas no tamanho da Glândula de Dufour possivelmente esteja relacionado a produção de compostos químicos referentes ao reconhecimento de companheiras de ninho, também sendo utilizado pelas rainhas para marcação de seus

ovos, sinalizando durante o processo de policiamento das operárias e também as substâncias produzidas poderiam estar envolvidas com o processo de migração nas espécies onde a glândula de Richards não está presente.

- As diferenças nas quantidades de tecido adiposo estariam relacionadas provavelmente a idade relativa e as tarefas realizadas pelos indivíduos, como atividades de construção de ninho e/ ou forrageamento, pois a perda de indivíduos com menos valor energético, seria menos custoso para a perda colonial, sendo que estes então desempenhariam assim tarefas mais arriscadas (Mackay 1983; O'Donnell & Jeanne 1995; Blanchard *et al.* 2000). Poderia também estar relacionado a troca de energia por meio de ovos tróficos e ao desenvolvimento ovariano no caso de perda das rainhas. E, entre as rainhas estaria relacionado ao desenvolvimento de ovos de tamanho suficiente para a postura.
- A presença da glândula de Richards nas espécies *Apoica pallens*, *Synoeca chalibea*, *S. virginea*, *Protopolybia exigua* e as espécies de *Polybia* analisadas neste estudo, possivelmente indique que o processo de migração seja realizado com as secreções produzidas por essa glândula e nos enxames de *Agelaiia pallipes*, *Chartergellus communis* e *Leipomeles dorsata* onde a glândula de Richards não é desenvolvida, o processo de migração seria possivelmente realizado por meio de substâncias produzidas pela glândula de Dufour, uma vez que comportamento de “dragging” foi observado anteriormente nestas espécies.

Referências Bibliográficas

- Abdalla, F. C. & Cruz-Landim C.** 2001. Dufour Glands in the Hymenopterans (Apidae, Formicidae, Vespidae): A review. *Revista Brasileira de Biologia* 61 (1):95-106.
- Andena, S.R., Carpenter, J. & F.B. Noll.** 2009. A Phylogenetic analysis of *Synoeca* de Saussure, 1852, A Neotropical Genus of social wasps. (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini). *Entomologica Americana*, 115(1):81-89.
- Anderson, T.W.**1958. Introduction to multivariate statistical analysis. John Wiley and Sons Inc. New York, 374p.
- Aresse, E.L. & Soulages, J.L.** 2010. Insect fat body: Energy, Metabolism, and Regulation. *Annual Review Entomological* 55: 207-225.
- Baio, M. V., Noll, F. B., Zucchi, R. & D. Simões.** 1998. Non-allometric caste differences in *Agelaia vicina* (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini). *Sociobiology* 32:465-476.
- Baio, M. V., Noll, F.B. & R. Zucchi.** 2003. Shape differences rather than size differences between castes in the Neotropical swarm-founding wasp *Metapolybia docilis* (Hymenoptera: Vespidae, Epiponini). *BMC Evolutionary Biology*. 3:10.
- Billen, J.P.J.,** 1987. New structural aspects of the Dufour's and venom glands in social insects. *Naturwissenschaften* 74, 340–341.
- Billen, J.** 2002. Morphology and ultrastructure of the Dufour gland in workers of social wasps (Hymenoptera, Vespidae). *Arthropod Structure & Development* 35: 77-84.
- Billen, J.** 2006. Signal variety and communication in social insects. *Proceedings of the Netherlands Entomological Society Meetings*, 17:9 – 25 .
- Bonavita-Cougourdan A., Thereulaz G., Bagnères A. G., Roux M., Pratte M., Provost E. & J.L. Clement.** 1991. Cuticular hydrocarbons, social organization and ovarian development in a Polistinae wasp: *Polistes dominulus*. *Comparative Biochemical Physiology B*. 100:667–680.
- Bourke, A. F. G. & Franks N.R.** 1995. Social evolution in ants. Princeton: Princeton University Press.
- Bouwma, A. M., P. E. Bouwma, E. V. Nordheim & R. L. Jeanne.** 2003. Founding swarms in a tropical social wasp: adult mortality, emigration distance, and swarm size. *Journal of Insect Behavior* 16:439–452.

- Blanchard, G. B., Orledge, G. M., Reynolds, S. E. & N.R. Franks. 2000.** Division of labor and seasonality in the ant *Leptothorax albipennis*: worker corpulence and its influence on behavior. *Animal Behavior*. **59**, 723-738.
- Bouwma, A.M., Howard, K.J. & R. L. Jeanne. 2005.** Parasitism in a social wasp: effect of gregarines on foraging behavior, colony productivity, and adult mortality. *Behavioral, Ecology and Sociobiology* **59**(2):222-233.
- Briegel H. 1990.** Metabolic relationship between female body size, reserves, and fecundity of *Aedes aegypti*. *Journal of Insect Physiology* **36**:165-72
- Carpenter, J.M. 1982.** The phylogenetic relationships and natural classification of the Vespoidea (Hymenoptera). *Systematic Entomology* **7**: 11-38.
- Carpenter, J. M. 1991.** Phylogenetic relationships and the origin of social behavior in the Vespidae. *In* The social biology of wasps (pp. 7-32), edited by K. G. Ross and R. W. Matthews. Ithaca, NY: Cornell University Press.
- Carpenter J.M. 1993.** Biogeography patterns in the Vespidae (Hymenoptera): Two views of Africa and South America. Pp. 139-155. *In* P. Goldblatt (ed.), *Biological Relationships between Africa and South America*; Yale Univ. Press, New Haven.
- Carpenter J.M. 1997.** A note on the names of paper wasp tribes (Insecta: Hymenoptera: Vespidae). *Natural History Bulletin. Ibaraki Univ.* **1**:15-16.
- Carpenter, J.M., Kojima, J. & J.W. Wenzel. 2000.** *Polybia*, Paraphyly, and Polistine Phylogeny. *American Museum Novitates*. **3298**: 24pp.
- Carpenter, J.M. 2004.** Synonymy of the Genus *Marimbonda* Richards, 1978, with *Leipomeles* Möbius, 1856 (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae), and a New Key to the Genera of Paper Wasps of the New World. *American Museum Novitates*. Number 16. 16pp.
- Castellón,, E.G. 1980a.** Reprodução e Dinâmica de população de *Synoeca surinama* (Hymenoptera: Vespidae). *Acta Amazônica* **10**(3):679-690.
- Castellón,, E.G. 1980b.** Orientação, arquitetura, e construção dos ninhos de *Synoeca surinama* (L) (Hymenoptera, Vespidae). *Acta Amazônica* **10**(4):883-896.
- Castellón, E.G. 1982.** Evidências sobre o comportamento de cópula dos machos de *Synoeca surinama* L. (Hymenoptera: Vespidae) num ninho em construção. *Acta Amazônica* **12**(3): 665-666.
- Clarke, S.R., Dani, F.R., Jones, G.R., Morgan, E.D. & S. Turillazzi. 1999.** Chemical analysis of the swarming trail pheromone of the social wasp *Polybia sericea* (Hymenoptera: Vespidae). *Journal of Insect Physiology* **45**: 877-883.

- Cooper, M. 1993.** Two new species of *Polybia* (Hym, Vespidae) with notes on other members of the genus. *Entomologist's Monthly Magazine*. 129:31-38.
- Cooper, M. 2000.** Five new species of *Agelaia* Lepeletier (Hym., Vespidae, Polistinae) with a key to members of the genus, new synonymy and notes. *Entomologist's Monthly Magazine*. 136:177-197.
- Crozier R.H. & P. Pamilo. 1996.** Evolution of social insect colonies. Oxford: Oxford University Press.
- Cunha, M.A.S.; Silva-de-Moraes, R.L.M. & C. Cruz-Landim. 1983.** Estágios de desenvolvimento ovariano em *Atta sexdens rubropilosa* Forel (Hymenoptera: Formicidae) durante o primeiro ciclo reprodutivo.. *Bolm Zool*, v. 6, p. 147-156.
- Danforth, B. N. 2002.** Evolution of sociality in a primitively eusocial lineage of bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 99:286–290.
- Dani F. R., Morgan D. E. & S. Turillazzi. 1995.** Chemical analysis of sternal gland secretion of paper wasp *Polistes dominulus* (Christ) and its social parasite Queen Recognition in *Polistes* Wasps *Polistes sulcifer* (Zimmermann) (Hymenoptera Vespidae). *Journal of Chemical Ecology*. 21:1709–1718.
- Dani. F.R. 1996.** The role of Dufour's gland in *Polistes* wasps: old and new hypotheses (Hymenoptera, Vespidae). *Insect Social Life* 1: 91-94.
- Dani F.R., Morgan E.D. & S. Turillazzi. 1996.** Dufour gland secretion of *Polistes* wasp: chemical composition and possible involvement in nestmate recognition (Hymenoptera: Vespidae). *Journal of Insect Physiology* 42:541-548
- Downing, H. A. & R.L. Jeanne. 1983.** Correlation of season and dominance status with activity of exocrine glands in *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*. 56: 387-397.
- Downing, H.A., 1991.** The function and evolution of exocrine glands. *In*: Ross, K.G., Matthews, R.W. (Eds.), *The Social Biology of Wasps*. Comstock Publishing Associates, Ithaca and London, pp. 540–569.
- Ducke, A. 1905.** Sobre as vespidas sociais do Para (IO Suppl.). *Boletim do Museu Goeldi* 4: 652-698.
- Espelie K. E. & H.R. Hermann. 1990.** Surface lipids of the social wasps *Polistes annularis* (L.) and its nest and nest pedicel. *Journal of Chemical Ecology*. 16:1841–1852.
- Espelie K. E., Gamboa G. J., Grudzien T. A. & E.A. Bura. 1994.** Cuticular hydrocarbons of the paper wasp, *Polistes jüiscutas*: a search for recognition pheromones. *Journal of Chemical Ecology* 20:1677-1687.

- Evans, H.E. & M. J. West-Ebehard 1970. The wasps. University of Michigan Press, Ann Arbor, vi 265 pp.
- Felippotti, G.T.; Noll, F.B. & S. Mateus. 2007. Morphological studies on castes of *Protopolybia chartergoides* (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini) observed in colonies during male production stages. *Revista Brasileira de Entomologia* 51(4): 494-500.
- Ferradon D., Imler J.L., Hetru C. & J.A. Hoffmann. 2007. The *Drosophila* systemic immune response: sensing and signaling during bacterial and fungal infections. *Nature Reviews Immunology* 7:862-74
- Francescato, E., Turillazzi, S. & A. Dejean. 1993. Swarming behaviour in *Polybioides tabidus* (Hymenoptera Vespidae). *Actes Colloques Insectes Sociaux* 8, 121-126.
- Francescato, E., Bandini Tosi, A. & S. Turillazzi. 1994. Caste dimorphism in *Polybioides tabidus* and *raphigastra*. Abstracts of the 12th Congress of the International Union for the Study of Social Insects, p. 424. Paris, Sorbonne
- Fratini, S., Dani F.R. & S. Turillazzi. 1996. Preliminary study on size differences in Dufour's gland of *Polistes dominulus* (Christ) related to caste, season and type of founding (Hymenoptera, Vespidae). *Insect Social Life*. 1: 95-100.
- Forsyth, A. 1978. Studies on the behavioral ecology of polygynous social wasps. Doctoral Dissertation, Harvard University, Cambridge.
- Forsyth, A. 1981. Swarming activity of polibiine social wasps (Hymenoptera: Vespidae: Polybiini). *Biotropica* 13 (2): 93-99.
- Gadagkar, R. 1990. Evolution of eusociality: The advantage of assured fitness returns. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 329: 17-25.
- Gelin, L.F.F.; Cruz, J.D., Noll, F.B., Gianotti, E., Santos, G.M.M., & C.C. Bichara-Filho. 2008. Morphological caste studies in the Neotropical Swarm-Founding Polistinae Wasp *Angiopolybia pallens* (Lepeletier) (Hymenoptera: Vespidae). *Neotropical Entomology* 37(6): 691-701.
- Hastings, M.D., Queller, D.C, Eischen, F. & J.E. Strassmann. 1998. Kin selection, relatedness and worker control of reproduction in a large-colony Epiponine wasp, *Brachygastra mellifica*. *Behavioral Ecology* 9(6): 573-581.
- Herman, R. A., Queller, D.C. & J. E. Strassmann. 2000. The role of queens in colonies of the swarm-founding wasp *Parachartergus colobopterus*. *Animal Behaviour* 59:841-848.
- Hermes. M.G. & A. Kohler. 2004. The genus *Agelaia* Lepeletier Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) in Rio Grande do Sul, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*. 48(1): 135-138.

- Howard, K.J., Smith, A.R., O'Donnell, S. & R.L. Jeanne. 2002. Novel method of emigration by the epiponine wasp, *Apoica pallens* (Hymenoptera, Vespidae). *Ethology, Ecology & Evolution*, 14:365-371.
- Hunt, J.H., Jeanne, R.L. & M.G. Keeping. 1995. Observations on *Apoica pallens*, a nocturnal Neotropical social wasp (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae, Epiponini). *Insectes Sociaux* 42: 223-236.
- Hunt J.H., Schmidt D.K., Mulkey S.S. & M.A. Williams. 1996. Caste dimorphism in *Epipona guerini* (Hymenoptera: Vespidae): Further evidence for larval determination. *Journal of Kansas Entomological Society* 69(4): 362-369.
- Hunt, J.H., O'Donnell, S., Chernoff, N. & C. Brownie. 2001. Observations on two neotropical swarm-founding wasps, *Agelaea yepocapa* and *A. panamaensis* (Hymenoptera : Vespidae). *Annals of Entomological Society of America* 94(4): 555-562.
- Itô, Y. 1986. On the pleometrotic route of social evolution in the Vespidae. *Monit. Zool. Ital.* 20: 241-262.
- Itô , Y. 1996. Early process of swarm-founding of a nest of the Neotropical eusocial wasp, *Parachartergus smithii* (de Saussure) (Hym., Vespidae, Polistinae). *Entomologist's Monthly Magazine* 132:11-15.
- Jeanne, R. L. 1970. Chemical defense of brood by a social wasp. *Science* 168:1465-1466.
- Jeanne, R.L. 1975. Behavior during swarm movement on *Stelopolybia areata* (Hymenoptera: Vespidae). *Psyche*. 259-264.
- Jeanne, R. L. 1979. Construction and utilization of multiple combs in *Polistes canadensis* in relation to the biology of a predaceous moth. *Behavioral Ecology Society* 4: 293-310.
- Jeanne, R.L. 1980. Evolution of social behavior in the Vespidae. *Annual Review of Entomology*, 25: 371-395.
- Jeanne, R.L. 1981. Chemical communication during swarm emigration in the social wasp *Polybia sericea* (Olivier). *Animal Behaviour* 29: 102-113.
- Jeanne, R. L. 1986. The organization of work in *Polybia occidentalis*: the costs and benefits of specialization in a social wasp. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 19:333-341.
- Jeanne R.L. 1991. The swarm-founding Polistinae, pp. 191-231. *In*: Ross K.G. & Matthews R.W. Edits. *The social Biology of wasps*. Ithaca. Cornell University Press.
- Jeanne, R. L. 1996a. Regulation of nest construction behaviour in *Polybia occidentalis*. *Animal Behaviour*, 52: 473-488.

- Jeanne R. L. 1996b.** Non-allometric queen-worker dimorphism in *Pseudopolybia difficilis* (Hymenoptera: Vespidae). *Journal of Kansas Entomological Society* 69(4):370-374
- Jeanne, R.L. & R. Fagen. 1974.** Polymorphism in *Stelopolybia areata* (Hymenoptera, Vespidae). *Psyche*, 155-166.
- Jeanne, R.L. & D.C. Post. 1982.** Richards' gland and associated cuticular modifications in social wasps of the genus *Polybia* Lepeletier (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae, Polybiini). *Insectes Sociaux*. 29(2): 280-294.
- Jeanne R.L., Downing, H.A. & D.C. Post. 1983.** Morphology and function of sternal glands in polistine wasps (Hymenoptera: Vespidae). *Zoomorphology* 103: 149-164.
- Jeanne, R.L., Graf C.A. & B.S. Yandell. 1995.** Non-Size-Based morphological castes in a social insect. *Naturwissenschaften* 82: 296-298.
- Jeanne R.L. & A.M. Bouwma. 2002.** Scaling in nests of a social wasp: A property of the social group. *The Biological Bulletin* 202: 289-295.
- Jeanne R.L. & A.M. Bouwma. 2004.** Divergent patterns of Nest Construction in Eusocial Wasp. *Journal of the Kansas Entomological Society*. 77(4): 429-447.
- Karsai, I. & J.W. Wenzel. 2000.** Organization and regulation of nest construction behavior in *Metapolybia* wasps. *Journal of Insect Behavior*, 13, 111-140.
- Karsai, I. & G. Balazsi. 2002.** Organization of work via a natural substance: regulation of nest construction in social wasps. *Journal of Theoretical Biology*, 218, 549-565.
- Katzav-Gozansky T., Soroker V., Hefetz A., Cojocaru M., Erdmann D.H. & W. Francke. 1997.** Plasticity of caste-specific Dufour's gland secretion in the honey bee (*Apis mellifera* L.). *Naturwissenschaften* 84:238-241
- Keegans S. J., Morgan E. D., Turillazzi S., Jackson B. D. & J. Billen. 1993.** The Dufour gland and the secretion placed on eggs of two species of social wasps, *Liostenogaster flavolineatus* and *Parischnogaster jacobsoni* (Vespidae: Stenogastinae). *Journal of Chemical Ecology*, 19, 279-290.
- Kudô K., Zucchi, R. & K. Tsuchida. 2003.** Initial nest development in the swarmfounding paper wasp, *Polybia paulista* (Hymenoptera: Vespidae, Epiponini): cases of building multiple initial combs. *Journal of the New York Entomological Society* 111: 151-158.
- Layton J.M., Camann M.A. & K.E. Espelie. 1994.** Cuticular lipid profiles of queens, workers, and males of social wasp *Polistes metricus* Say are colony-specific. *Journal of Chemical Ecology* 20: 2307-2321
- Litte, M. 1977.** Behavioural ecology of the social wasp *Mischocyttarus mexicanus*. *Behavior, Ecology and Sociobiology*, 2: 229-246.

- London, K. B. & R. L. Jeanne. 1998.** Envelopes protect social wasps' nests from phorid infestation (Hymenoptera: Vespidae, Diptera: Phoridae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 71:175–182.
- London K.B. & R.L. Jeanne. 2000.** The interaction between mode of colony founding, nest architecture and ant defense in polistine wasps. *Ethology, Ecology and Evolution*, 12:13–25.
- Lorenzi M.C., Bagnères A.G., Clément J.L. & S. Turillazzi. 1994.** Mechanisms of colony recognition: features of the epicuticular hydrocarbons of *Polistes biglumis bimaculatus* (Hymenoptera: Vespidae). *Ethology, Ecology and Evolution* 6:428–429
- Machado, V.L.L. 1977.** Estudos Biológicos de *Polybia occidentalis occidentalis* (Olivier, 1791) (Hymenoptera - Vespidae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 6(1):3-6.
- Machado V.L.L. 1984.** Análise populacional de colônias de *Polybia (Myrapetra) paulista* (Ihering, 1896) (Hymenoptera: Vespidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 2 (4):187–201
- Mackay, W.P.1983.** Stratification of workers in harvester ant nest (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 56(4):538-542.
- Mateus, S., Noll, F. B. & R. Zucchi. 1997.** Morphological caste differences in Neotropical swarm-founding Polistinae wasps: *Parachartergus smithii* (Hymenoptera, Vespidae). *Journal of the New York Entomological Society* 105:129-139.
- Mateus, S.; Noll, F. B. & R. Zucchi. 1999.** Caste differences and related bionomic aspects of *Chartergellus communis*, a Neotropical swarm-founding Polistinae wasp (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae: Epiponini). *Journal of the New York Entomological Society* 107: 390-405.
- Mateus, S., F. B. Noll & R. Zucchi. 2004.** Caste Flexibility and Variation according to the Colony Cycle in the Swarm-founding Wasp, *Parachartergus fraternus* (Gribodo) (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini). *Journal of the Kansas Entomological Society* 77(4), 470-483 pp.
- Mateus, S. 2005.** Análises dos comportamentos envolvidos na organização social e no processo de enxameio de *Parachartergus fraternus* (Hymenoptera, Polistinae, Epiponini). Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo. 143p.
- Mateus, S.; Mateus, L. & R. Zucchi. 2007.** Enxameio em colônias de *Chartergellus communis* (Vespidae, Polistinae, Epiponini). *In: I Simpósio Brasileiro de Insetos Sociais - Insetos Sociais e Desenvolvimento Sustentável*, Belo Horizonte MG. IUSSI Brasil.
- Matthews, R. W. 1991.** Evolution of social behavior in sphecid wasps. *In The social biology of wasps* (pp. 570–602), edited by K. G. Ross and R. W. Matthews. Ithaca, NY: Cornell University Press.
- Matsuura, M. & S. Yamane. 1984.** Comparative Ethology of the Vespine Wasps. Sapporo: Hokkaido University Press (English translation 1990, Springer, Berlin).

- Michener C.D. 1969.** Comparative social behavior of bees. *Annual Review of Entomology*, 14: 299–342.
- Moreau, C.S., Bell, C.D., Vila, R., Archibald, S.B. & N.E. Pierce. 2006.** Phylogeny of the ants: Diversification in the age of Angiosperms. *Science* 312 (5770):101-104.
- Moretti, T.C., Thyssen, P.J., Godoy, W.A.C., & D.R. Solis. 2008.** Necrophagy by the social wasp *Agelaia pallipes* (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini): Possible Forensic Implications. *Sociobiology*, 51(2): 393-398.
- Nascimento, F. S. 2003.** “Diversidade da organização social nos Epiponini (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae)”. Dissertação de doutorado, Departamento de Biologia, FFCLRP-USP. Ribeirão Preto – USP, 95 p.
- Naumann, M. G. 1970.** The nesting behavior of *Protopolybia pumila* (Saussure, 1863) (Hymenoptera: Vespidae) in Panama. Doctoral Dissertation, University of Kansas, Kansas.
- Naumann, M.G. 1975.** Swarming behavior: Evidence for communication in social wasps. *Science*, 189: 642-644.
- Noda, S. C. M., Shima, S.N. & F. B. Noll. 2003.** Morphological and physiological caste differences in *Synoeca cyanea* (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini) according to the ontogenic development of the colonies. *Sociobiology* 41:547-570.
- Noll, F.B. 2000.** Uma análise da evolução das castas nos Epiponini (Hymenoptera, Vespidae). Tese de doutoramento. FFCLRP-USP. Ribeirão Preto – SP. 217 p.
- Noll, F. B., Mateus, S. & R. Zucchi. 1996.** Morphological caste differences in Neotropical swarm-founding Polistinae wasps V: *Protopolybia exigua exigua* (Hymenoptera, Vespidae). *Journal of the New York Entomological Society* 104:62-69.
- Noll, F.B., Mateus, S. & R. Zucchi. 1997a.** Morphological caste differences in the Neotropical swarm-founding and polygynous Polistinae wasps, *Polybia scutellaris*. *Studies on the Neotropical Fauna and Environment* 32: 76-80.
- Noll, F.B., Simões, D. & R. Zucchi. 1997b.** Morphological caste differences in the neotropical swarm-founding polistinae wasps. *Agelaia m. multipicta* and *A. p. pallipes* (Hymenoptera: Vespidae). *Ethology, Ecology and Evolution* 9: 361-372.
- Noll, F.B & R. Zucchi 2000.** Increasing caste differences related to the life cycle progression in some neotropical swarm-founding polygynic polistine wasps (Hymenoptera; Vespidae; Epiponini). *Ethology, Ecology and Evolution*. 12: 43-65.
- Noll, F. B. & R. Zucchi, 2002.** Castes and the influence of the colony cycle in swarm-founding polistine wasps (Hymenoptera: Vespidae; Epiponini). *Insectes Sociaux* 49: 62-74.

- Noll, F.B., Wenzel, J.W. & R. Zucchi. 2004. Evolution of Caste in Neotropical Swarm-Founding Wasps (Hymenoptera: Vespidae; Epiponini). American Museum of Natural History Central park, New York, NY. 24 pp.
- Noll, F.B. & J. W. Wenzel. 2008. Caste in the swarming wasps: “queenless” societies in highly social insects. *Biological Journal of the Linnean Society* 93: 509-522.
- Noll, F.B., Gomes, B., Lima, A.C.O., Mateus, S. & J.W. Wenzel. (aceito para publicação). Castes in the neotropical social wasp *Leipomeles dorsata* (Fabricius) (Hymenoptera: Vespidae): A window for workers achieving a new status in the colony. *Neotropical Entomology*. 2010.
- O'Donnell, S. 1995. Necrophagy by Neotropical swarm-founding wasps (Hymenoptera: Vespidae, Epiponini). *Biotropica* 27: 133-136.
- O'Donnell, S. (1998). Genetic effects on task performance, but not on age polyethism, in a swarm-founding eusocial wasp. *Animal Behaviour*, 55, 417-426.
- O'Donnell, S., & R. L. Jeanne. 1992. The effects of colony characteristics on life span and foraging behavior of individual wasps (*Polybia occidentalis*, Hymenoptera: Vespidae). *Insectes Sociaux*, 39: 73-80.
- O'Donnell, S., & R.L. Jeanne. 1995. Worker lipid stores decrease with outside-nest task performance in wasps: Implications for the evolution of age polyethism. *Experientia* 51: 749-752.
- O'Donnell, S. & R.L. Jeanne. 2002. The nest of fortress: defensive behavior of *Polybia emaciata*, a mud-nesting eusocial wasp. *Journal of Insect Science* 2:3
- Platt, T. G., Queller, D.C. & J. E. Strassmann. 2004. Aggression and worker control of caste fate in a multiplequeen wasp, *Parachartergus colobopterus*. *Animal Behaviour* 67:1-10.
- Post, D. C. & R. L. Jeanne. 1980. Morphology of the sternal glands of *Polistes fuscatus* and *P. canadensis* (Hymenoptera: Vespidae). *Psyche* 87:49-58.
- Queller, D.C. 1989. The evolution of eusociality-reproductive head starts of workers. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*. 86(9):3224-3226.
- Queller, D.C. 1995. The spaniels of St. Marx and the Panglossian paradox: a critique of a rhetorical programme. *Quarterly Review of Biology* 70: 485-489.
- Queller, D. C., Negron-Sotomayor, J.A., Strassmann, J.E. & C. R. Hughes. 1993. Queen number and genetic relatedness in a neotropical wasp, *Polybia occidentalis*. *Behavioural Ecology* 4:7-13.
- Rao C.R. 1973. *Linear statistical inference*. New York. John Willey and Sons.

- Ratnieks, F.L.W. 1988. Reproductive harmony via mutual policing by workers in eusocial Hymenoptera. *American Naturalist* 132: 217-236.
- Ratnieks, F.L.W. 1993. Egg-laying, Egg-removal, and ovary development by workers in queenright honey-bee colonies. *Behavioral, Ecology and Sociobiology*, 32(3):191-198.
- Ratnieks, F.L.W. 1995. Evidence for a queen-produced egg-marking pheromone and its use in worker policing in the honey-bee. *J. Apic.Res.* 34(1): 31-37.
- Richards O.W. & M.J. Richards. 1951. Observations on the social wasps of South America (Hymenoptera, Vespidae). *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 102: 1-170.
- Richards, O.W. 1971. The biology of the social wasps (Hymenoptera, Vespidae). *Biological Review*, 46: 483-528.
- Richards O.W. 1978. The social wasps of the Americas excluding the Vespinae London British Museum (Natural History): 580 pp.
- Rodrigues, V. M. 1968. Estudo sobre vespas sociais do Brasil. Tese de Doutorado. Univ. Campinas Rio Claro, São Paulo, Brasil. 113 pp.
- Sakagami S.F., Zucchi R., Yamane S., Noll F.B. & J.M.F. Camargo. 1996. Morphological caste differences in *Agelaia vicina*, the neotropical swarm-founding polistine wasp with the largest colony size among social wasps (Hymenoptera: Vespidae). *Sociobiology*28(2): 207-223.
- Shima, S.N. 1991. Variabilidade das castas em algumas espécies de vespas sociais (Hymenoptera, Vespidae, Polybiini). Tese de Doutorado. 254p.
- Shima S.N., Yamane S. & R. Zucchi. 1994. Morphological Caste Differences in Some Neotropical Swarm-founding Polistine Wasps I. *Apoica flavissima* (Hymenoptera, Vespidae). *Japanese Journal of Entomology*, 62(4): 811-822.
- Shima S.N., Yamane S. & R. Zucchi. 1996a. Morphological caste differences in some Neotropical swarm-founding polistine wasps II. *Polybia dimidiata* (Hymenoptera, Vespidae). *Japanese Journal of Entomology*, 64(1): 131-144.
- Shima S.N., Yamane S. & R. Zucchi. 1996b. Morphological caste differences in some Neotropical swarm-founding polistine Wasps III. *Protonectarina sylveirae* (Hymenoptera, Vespidae). *Bulletin of the Faculty of Education, Ibaraki University*, 45: 57-67.
- Shima S.N., Noll, F.B., Zucchi, R. & S. Yamane 1998. Morphological caste differences in the Neotropical swarm-founding polistine Wasps IV. *Pseudopolybia vespiceps*, with preliminary considerations on the role of intermediate females in social organization of the Epiponini (Hymenoptera, Vespidae). *Journal of Hymenoptera Research*, 7: 280-295.

- Shima, S. N., Noll, F.B. & R. Zucchi. 2000.** Morphological caste differences in the neotropical swarm founding Polistinae wasp, *Brachygastra lecheguana* (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae, Epiponini). *Sociobiology* 36:41-52.
- Shima, S.N.; Noll, F.B. & R. Zucchi. 2002.** Morphological caste differences in the neotropical swarm-founding polistine wasp, *Brachygastra lecheguana* (Hymenoptera : Vespidae, Polistinae, Epiponini). *Sociobiology* 36:41-52.
- Shima, N. S., Noll, F. B. & R. Zucchi. 2003.** Influence of the colony cycle on physiological and morphological caste variation in the perennial neotropical swarm-founding social wasp, *Protonectarina sylveirae* (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini). *Sociobiology* 42 (2): 449-466.
- Silveira, O. T.; Espósito, M. C.; Santos, J. N. & F. E. Gemaque. 2005.** Social Wasps and bees captured in carrion traps in a rainforest in Brazil. *Entomological Science* 8: 33-39
- Simões, D. 1977.** Etologia e diferenciação de casta em algumas vespas sociais (Hymenoptera, Vespidae). Tese de doutorado. Ribeirão Preto- USP. 169pp.
- Simões, D. & M.R. Mechi. 1983.** Estudo sobre a fenologia de *Polybia (Myrapetra) paulista* Ihering, 1896 (Hymenoptera, Vespidae). *Naturalia* 8: 185-191.
- Singer T.L. & K.E. Espelie. 1992.** Social wasps use nest paper hydrocarbons for nestmate recognition. *Animal Behaviour*, 4: 63-68
- Sledge, M. F., Fortunato, A., Turillazzi, S., Francescato, E., Hashim, R., Moneti, G. & G.R. Jones. 2000.** Use of Dufour's gland secretion in nest defence and brood nutrition by hover wasps (Hymenoptera, Stenogastrinae). *Journal of Insect Physiology*, 46: 753-761.
- Smith, A. R., O'Donnell, S. & R. L. Jeanne. 2001.** Correlated evolution of colony defence and social structure: a comparative analysis in eusocial wasps (Hymenoptera: Vespidae). *Evolutionary Ecology Research* 3:331-344.
- Smith A.R., O'Donnell, S. & R.L. Jeanne. 2002.** Evolution of swarm communication in eusocial wasps (Hymenoptera: Vespidae). *Journal Insect Behavioral*, 15: 751-764.
- Sonnentag, P.J. & R.L. Jeanne. 2009.** Initiation of absconding-swarm emigration in *Polybia occidentalis*. *Journal of Insect Science* 9:11.
- Spradbery, J.P. 1973.** Wasps. Sidgwick and Jackson, London, 408p.
- Spradbery, J. P. 1991.** Evolution of queen number and queen control. In *The social Biology of wasps* (ed. Ross & R.W. Matthews), pp. 191-231. Cornell University Press, Ithaca.
- Steinmetz, I., & E. Schmolz. 2003.** *Dolichovespula saxonica*, a free nesting vespinae species, uses terrestrial trails for nest orientation. *Insetes Sociaux*, 50: 292-294.

- Strassmann J.E., Gastreich K.R., Queller D.C. & C.R. Hughes. 1992.** Demographic and genetic evidence for cyclical changes in queen number in a neo-tropical wasp, *Polybia emaciata*. *American Naturalist* 140: 363-372.
- Strassmann, J.E., Solis, C.R., Hughes, C.R., Goodnight, K.F. & D.C. Queller. 1997.** Colony life history and demography of a swarm founding social wasp. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, 40: 71-77.
- Strassmann, J.E., Sullender, B.W. & D.C. Queller, 2002.** Caste totipotency and conflict in a large colony social insect. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, biological Sciences* 269 (1488): 263-270
- Toth, A. L. & G. E. Robinson. 2005.** Worker nutrition and division of labour in honeybees. *Animal Behaviour*, 69:427-435.
- Turillazzi S. 1985.** Function and characteristics of the abdominal substance secreted by wasps of the genus *Parischnogaster* (Hymenoptera Stenogastrinae). *Monit. Zool. Ital. (N.S.)*, 19,91-99
- van der Vecht, J. 1957.** The Vespinae of the Indo-Malayan and Papuan areas (Hymenoptera, Vespidae). *Zoologische Verhandelingen (Leiden)* 34: 1-83.
- van der Vecht, J. 1972.** The social wasps (Vespidae) collected in French Guyana by the Mission du Muséum National D`histoire Naturelle with notes on the genus *Apoica* Lepeletier (1) (2). *Ann. Soc. Ent. Fr. (N. S.)* 8 (3), 735-743.
- Wenzel, J. W. 1991.** Evolution of nest architecture. *In* K. G. Ross and R. W. Matthews (eds.), *The Social Biology of Wasps*, pp. 480–519. Cornell University Press, Ithaca, New York. xviii þ 678 pp.
- Wenzel, J.W. 1998.** A generic key to the nests of hornets, yellowjackets, and paper wasps Worldwide (Vespidae: Vespinae, Polistinae). *American Museum Novitates* 3224: 1-39.
- West-Eberhard, M.J. 1969.** The social biology of Polistinae wasps. *Misc. Publs. Mus. Zool. Univ. Mich.* 140: 1-101.
- West-Eberhard, M.J. 1973.** Monogyny in “polygynous” social wasps. *Proc. VII Congr. IUSI, London*, 396-403.
- West-Eberhard, M.J. 1977.** The establishment of reproductive dominance in social wasp colonies. *Proc 8th Int. Cong. Int. Union Study Soc. Insects*. Pp. 223-227.
- West-Eberhard, M.J. 1978.** Temporary queens in *Metapolybia* wasps: non-reproductive helpers without altruism? *Science* 200, 441-443.
- West-Eberhard, M.J., 1982.** The nature and evolution of swarming in tropical social wasps (Vespidae, Polistinae, Polybiini). *In*: Jaisson, P. (Ed.), *Social Insects in the Tropics*, vol. 1. Université de Paris Nord, Paris, pp. 97–128

- West-Eberhard, M.J. 1996.** Wasp societies as microcosms for the study of development and evolution. *In*: Natural History and evolution of paper-wasps. (Ed. S. Turillazzi & M.J. West-Eberhard). Oxford Univ. Press. 290-317.
- West-Eberhard, M. J., Carpenter, J. M. & P. Hanson. 1995.** The Vespidae wasps (Vespidae). *In* P. Hanson and I. Guald (eds.), The Hymenoptera of Costa Rica: 561 – 587. London: The Natural History Museum.
- Wilson, E.O. 1971.** The insect societies. Belknap Press. Harv. Univ. Press. Camb. Mass., 548p.
- Wilson, E.O. 1985.** The sociogenesis of insect colonies. *Science* 228 (4704):1479-1485.
- Zucchi, R.; Sakagami, S.F., Noll, F.B., Mechi, M.R., Baio, M.V., Mateus, S. & S.N. Shima. 1995.** *Agelaia vicina*, a swarm-founding Polistinae with the largest colony size among wasps and bees. (Hymenoptera: Vespidae). *Journal of the New York Entomological Society*, 103(2): 129-137.