

Divisão de trabalho em colônias da vespa social neotropical *Polistes canadensis canadensis* Linnaeus (Hymenoptera, Vespidae)

Viviana de Oliveira Torres¹, William Fernando Antonialli-Junior² & Edilberto Giannotti³

¹Programa de Pós-graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade, Universidade Federal da Grande Dourados. Rodovia Dourados/Itahum, Km 12, Caixa Postal 322, 79804-970 Dourados-MS, Brasil. vivianabio@yahoo.com.br

²Laboratório de Ecologia, Centro Integrado de Análise e Monitoramento Ambiental, Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul. Rodovia Dourados/Itahum, Km 12, Caixa Postal 351, 79804-970 Dourados-MS, Brasil. williamantonialli@yahoo.com.br

³Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista. Avenida 24-A, 1515, Bela Vista, 13506-900 Rio Claro-SP, Brasil. edilgian@rc.unesp.br

ABSTRACT. Division of labor in colonies of the neotropical social wasp *Polistes canadensis canadensis* Linnaeus (Hymenoptera, Vespidae). Using “scanning sample” methods for qualifying and quantifying behavioral acts of queens and workers belonging to fifteen colonies of *Polistes canadensis canadensis*, one hundred hours of observation were performed. A behavioral repertoire with twenty-eight acts was described, in which queens perform nineteen acts in the colony, while workers perform twenty-six, and seventeen common acts between the two castes occur. Among those acts, two were exclusive to queen’s repertoire and nine to worker’s. Chi-square test pointed significant differences between the repertoires of the two castes, where the queens remain longer in the nest and perform the intra-nidal tasks, related to the reproduction, while the workers perform more frequently tasks related to the maintenance of the colonies, such as the foraging, which demands higher risks and high energetic costs.

KEYWORDS. Castes; behavior; ethogram; foraging activity.

RESUMO. Divisão de trabalho em colônias da vespa social neotropical *Polistes canadensis canadensis* Linnaeus (Hymenoptera, Vespidae). Foram realizadas 100 horas de observação usando o método “scanning sample” para a qualificação e quantificação dos atos comportamentais de rainhas e operárias de quinze colônias de *Polistes canadensis canadensis*. Foi descrito um repertório comportamental com 28 atos, no qual rainhas executam 19 atos na colônia, enquanto operárias 26, ocorrendo 17 atos em comum entre as duas castas. Dentre esses atos, dois foram exclusivos do repertório de rainhas e nove de operárias. O resultado do teste do qui-quadrado apontou diferenças significativas entre os repertórios das duas castas, sendo que rainhas permanecem mais tempo no ninho e executam com maior frequência atividades intra-nidais, ligadas à reprodução, enquanto que as operárias executam mais frequentemente atividades relacionadas à manutenção das colônias, como a atividade de forrageamento que demanda um maior risco e alto custo energético.

PALAVRAS-CHAVE. Atividade forrageadora; castas; comportamento; etograma.

As vespas são insetos pertencentes à ordem Hymenoptera, juntamente com as abelhas e formigas, as quais possuem o ovipositor modificado em ferrão. O estudo do comportamento em vespas é importante porque elas fazem parte de um grupo que abrange desde espécies solitárias até grupos que culminam na divisão entre as castas (Prezoto & Giannotti 2003). Os trabalhos de Reeve (1991), Turillazzi & West-Eberhard (1996) e Hunt (2007) são obras recentes que tratam da organização comportamental e da biologia social de *Polistes*.

Estudos sobre a fase de fundação de colônias de *Polistes* indicam que elas podem ser iniciadas por uma fêmea (haplometrose), ou por um grupo de fundadoras associadas (pleometrose) (Pardi 1948; West-Eberhard 1969). Além disso, há uma divisão de trabalho entre as fêmeas que fundam uma nova colônia, na qual a rainha além de ovipositar a maioria dos ovos, domina as demais por meio de ataques agressivos, ficando maior tempo no ninho e iniciando a maioria ou todas as células (Richards 1971). Segundo West-Eberhard (1969), espécies desse gênero têm a diferenciação de castas de acordo

com as relações de dominância existentes quando as fêmeas são jovens. Contudo, Gadagkar (1991) afirma que em vespas eussociais menos derivadas, como é o caso de *Polistes*, as castas são determinadas somente na fase adulta, pois as operárias não perdem a capacidade de reprodução direta, tanto que podem substituir a rainha após sua morte ou mesmo abandonar seu ninho parental e fundar sua própria colônia. De acordo com Carpenter & Marques (2001) as rainhas são identificadas pela sua agressividade e dominância com outras fêmeas, exibindo-se de forma ameaçadora e fazendo com que as demais fêmeas as evitem ou se aproximem lentamente. Esta interação de domínio-submissão é uma das principais causas da divisão de trabalho reprodutivo estabelecida em colônias de *Polistes*, gerando uma hierarquia de domínio linear (Pardi 1942; Reeve 1991).

Em *P. carolina* (Linnaeus, 1767) de acordo com Seppä *et al.* (2002), a primeira vespa a iniciar a construção de um novo ninho, quando este for fundado por associação de fundadoras, será a rainha, não sendo necessariamente, a fêmea maior, fato que ocorre ocasionalmente, sugerindo que o papel de

dominante seja adquirido a partir da maior agressividade exibida pelo indivíduo. Em colônias de *P. fuscatus* (Fabricius, 1793) a rainha é a fêmea mais agressiva da colônia e as operárias vão se tornando mais agressivas à medida que envelhecem (Judd 2000).

Estudos sobre divisão de castas, realizados por Robinson & Vargo (1997) indicam que o hormônio juvenil pode ter um efeito indireto em adultos de algumas espécies de Hymenoptera eussociais, podendo afetar a agressividade da rainha para com as operárias da colônia, impedindo o desenvolvimento de seus ovários e conseqüentemente da atividade de postura. Em trabalhos realizados por Barth *et al.* (1975) com *P. annularis* (Linnaeus, 1763), Röseler *et al.* (1980, 1985) e Turillazzi *et al.* (1982) com *P. dominulus* (Christ, 1791) relatam que altas taxas de hormônio juvenil estão relacionadas com o domínio e o maior desenvolvimento ovariano das fêmeas, e segundo Röseler (1991) as fêmeas com maior capacidade reprodutiva possuem ovários mais desenvolvidos e freqüentemente tornam-se rainhas em suas colônias.

Catálogos comportamentais de vespas foram elaborados por Strassmann (1981), Kasuya (1983 a,b), Post *et al.* (1988), Giannotti (1999), Giannotti & Machado (1999), Sinzato & Prezoto (2000), Zara & Balestieri (2000), Sinzato (2002) e Grazinoli (2006). Segundo Zara & Balestieri (2000) o repertório comportamental das fêmeas subordinadas em colônias de *P. versicolor* (Olivier, 1791) é mais amplo que o das dominantes e, além disso, a atividade forrageadora é mais significativa para as fêmeas subordinadas, corroborando os dados de Pardi (1948) estudando colônias de *P. dominulus*; de Jeanne (1972) para *Mischocyttarus drewseni* (Saussure, 1857) e de Giannotti (1999) para *M. cerberus styx* (Richards, 1940).

Tendo em vista que *Polistes* é considerado um gênero-chave para a compreensão de como ocorreu a evolução do comportamento social em vespas, pois possuem ampla distribuição geográfica e permitem uma comparação entre espécies de regiões temperadas e tropicais (Evans & West-Eberhard 1970), o objetivo desse trabalho foi descrever como ocorre a divisão de trabalho entre as castas rainhas e operárias de *P. c. canadensis*.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram estudadas 15 colônias de *P. c. canadensis* em condições naturais, no município de Mundo Novo, Mato Grosso do Sul (latitude 23° 56' 17", longitude 54° 16' 15"), região Centro-Oeste do Brasil, clima subtropical, entre o período de abril de 2004 a janeiro de 2005. Durante as observações comportamentais foram acompanhadas 15 rainhas, cujo tamanho médio das colônias foi de 14,73 ± 4,74 indivíduos (10-24, n= 15).

Para elaboração e descrição do repertório comportamental da espécie, foram realizadas 20 horas de observações qualitativas em sessões de 60 minutos cada, pelo método de todas as ocorrências (“*ad libitum*” *sensu* Altmann 1974), para a definição das principais categorias e atos comportamentais de ambas as castas. Em seguida, foram realizadas 80 horas de

observações quantitativas, durante sessões de 60 minutos, a cada 5 minutos, com intervalos de 2 minutos, pelo método de varredura (“*scanning sample*” *sensu* Altmann 1974), totalizando 6.940 registros.

Foi calculado o valor estimado da cobertura amostral de acordo com Fagen & Goldman (1977), por meio da expressão: $\theta = 1 - (N_1/i)$, sendo N_1 o número de atos comportamentais observados apenas uma vez, e i , o número total de atos comportamentais. Assim, quanto mais θ se aproxima de 1,0 melhor é a cobertura amostral. O estudo pode ser considerado completo quando variar entre 0,90 e 0,99. Foi aplicado ainda, o teste do qui-quadrado para duas amostras independentes, grau de liberdade igual a 1 e nível de significância $p < 0,05$ para determinar as diferenças nos repertórios comportamentais entre ambas as castas.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Foram identificados e descritos 28 atos comportamentais nas colônias da espécie *P. c. canadensis*, os quais foram divididos em seis categorias (Tabela I) baseados na classificação adotada por Giannotti & Machado (1999). O valor da cobertura amostral foi de 0,92 sendo considerado, portanto, completo segundo Fagen & Goldman (1977). Do total de atos descritos, 19 foram executados pelas rainhas, enquanto 26 foram executados pelas operárias, ocorrendo 17 atos em comum entre as duas castas, sendo que dois foram exclusivos do repertório de rainhas e nove de operárias.

O número de atos descritos para essa espécie difere do número encontrado em outras do mesmo gênero, como *P. annularis* com 14 atos descritos (Strassmann 1981); 34 e 36 em *P. chinensis antennalis* (Perez, 1905) nos estágios de pré- e pós-emergência, respectivamente (Kasuya 1983a, 1983b); 37 em *P. fuscatus variatus* (Cresson, 1933) (Post *et al.* 1988); 27 para *P. dominulus* (Theraulaz *et al.* 1990); 24 em *P. lanio* (Fabricius, 1795) (Giannotti & Machado 1999) e 19 e 18 em *P. versicolor*, respectivamente (Sinzato & Prezoto 2000) e (Zara & Balestieri 2000), 37 em *P. ferreri* (Saussure, 1853) (Sinzato 2002) e 43 em *P. simillimus* (Zikán, 1951) (Grazinoli 2006). Desta forma, o etograma comparativo das rainhas e operárias de *P. c. canadensis* revela que esta espécie não difere das demais estudadas, quanto ao padrão comportamental do gênero *Polistes*.

O teste do qui-quadrado (Tabela I), aponta sete atos comportamentais com diferenças significativas entre os repertórios de rainhas e operárias. Os atos mais significativos do repertório de rainhas foram aqueles relacionados a atividades intra-nidais, enquanto que os atos mais significativos do repertório de operárias foram aqueles ligados a manutenção da colônia e atividade forrageadora (Tabela I).

As rainhas de *P. c. canadensis* permaneceram 73% do tempo no ninho, sobre as células, principalmente nas mais centrais e sobre as pupas, 17% atrás do favo, 5,6% ao lado, 3,8% forrageando e apenas 0,6% no substrato, totalizando 95,6% de todo o seu tempo na colônia. Já as operárias permanecem 42,3% dispersas sobre todas as células do ninho, 27,2% atrás

do favo, 7,7% ao lado, 18,8% forrageando e 4% no substrato, equivalendo a 77,2% de seu tempo na colônia (Fig. 1).

Em *P. c. canadensis*, como em *P. lanio* (Giannotti & Machado 1999), a rainha é mais agressiva e se dedica quase que exclusivamente a atividades ligadas à reprodução e a tarefas intra-nidais, permanecendo a maior parte do tempo no centro do ninho, enquanto que as operárias se dedicam a atividade forrageadora, tarefas intra-nidais de manutenção do ninho e alimentação de adultos e imaturos, sendo submissas à rainha. De acordo com Giannotti & Machado (1999) e Zara & Balestieri (2000) estudando colônias de *P. lanio* e *P. versicolor*, respectivamente, as rainhas dessas espécies permanecem a maior parte do tempo no ninho, sobre as células enquanto que as operárias gastam um tempo maior forrageando. Rainhas permanecem mais tempo no ninho, uma vez que evitam atividades de alto custo energético e risco, tais como forrageamento, as quais são desempenhadas pelas operárias (Strassmann *et al.* 1984; O'Donnell 1998).

Os 28 atos comportamentais foram agrupados em 6 diferentes categorias e estão descritos a seguir:

I. Atividade Social:

1. Dominar fisicamente: Diferentemente de *P. lanio* (Giannotti & Machado 1999) e *P. versicolor* (Zara & Balestieri 2000), em *P. canadensis* somente a rainha foi observada executando atos de dominância física após o estabelecimento de seu status (Tabela I). O fato de Itô (1995) ter descrito comportamentos agressivos entre operárias após o estabelecimento da rainha nesta espécie, provavelmente possa ser explicado por diferenças populacionais já que a mesma tem ampla distribuição. Itô (1985, 1993) descreveu ainda, que estes comportamentos agressivos ocorrem com mais frequência durante a pré-emergência da colônia.

Neste ato a rainha “mordiscava” com as mandíbulas as antenas, pernas e abdome de uma operária, imobilizando-a, em seguida a tateava com as antenas e subia sobre o corpo da dominada. Já a maneira como este comportamento era executado foi similar ao descrito por West-Eberhard (1969), Itô (1995), Giannotti & Machado (1999) e Zara & Balestieri (2000) em colônias de *P. erythrocephalus*, *P. canadensis*, *P. lanio* e *P. versicolor*, respectivamente.

2. Verificar células com as antenas: Executado tanto pela rainha quanto por operárias. As vespas tateavam as margens das células com as antenas produzindo, às vezes, um som audível. Giannotti & Machado (1999) descreveram comportamento semelhante para *P. lanio*; enquanto que Zara & Balestieri (2000) não observaram este comportamento em colônias de *P. versicolor*. Segundo Pratte & Jeanne (1984) no gênero *Polistes*, a produção deste som funciona como um aviso à larva de que ela será alimentada.

3. Trofalaxia larva-adulto: Tanto rainhas quanto operárias inseriam a cabeça dentro de uma célula ocupada com larva por um tempo de $0,33 \pm 0,28$ min (0,08-1,08 min), recebendo alimento destas larvas. Este ato era identificado quando a vespa inseria a cabeça numa célula sem portar aparentemente qualquer tipo de alimento entre as mandíbulas e sem que nenhuma vespa tivesse retornado da atividade forrageadora, similar ao que foi

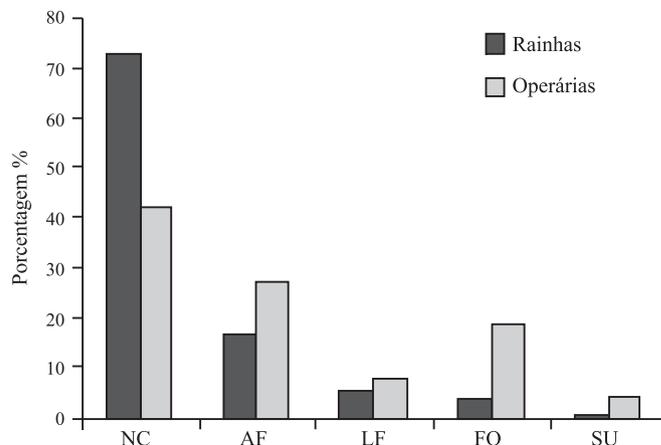


Fig. 1. Posição ocupada pelas fêmeas de *P. c. canadensis* nas colônias. NC= nas células; AF= atrás do favo; LF= de lado do favo; FO= Forrageando; SU= no substrato.

descrito por Giannotti & Machado (1999) em *P. lanio* e por Zara & Balestieri (2000) em *P. versicolor*. Esta secreção transferida pela larva tem composição semelhante ao néctar, sendo rica em carboidrato e aminoácido (Ishay & Ikan 1968).

4. Trofalaxia adulto-adulto: Ato executado por indivíduos das duas castas, no qual a doadora mastigava previamente a presa e se posicionava com as mandíbulas abertas oferecendo-a a receptora, que tocava a cabeça da doadora com as antenas durante a transferência. West-Eberhard (1969) descreveu que nos Polistinae em geral, é possível detectar uma diferença entre a postura da doadora e da receptora de alimento. Segundo Giannotti & Machado (1999) e Zara & Balestieri (2000) em *P. lanio* e *P. versicolor*, respectivamente, esse ato envolve a transferência de líquidos regurgitados, sendo constituídos principalmente, por néctar e exudados.

5. Mastigar presas e alimentar larvas: Tanto a rainha quanto operárias permaneciam paradas no ninho enquanto mastigavam pedaços de lagartas que eram trazidos pelas forrageadoras. O macerado, então era dividido com as companheiras, que posteriormente alimentavam as larvas. Este ato era executado sempre que uma forrageadora chegava ao ninho com uma presa. O tempo médio gasto nesta atividade foi de $4,26 \pm 0,55$ min (3,55-5 min), durante o qual as vespas alimentavam em média $6,45 \pm 2,43$ larvas (2-10 larvas). Diferentemente dessa espécie, a forrageadora de *P. lanio* que traz a presa mastiga e a oferece às larvas, não dividindo com as companheiras do ninho (Giannotti & Machado 1999).

6. Sofrer dominância física: Foi um comportamento exclusivo de operárias, as quais sofriam os atos agressivos da rainha passivamente, com a cabeça e o corpo flexionados contra superfície do ninho, podendo ainda recuar ou voar do ninho quando era agredida, similarmente ao descrito por Giannotti & Machado (1999) em colônias de *P. lanio* e por Zara & Balestieri (2000) em *P. versicolor*.

7. Efetuar oofagia: A vespa inseria a cabeça em uma célula que continha um ovo e o retirava comendo-o em seguida. Este comportamento ocorreu entre fêmeas fundadoras somente

durante o período de estabelecimento da hierarquia de dominância, ou seja, na pré-emergência, fato denominado de oofagia diferencial, no qual a vespa que mais ovipositar sem que seus ovos sejam comidos pelas demais fêmeas se tornará a rainha da colônia (West-Eberhard 1969). Giannotti & Machado (1999) e Zara & Balestieri (2000) também observaram este comportamento na pré-emergência de colônias de *P. lanio* e *P. versicolor*, respectivamente.

II. Oviposição

8. Ovipositar: Comportamento exclusivo de rainha (Tabela I) em colônias em que já tinham sido estabelecido o status de rainha, durante o qual ela tateava com as antenas uma célula vazia, em seguida inseria seu gáster, com o qual executava movimentos lentos, laterais e após a execução desses movimentos mantinha-se imóvel até a fixação do ovo nas junções da parede da célula, agindo igual ao descrito por Giannotti & Machado (1999) e Zara & Balestieri (2000) durante a postura de ovos de rainhas de *P. lanio* e *P. versicolor*, respectivamente. O tempo médio gasto durante este ato foi de $9,46 \pm 3,15$ min (4,15-16,13 min).

III. Atividade de manutenção do ninho

9. Verificar células: Vespas de ambas as castas inseriam a cabeça dentro das células que continham ovos, larvas, pupas ou mesmo as vazias e tateavam suas paredes com as antenas, andando sobre a superfície do ninho. O tempo gasto nessa atividade, em torno de 5 segundos, era menor do que o ato de alimentar ou ser alimentada por larvas, o que servia para distingui-los. Provavelmente através desta tarefa é possível monitorar o número de imaturos e a necessidade por recursos naquele momento da colônia. Este ato comportamental também é encontrado no repertório de *M. c. styx* (Giannotti 1999), *P. lanio* (Giannotti & Machado 1999) e *P. versicolor* (Zara & Balestieri 2000).

10. Dar alarme: Tanto rainha quanto operárias podiam permanecer paradas, direcionando as antenas a qualquer fonte de perturbação, levantando o gáster e movimentando na forma de “vai-e-vem”, e por vezes, batiam-no contra a superfície do ninho, produzindo um som audível, a seguir vibravam as asas, andando sobre o ninho e culminavam por atacar a fonte de perturbação. Entretanto, esta seqüência podia ser parcialmente executada, pois a fonte de perturbação só era atacada quando a aproximação era menor que 5 cm do ninho. De acordo com a literatura, durante este ato pode haver liberação de feromônio, assim como já relatado por Jeanne (1979) em colônias de *P. canadensis* (Linnaeus, 1758), por Giannotti & Machado (1999) em *P. lanio* e por Zara & Balestieri (2000) em *P. versicolor*. Entretanto, nesta última espécie, este comportamento foi associado à presença de parasitas da família Ichneumonidae.

11. Acrescentar material às células: As forrageadoras chegavam ao ninho com uma bolota de polpa de madeira, dividindo ou não em partes com outras vespas, inclusive a rainha. A seguir mastigavam o material e o acrescentavam com auxílio das mandíbulas, pernas anteriores e toques das antenas nas beiradas das células, contornando todo o perímetro, moldando o material. As células que recebiam acréscimo de polpa de madeira já continham larvas em desenvolvimento ou

eram células recém iniciadas. O tempo gasto durante esta atividade foi $7,13 \pm 2,13$ min (4,13-13 min), não havendo diferença no empenho a esta tarefa entre rainhas e operárias (Tabela I), semelhante ao descrito nos repertórios comportamentais de *P. lanio* (Giannotti & Machado 1999), e *P. versicolor* (Zara & Balestieri 2000). De acordo com estes autores, nessas espécies, a altura das células é aumentada, de acordo com o crescimento das larvas.

12. Esfregar o gáster no ninho: Tarefa executada por indivíduos de ambas as castas, porém de forma mais significativa pelas rainhas (Tabela I), como também foi observado por Zara & Balestieri (2000) em colônias de *P. versicolor*. O indivíduo esfregava a porção ventral e apical do gáster sobre as células, pupas ou atrás do ninho, mantendo o terceiro par de pernas dobradas, permitindo que o gáster ficasse bem próximo a superfície do ninho. Este comportamento foi descrito por Gamboa *et al.* (1978) e Hughes *et al.* (1987), o qual é comumente observado em fundação por associação e pode estar relacionado à dominância, atuando como um feromônio de dominância.

13. Limpar células: Rainha e operárias executam esta atividade nas colônias, porém, como no caso anterior, foi executada mais significativamente pelas primeiras (Tabela I). Logo após a emergência de uma vespa ou depois de um evento de larvifagia ou oofagia, ou ainda, antes da postura de ovos, uma vespa inseria a cabeça dentro da célula e retirava pedaços de material da mesma, jogando-os para fora do ninho e em seguida lambia a célula e a tateava com as antenas, gastando em média $2,23 \pm 0,3$ min (1,58-2,50 min). Esta atividade não foi observada em colônias de *P. versicolor* Zara & Balestieri (2000), entretanto, Giannotti & Machado (1999) descreveram este ato no repertório comportamental de *P. lanio*.

14. Iniciar células novas: Esta atividade foi executada mais significativamente pela rainha (Tabela I). Após uma forrageadora chegar ao ninho com uma bolota de polpa de madeira, pouco maior que sua cabeça, dividia-a, na maioria das vezes com a rainha, que mastigava o material misturando-o com saliva e então, iniciava na periferia do ninho a construção de uma nova célula com auxílio das mandíbulas, antenas e o primeiro par de pernas. Após o término de uma nova célula, sempre ocorria uma oviposição, sendo que a rainha permanecia próxima à célula quando essa tarefa era executada por uma operária, para que ao término da deposição da polpa de madeira a rainha ovipositasse, em seguida. O tempo gasto na construção de cada célula foi de $7,43 \pm 1,15$ min (4,68-11 min). Um maior empenho da rainha nesta atividade também foi descrito por (Giannotti & Machado 1999) em colônias de *P. lanio* e por Zara & Balestieri (2000) em *P. versicolor*.

15. Movimentar gáster: Foi executado tanto por rainhas quanto por operárias, as quais vibravam o gáster na forma de “vai-e-vem”, andando ou paradas sobre o ninho. Segundo Jeanne (1982), em *P. canadensis* este movimento está relacionado à dispersão de feromônios de alarme sob a colônia.

16. Aplicar secreção bucal no ninho ou no substrato: A rainha ou as operárias efetuavam movimentos semelhantes a uma lambida no pedúnculo e no substrato, bem como atrás do

Tabela I. Etograma Comportamental de rainhas e operárias de *Polistes canadensis canadensis*.

Padrões de comportamento	Rainhas		Operárias		X ²
	N	%	N	%	
I. Atividade social					
1. Dominar fisicamente	142	12,45	0	0,0	-
2. Verificar células com as antenas	70	6,14	370	6,38	0,1 n.s.
3. Trofalaxis larva-adulto	50	4,38	362	6,24	5,5 p<0,02
4. Trofalaxis adulto-adulto	19	1,67	218	3,76	12,2 p<0,001
5. Mastigar presas e alimentar larvas	15	1,31	95	1,64	0,6 n.s.
6. Sofrer dominância física	0	0,0	148	2,55	-
7. Efetuar oofagia	6	0,52	23	0,4	0,4 n.s.
II. Oviposição					
8. Ovipositar	13	1,14	0	0,0	-
III. Atividade de manutenção do ninho					
9. Verificar células	84	7,37	365	6,29	1,7 n.s.
10. Dar alarme	53	4,65	310	5,35	1,1 n.s.
11. Acrescentar material às células	10	0,88	68	1,17	0,7 n.s.
12. Esfregar o gáster no ninho	9	0,79	15	0,26	8,0 p<0,01
13. Limpar células	9	0,79	20	0,34	4,4 p<0,05
14. Iniciar células novas	7	0,62	6	0,1	13,6 p<0,001
15. Movimentar gáster	7	0,62	72	1,24	3,3 n.s.
16. Aplicar secreção bucal no ninho ou no substrato	3	0,26	40	0,69	2,9 n.s.
17. Vibrar as asas	0	0,0	35	0,6	-
18. Retirar larvas do ninho	0	0,0	6	0,1	-
19. Efetuar larvifagia	0	0,0	6	0,1	-
20. Destruir células	0	0,0	6	0,1	-
21. Reconhecer fêmea recém-emergida	0	0,0	9	0,15	-
IV. Inatividade					
22. Permanecer imóvel	347	30,44	1750	30,17	0,0 n.s.
V. Nenhuma atividade específica					
23. Auto-limpeza corporal	157	13,77	948	16,34	33,9 p<0,001
24. Andar sobre o ninho ou no substrato	136	11,93	696	12	0,0 n.s.
VI. Atividade forrageadora					
25. Forragear presas	3	0,26	90	1,55	11,8 p<0,001
26. Forragear néctar	0	0,0	70	1,2	-
27. Forragear água	0	0,0	47	0,81	-
28. Forragear polpa de madeira	0	0,0	25	0,43	-
Totais:	1140	100%	5800	100%	

n.s. = não significativo

ninho, aplicando-nos uma secreção. Esta secreção de acordo com Post *et al.* (1988) torna as superfícies do ninho mais rígidas e brilhantes como um verniz, tendo uma coloração marrom-escura como descrito por Downing & Jeanne (1983) em ninhos de *P. fuscatus*. Esta secreção funciona como repelente contra possíveis predadores, em especial formigas (Jeanne 1972).

17. Vibrar asas: Este comportamento envolvia todos os indivíduos da colônia, que vibravam continuamente as asas, enquanto permaneciam imóveis, causando uma maior circulação de ar na colônia, sendo observado sempre que temperatura ambiental superava os 27°C. Vespas sociais vibram asas para auxiliar a evaporação de gotículas de água depositadas no ninho levando à manutenção do micro-clima no ninho, sendo fundamental para o equilíbrio da colônia (Wilson 1971; Akre 1982; Greene 1991).

18. Retirar larvas do ninho: As operárias retiravam as larvas das células com auxílio das mandíbulas e o primeiro par de pernas, depois as jogavam para fora do ninho. Em geral, após análise dessas larvas, foi observado a presença de injúrias,

principalmente nas peças bucais, provavelmente sofridas durante a transferência de alimento entre larva e adulto, uma vez que o descarte das larvas ocorreram sempre após este tipo de interação, semelhante ao observado por Giannotti & Machado (1999) em colônias de *P. lanio*.

19. Efetuar larvifagia: As larvas eram retiradas das células, pelas operárias, com auxílio das mandíbulas e primeiro par de pernas, podendo ser divididas ou não com outras vespas e em seguida mastigadas e oferecidas a outras larvas. Este comportamento também foi descrito no repertório comportamental de *P. lanio* (Giannotti & Machado 1999), no entanto, não foi observado por (Zara & Balestieri 2000) em *P. versicolor*.

20. Destruir células: Executado somente por operárias, este ato foi comum durante o estágio de declínio da colônia ou quando a colônia era atacada por predadores ou parasitas. As vespas arrancavam pedaços das células com auxílio das mandíbulas e primeiro par de pernas, e em seguida deixavam cair no chão. Giannotti (1999) e Giannotti & Machado (1999)

também observaram este comportamento em colônias de *M. c. styx* e *P. lanio*, respectivamente, no qual as vespas destruíam as células a procura de parasitas.

21. Reconhecer fêmea recém-emergida: Comportamento executado por rainhas e operárias (Tabela I), as quais lambiam e tateavam todo o corpo de um recém-emergido. Esta atividade não foi descrita por nenhum autor que tenha estudado a divisão de trabalhos em vespas do gênero *Polistes*.

IV. Inatividade

22. Permanecer imóvel: Os indivíduos permaneciam imóveis sobre a superfície do ninho. Foi o ato mais executado por ambas as castas (Tabela I): rainhas (30,44%) e operárias (30,17%), corroborando com os dados de Giannotti & Machado (1999) estudando *P. lanio*, não havendo diferença significativa entre as castas. Diferindo porém, dos dados de Zara & Balestieri (2000) nos quais na espécie *P. versicolor* as subordinadas permanecem imóveis por um tempo mais significativo que as rainhas.

V. Nenhuma atividade específica

23. Auto-limpeza corporal: Tanto rainha quanto operária se limpavam executando completa ou parcialmente a seguinte seqüência: primeiro utilizavam o primeiro par de pernas para limpar mandíbulas, antenas e cabeça, esfregando-o contra essas partes do corpo, em seguida esfregava o terceiro par de pernas contra as asas e gáster, e por fim lambia os três pares de pernas. Operárias se envolveram mais efetivamente nesta atividade (Tabela I), que geralmente era efetuada após a vespa concluir qualquer tipo de tarefa no ninho, diferindo de *P. versicolor*, na qual este comportamento é executado somente após um indivíduo alimentar uma larva (Zara & Balestieri 2000).

24. Andar sobre o ninho ou no substrato: As vespas das duas castas andavam sobre o ninho ou no substrato, antes de alçar vôo, quando eram perturbadas ou durante a execução de uma tarefa intra-nidal, semelhante ao que ocorre em *P. lanio* (Giannotti & Machado 1999).

VI. Atividade forrageadora

As forrageadoras de *P. c. canadensis* iniciaram suas atividades a partir das 7:00 horas da manhã e forragearam até as 20:00 horas, tendo como pico de saída e chegada o intervalo das 11:00 às 14:00 horas, os quais coincidem com os horários mais quentes do dia. Andrade & Prezoto (2001) constataram que a atividade forrageadora de *P. ferreri* correlaciona-se positivamente com a temperatura, havendo um aumento no número de vespas que deixam o ninho à medida que a temperatura se eleva durante o dia.

Rainhas e operárias executaram essa atividade, entretanto, a taxa de forrageamento foi significativamente maior para operárias (Tabela I), uma vez que as rainhas permanecem mais tempo no ninho. A atividade forrageadora nesta espécie é destinada à coleta de quatro itens: polpa de madeira, água, néctar e presa. As forrageadoras ao retornarem à colônia podem executar quatro diferentes atos comportamentais: alimentam larvas em 47% das vezes; trofalaxia adulto-adulto em 35% das vezes; em 14% dos casos, permanecem imóveis e/ou executam auto-limpeza corporal, o que neste caso foi interpretado como atividade forrageadora sem sucesso; e em 4% das vezes depositam água sobre as células.

25. Forragear presas: As duas castas se envolvem nesta atividade, retornando ao ninho com pedaços de presa, um pouco maior que suas cabeças, visíveis entre as mandíbulas. Todas as 93 coletas de presa foram identificadas como fragmentos de larvas, na maioria das vezes, larvas de lepidópteros como relatado por Rabb & Lawson (1957) para a maioria de espécies de vespídeos. Estudos realizados por Prezoto et al. (1994) e Prezoto et al. (2006) com *P. simillimus* e *P. versicolor*, respectivamente, apontam que as presas mais capturadas por estas espécies, de fato, são lagartas de Lepidoptera.

26. Forragear néctar: Neste caso, somente operárias se envolveram nesta atividade, na qual retornavam ao ninho aparentemente sem nada visível entre as mandíbulas, porém, sempre efetuavam, a seguir, trofalaxia adulto-adulto, compartilhando o néctar em média com $1,73 \pm 0,73$ vespas (1-3). Segundo Prezoto et al. (2006), a maioria das forrageadoras de *P. versicolor* dedica seus esforços a coleta de néctar.

27. Forragear água: Ao retornar ao ninho, a operária trazia entre as mandíbulas uma gotícula transparente e visível, que podiam ou não dividir com outros indivíduos. Em seguida depositavam sobre as células, especialmente sobre aquelas que continham pupas, ou na parte posterior do ninho, sempre que a temperatura estava acima de 22°C. Segundo Akre (1982) e Greene (1991) a busca de água nessas condições deve-se a necessidade de resfriamento do ninho, servindo como um componente no controle da temperatura.

28. Forragear polpa de madeira: As operárias retornavam ao ninho com uma bolota visível do tamanho de sua cabeça, entre as mandíbulas, acrescentado esse material em células que continham larvas em desenvolvimento ou era usado para construção de novas células. Em 10% das vezes a forrageadora não doava o material; em 16,76% doava toda a bolota à rainha; em 40% dividia com outra operária e em 33,3% dividia com duas ou mais operárias.

Agradecimentos. Agradecemos à Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul pela concessão de bolsa de Iniciação Científica concedida para o primeiro autor através do edital 01/2004, processo n.º. 364 PIBIC/UEMS de março de 2005.

REFERÊNCIAS

- Akre, D. 1982. Social wasps, p. 1–105. In: H. R. Hermann (ed.). **Social insects**. New York, Academic Press, 491 p.
- Altmann, J. 1974. Observation study of behavior: sampling methods. **Behaviours** 48: 227–267.
- Andrade, F. R. & F. Prezoto. 2001. Horários de atividade forrageadora e material coletado por *Polistes ferreri* Suassure, 1853 (Hymenoptera: Vespidae), nas diferentes fases de seu ciclo biológico. **Revista Brasileira de Zootecnia** 3: 117–128.
- Barth, R. H. Jr; L. Lester; P. Sroka; T. Kessler & R. Hearn. 1975. Juvenile hormone promotes dominance behavior and ovarian development in social wasps. **Experientia** 31: 691–692.
- Carpenter, J. M. & O. M. Marques. 2001. **Contribuição ao estudo dos vespídeos do Brasil (Insecta, Hymenoptera, Vespidae, Vespidae)**. Cruz das Almas, Universidade Federal da Bahia. Publicações Digitais, Vol. II.
- 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.

- Evans, H. E. & M. J. West-Eberhard. 1970. **The wasps**. Ann Arbor, University of Michigan Press, vi+265 p.
- Fagen, R. M. & R. N. Goldman. 1977. Behavioural catalogue analysis methods. **Animal Behaviour** 25: 261–274.
- Gadagkar, R. 1991. *Belenogaster*, *Mischocyttarus*, *Parabolybia*, and independent-founding *Ropalidia*, p. 149–190. In: Ross, K. G. & R. W. Matheus (eds.). **The social biology of wasps**. Ithaca and London, Comstock Publishing Associates, xvii+678 p.
- Gamboa, G. J.; D. B. Headcock & S. L. Wiltjer. 1978. Division of labor and subordinate longevity in foundress associations of the paper wasps, *Polistes metricus* (Hymenoptera: Vespidae). **Journal of the Kansas Entomological Society** 51: 343–352.
- Giannotti, E. 1999. Social organization of the eusocial wasp *Mischocyttarus cerberus styx* (Hymenoptera: Vespidae). **Sociobiology** 33: 325–336.
- Giannotti, E. & V. L. L. Machado. 1999. Behavioral castes in the primitively eusocial wasp *Polistes lanio* Fabricius (Hymenoptera: Vespidae). **Revista Brasileira de Entomologia** 43: 185–190.
- Grazinoli, D. J. 2006. **Etologia de *Polistes simillimus* Zikán, 1951 (Hymenoptera: Vespidae)**. Dissertação de Mestrado em Ciências Biológicas-Zoologia, Universidade Federal de Juiz de Fora, 52 p.
- Greene, A. 1991. *Dolichovespula* and *Vespula*, p. 263–304. In: K. G. Ross & R. W. Matthews (eds.). **The social biology of wasps**. Ithaca and London, Comstock Publishing Associates, xvii+678 p.
- Hughes, C. R.; M. O. Beck & J. E. Strassmann. 1987. Queen succession in the social wasps, *Polistes annularis*. **Ethology** 76: 124–132.
- Hunt, J. H. 2007. **The evolution of social wasps**. Oxford, University Press, 259 p.
- Ishay, J. & R. Ikan. 1968. Food exchange between adults and larvae in *Vespa orientalis* F. **Animal Behaviour** 16: 289–303.
- Itô, Y. 1985. A comparison of frequency of intra-colony aggressive behaviors among five species of polistine wasps (Hymenoptera, Vespidae). **Zeitschrift für Tierpsychologie** 68: 152–167.
- Itô, Y. 1993. **Behaviour and social evolution of wasps the communal aggregation hypothesis**. Oxford University Press, 159 p.
- Itô, Y. 1995. Notes on social behavior and ovarian condition in *Polistes canadensis* (Hymenoptera, Vespidae) in Panama. **Sociobiology** 26: 247–257.
- Jeanne, R. L. 1972. Social biology of the neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology** 3: 63–150.
- Jeanne, R. L. 1979. Construction and utilization of multiple combs in *Polistes canadensis* in relation to the biology of predaceous moth. **Behavioral Ecology and Sociobiology** 4: 293–310.
- Jeanne, R. L. 1982. Evidence for an alarm substance in *Polistes canadensis*. **Experientia** 38: 329–330.
- Judd, T. M. 2000. Division of labour in colony defence against vertebrate predators by the social wasp *Polistes fuscatus*. **Animal Behaviour** 60: 55–61.
- Kasuya, E. 1983a. Behavioral ecology of Japanese paper wasps, *Polistes* spp. (Hymenoptera: Vespidae). II. Ethogram and intertidal relationship in *P. chinensis antennalis* in the founding stage. **Zeitschrift fuer Tierpsychologie** 63: 303–317.
- Kasuya, E. 1983b. Behavioral ecology of Japanese paper wasps, *Polistes* spp. IV. Comparison of ethograms between queens and workers of *P. chinensis antennalis* in the ergonomic stage. **Journal of Ethology** 1: 34–45.
- O'Donnell, S. 1998. Dominance and polyethism in the eusocial wasp *Mischocyttarus mastigophorus* (Hymenoptera: Vespidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology** 43: 327–331.
- Pardi, L. 1942. Ricerche sui Polistini V. La poliginia iniziale di *Polistes gallicus* (L.). **Bolletino dell'Istituto di Entomologia della Università di Bologna** 14: 3–106.
- Pardi, L. 1948. Dominance order in *Polistes* wasps. **Physiological Zoology** 21: 1–13.
- Post, D. C.; R. L. Jeanne & E. R. Erickson Jr. 1988. Variation in behavior among workers of the primitively social wasp *Polistes fuscatus variatus*, p. 283–321. In: R. L. Jeanne (ed.). **Interindividual behavioral variability in social insects**. Boulder, Westview Press, 456 p.
- Pratte, M. & R. L. Jeanne. 1984. Antennal drumming behavior in *Polistes* wasps (Hymenoptera: Vespidae). **Zeitschrift fuer Tierpsychologie** 66: 177–188.
- Prezoto, F.; E. Giannotti & V. L. L. Machado. 1994. Atividade forrageadora e material coletado pela vespa social *Polistes simillimus* Zikán, 1951 (Hymenoptera: Vespidae). **Insecta** 3: 11–19.
- Prezoto, F. & E. Giannotti. 2003. O comportamento de vespas, p. 29–35. In: Del-Claro, K. & F. Prezoto (eds.). **As distintas faces do comportamento animal**. Jundiaí. Sociedade Brasileira de Etologia e Livraria e Editora Conceito, 276 p.
- Prezoto, F.; H. H. Santos-Prezoto; V. L. L. Machado & J. C. Zanuncio. 2006. Prey captured and used in *Polistes versicolor* (Olivier) (Hymenoptera: Vespidae) Nourishment. **Neotropical Entomology** 35: 707–709.
- Rabb, R. L. & F. R. Lawson. 1957. Some factors influencing the predation of *Polistes* wasps on the Tobacco Hornworm. **Journal of Economic Entomology** 50: 778–784.
- Reeve, H. K. 1991. *Polistes*, p. 99–148. In: Ross, K. G. & R. W. Matheus (eds.). **The social biology of wasps**. Ithaca and London, Comstock Publishing Associates, xvii+678 p.
- Richards, O. W. 1971. The biology of the social wasps (Hymenoptera: Vespidae). **Biological Review** 46: 483–528.
- Robson, G. E. & E. L. Vargo. 1997. Juvenile hormone in adult eusocial Hymenoptera: gonadotropin and behavioral pacemaker. **Archives of Insect Biochemistry and Physiology** 35: 559–583.
- Röseler, P. F. 1991. Reproductive competition during colony establishment, p. 309–335. In: Ross, K. G. & R. W. Matheus (eds.). **The social biology of wasps**. Ithaca and London, Comstock Publishing Associates, xvii+678 p.
- Röseler, P. F.; I. Röseler & A. Strambi. 1980. The activity of corpora allata in dominant and subordinated females of the wasp *Polistes gallicus*. **Insectes Societies** 27: 97–107.
- Röseler, P. F.; I. Röseler & A. Strambi. 1985. Role of ovaries and ecdysteroids in dominance hierarchy establishment among foundresses of the primitively social wasp, *Polistes gallicus*. **Behavioral Ecology and Sociobiology** 18: 9–13.
- Seppä, P.; D. C. Queller & J. E. Strassmann. 2002. Reproduction in foundress associations of the social wasp, *Polistes Carolina*: conventions, competition and skew. **Behavioral Ecology** 13: 431–542.
- Sinzato, D. M. S. & F. Prezoto. 2000. Aspectos comportamentais de fêmeas dominantes e subordinadas de *Polistes versicolor* Olivier, 1791 (Hymenoptera: Vespidae) em colônias na fase de fundação. **Revista de Etologia** 2: 121–127.
- Sinzato, D. M. S. 2002. **Comportamento de *Polistes (Aphanilopterus) ferreri* Saussure, 1853 (Hymenoptera: Vespidae) durante as diferentes fases de desenvolvimento do ciclo biológico da colônia**. Dissertação de Mestrado em Ciências Biológicas-Zoologia, Universidade Federal de Juiz de Fora, 75 p.
- Strassmann, J. E. 1981. Wasp reproduction and kin selection: reproductive competition and dominance hierarchies among *Polistes annularis* foundresses. **Florida Entomologist** 64: 74–88.
- Strassmann, J. E.; R. E. Lee Jr.; R. R. Rojas & J. G. Baust. 1984. Caste and sex differences in cold-hardiness in the social wasps, *Polistes annularis* and *P. exclamans* (Hymenoptera: Vespidae). **Insectes Societies** 31: 291–301.
- Theraulaz, G.; M. Pratte & J. Gervet. 1990. Behavioral profile in *Polistes dominulus* (Christ) wasp societies: a quantitative study. **Behaviour** 113: 223–50.
- Turillazzi, S. & M. J. West-Eberhard. 1996. **Natural History and Evolution of paper-wasps**. Oxford, University Press, 400 p.
- Turillazzi, S.; M. T. Marino Piccioli; L. Hervatin & L. Pardi. 1982. Reproductive capacity of single foundresses and associated foundress females of *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera: Vespidae). **Monitore Zoologico Italiano** 13: 129–141.
- West-Eberhard, M. J. 1969. The social biology of polistine wasps. **Ann Arbor: Museum of Zoology, University of Michigan** 140: 1–110.
- Wilson, E. O. 1971. **The insect societies**. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, and London, England. 548 p.
- Zara, F. J. & J. B. P. Balestieri. 2000. Behavioural catalogue of *Polistes versicolor* Oliver (Vespidae: Polistinae) post-emergence colonies. **Naturalia** 25: 301–319.