

ESTUDO SOBRE VESPAS SOCIAIS DO BRASIL

(Hymenoptera - Vespidae)

(Estudo sobre populações de vespas sociais dos gêneros Polistes
e Polybia (Vespidae - Polistinas e Polybiinae)

Trabalho apresentado para obtenção do grau de
Doutor em Ciências

Vilma Maule Rodrigues

I N D I C E

	Página
1. INTRODUÇÃO.....	1
1.1. Considerações sobre a classificação das vespas.....	2
1.2. Fundação de colônias.....	3
1.3. As castas.....	7
2. MATERIAL.....	12
2.1. Espécies utilizadas.....	12
a) O gênero <u>Polistes</u> LATREILLE	12
b) O gênero <u>Polybia</u> DEFELETTIER	15
2.2. Localização.....	15
3. MÉTODOS.....	18
3.1. Captura.....	18
3.2. Conservação.....	18
3.3. Técnicas para obtenção dos dados.....	19
a) Observações <u>in natura</u>	19
b) Procedimento no laboratório.....	19
4. APRESENTAÇÃO E DISCUSSÃO DOS DADOS.....	23
4.1. Sobre o gênero <u>Polistes</u> LATREILLE.....	23
a) Considerações gerais.....	23
b) As populações de <u>Polistes</u> versicolor (OLIVIER)....	25
1º) Os ninhos.....	25
2º) Fundação das colônias, Registro de Pleometrose.	26
3º) Situação das colônias no início do desenvolvi-	
mento.....	31
4º) Situação das colônias com a emergência dos pri-	
meiros imagos.....	32
5º) As colônias maduras.....	35
6º) As colônias na fase reprodutiva.....	36
7º) Ausência de fêmeas férteis.....	45
8º) Fecundação das futuras fundadoras.....	48
9º) Colônia-mãe e a dependência das fêmeas fundado-	
ras.....	49
10º) As formas jovens durante o ciclo das colônias..	50

11º) Outros dados sôbre a espécie.....	58
c) As populações de outras espécies de <u>Polistes</u>	66
1º) Colônias de <u>P.canadensis</u> (L.).....	66
2º) Colônias de <u>P.carnifex</u> (FABR.).....	67
3º) Notas preliminares sôbre <u>Polistes aterrimus</u> - (SAUSSURE, 1953).....	75
d) Importância do gênero <u>Polistes</u>	81
4.2. Sôbre o gênero <u>Polybia</u> LEPIDOPTER.....	83
a) Considerações gerais.....	83
b) As populações de <u>Polybia occidentalis</u> var. <u>scutella</u> <u>ris</u> (WHITE).....	83
c) As populações de <u>Polybia sericea</u> (OLIVIER).....	88
d) Notas preliminares sôbre <u>Polybia nigra</u> (SAUSS.)....	90
5. CONCLUSÕES.....	92
6. RESUMO.....	97
7. BIBLIOGRAFIA.....	10
8. AGRADECIMENTOS.....	111

1. INTRODUÇÃO

A organização das sociedades de insetos, principalmente das vespas, constitui uma das fontes apreciáveis para o estudo do comportamento social dos animais.

Contando com abundante material de uma fauna ainda | praticamente inexplorada, julguei de interêsse: determinar a composição das populações de algumas vespas sociais das sub famílias Polistinae e Polybiinae em diferentes fases de desenvolvimento, através da análise de populações enxameantes, análise de populações dos ninhos anuais tipo Polistes e de ninhos perenes do tipo Polybia; estabelecer o grau de polimorfismo entre as fêmeas adultas; verificar o aparecimento de machos na colônia; tentar analisar as possíveis correlações entre | as características externas e internas com o comportamento das fêmeas.

Para alcançarmos tais propósitos far-se-ão estudos | morfológicos e biométricos de populações de enxames e de populações, | jovens e adultas, de colônias já estabelecidas.

Serão apresentadas as principais características das comunidades de vespas da família Vespidae, segundo as considerações | feitas recentemente por SPRADBERY (1965) e da sub-família Polybiinae, de acordo com as considerações feitas por RICHARDS & RICHARDS (1951) e, novamente, por SPRADBERY (1965). No caso do gênero Polistes, serão apresentadas as considerações de DELEURANCE (1946-1957) e PARDI (1937 a 1951) e de WEST (1967).

A família Vespidae caracteriza-se pela falta de especialização estrutural entre os vários grupos (DUCKE, 1914) e pela presença de especialização fisiológica e comportamental extremamente desenvolvida em complexidade desde os tipos solitários aos sociais. As características acham-se condensadas em BODEN-HEIMER (1937), e em | EVANS (1956), principalmente sobre a evolução da vida social, em | SPRADBERY (1965) sobre a organização de comunidades de vespas e em RICHARDS & RICHARDS (1951) sobre vespas sociais da América do Sul.

1.1 - CONSIDERAÇÕES SOBRE A CLASSIFICAÇÃO DAS VESPAS

A situação filogenética das sub-famílias solitárias ou sub-sociais e das famílias sociais será considerada rapidamente, seguindo BEQUAERT (1919); serão apresentados, também, alguns aspectos gerais de sua biologia.

Conhecem-se quatro sub-famílias solitárias ou sub-sociais: Euparaginae, Masaridinae, Zethinae e Eumeninae, e cinco sociais: Stenogastrinae, Ropalidiinae, Polybiinae, Polistinae e Vespinae, das quais foram estudadas aqui, a terceira e a quarta.

WHEELER (1919, 1922, 1928), BEAUMONT (1945) e EVANS (1956) fizeram revisões dos vários estágios de desenvolvimento social nêstes grupos, dos quais serão destacados os aspectos mais gerais para a compreensão dos graus de complexidades registrados. Não interessarão à presente sinópsse os fatos da vida social em si, mas, sim, a composição de uma dada população de vida social em várias fases de desenvolvimento, através de estudos biométricos.

Dentro dos Eumeninae são encontradas espécies típicas solitárias de Eumenes e Odynerus que constroem células de barro, deixam um ovo em cada, armazenam lagartas paralizadas para o desenvolvimento larval e selam a entrada, realizando o que se chama de aprovisionamento em massa. Não há contato entre mãe e prole. As espécies de Synagris praticam provisionamento em massa, mas ROUBAUD (1916) mostrou que S. spinniventris pode, durante uma escassez de alimento, fornecer lagartas durante o desenvolvimento larval. S. cornuta faz, como regra, aprovisionamento progressivo. Essas adaptações são significativas na ligação social entre os indivíduos.

A fêmea de Zethus cyanopterus constroee uma ou mais células de fragmentos de folhas, e progressivamente, provê com lagartas parcialmente trituradas, guarda o ninho e permanece em uma das células à noite (WILLIAMS, 1919). Há, pois, o contato entre a mãe e prole, sendo esta a espécie mais primitiva em que se observa tal comportamento.

Dentro dos Eumeninae, WILLIAMS (1919, 1928) verificou que algumas espécies (Stenogaster varipictus e S. micans var. lusonensis) são solitárias, mas S. depressigaster é social. Seus ninhos variam na composição e na arquitetura. As larvas são alimentadas diariamente com uma pasta gelatinosa de origem desconhecida, embora S. depressigaster pilhe mosquitos das teias de aranha. Os Ropalidiinae constroem favos simples de células expostas, alimentam os jovens com insetos tri-

turados e possuem duas ou mais fêmeas. As maiores especializações ocorrem em POLYBIINAE. As fêmeas de Belonogaster, são primitivas, e fundam, sózinhas ou em grupos pequenos, colônias de um só favo de polpa de madeira e alimentam as larvas com insetos triturados. Há uma certa divisão de trabalho, em que as fêmeas adultas passam de nutridoras para forrageiras e, finalmente, poedeiras (ROUBAUD, 1916).

Os POLYBIINAE mais avançados constroem ninhos grandes, multifavados e com uma cobertura protetora, variando bastante os estilos arquitetônicos (RICHARDS & RICHARDS, 1951). Algumas colônias apresentam poliformismo e a fundação do ninho é por enxameação.

Os POLISTINAE têm uma larga distribuição geográfica (YOSHIKAWA, 1962). Constroem ninhos de um só favo, expostos. Segundo SPRADBERY (1965), as espécies tropicais fundam ninhos por enxameação e as espécies de regiões temperadas o fazem por uma ou mais fêmeas de inverno; como será visto mais tarde, a autora não concorda totalmente com esta citação.

Os Vespinae vivem em colônias grandes fundadas por uma só rainha; têm um ciclo de vida anual e a diferenciação de dois tipos de fêmeas é bem marcada.

1. 2 - FUNDAÇÃO DE COLÔNIAS

É interessante ter-se à mão a tabela 1, copiada de SPRADBERY (1965), para discutir-se a classificação das colônias, segundo a composição original da unidade de construção e o comportamento que se segue.

TABELA 1

Classificação da organização social em colônias de vespas

A. Pleometroses

1. Permanente (enxameação), ex. Polybiinae, Belonogaster, Polistes, tropicais.
2. Primária (associação), ex. Polistes.
3. Secundária (associação), ex. Polistes, Belonogaster.
4. Temporária (associação), ex. Polistes.

B. Haplometroses

1. Temporária (associação), ex. Belonogaster, Stenogaster.
2. Funcional (associação), ex. Polistes.
3. Permanente (independente, enxameação), ex. Vespinae, alguns Polibiinae, Polistes.

O método de fundação de colônias está em parêntese.

Pleometrose é termo que substitui poliginia, pois para WHEELER (1928) este último pareceu impróprio. Pleometrose descreve uma colônia contendo duas ou mais fêmeas fertilizadas, poedeiras (rainhas); e haplometrose, a presença de apenas uma. Para WHEELER (1928) a condição de pleometrose é a mais primitiva e é confinada às tropicais e neo-tropicais. EVANS, porém, (1956) não admite a primitividade da condição pleometrótica ou haplometrótica, afirmando que, talvez, não seja possível ou mesmo necessário solucionar esta questão. Nos trópicos a regra pode ser a pleometrose. No gênero Polistes, as colônias tropicais e sub-tropicais são fundadas por várias fêmeas, enquanto que em espécies de regiões temperadas, tal como P. fuscatus, as colônias, geralmente, são fundadas por uma única fêmea.

Como se vê pela tabela, SPRADBERY cita várias formas de metroses, que serão descritas para comparações no final do trabalho, verificando onde se encaixam as espécies tratadas no presente estudo. Tais são:

Pleometrose permanente - É típica da maioria das sociedades dos Polybiinae; por exemplo Belonogaster e Polistes tropicais. Caracteriza-se pela fundação de colônias através de enxameação. Embora seja bem documentada a existência de enxames, sua composição e condições necessárias para sua produção são pouco conhecidas. Os enxames são formados por rainhas ou rainhas e operárias, apesar de DUCKE (1910) ter registrado um enxame contendo machos, fato confirmado durante a coleta de ninhos, para este trabalho.

Pleometrose primária - também chamada pleometrose periódica por YOSHIKAWA (1957), descreve o início do desenvolvimento de colônia em algumas espécies de Polistes, nas quais um grupo de rainhas coopera na fundação de colônia e, depois da emergência das primeiras operárias, todas as fêmeas se dispersam menos uma (RAU, 1940; PARDI, 1946; DELEURANCE, 1955b).

Pleometrose secundária - uma fêmea fundadora une-se, posteriormente, a outras para formar uma associação pleometrótica. Em Belonogaster, os indivíduos que emergem permanecem no ninho, cooperando em base de igualdade.

Pleometrose temporária - foi descrita por RAU (1940b) e YOSHIKAWA (1957); duas ou mais fêmeas partilham um ninho fundado por uma única, sem cooperação no seu desenvolvimento. Depois dispersaram-se e fundam colônias individuais.

Haplometrose temporária - é o estágio inicial de desenvolvimento de colônia em Belonogaster e Polistes, onde uma só fêmea inicia o desenvolvimento da colônia e, ao ligar-se aos seus descendentes ou a fêmeas de outras colônias, produz uma sociedade pleometrótica.

Haplometrose funcional - estabelece-se quando uma associação inicial, pleometrótica, de fêmeas sofre uma mudança, resultando uma sociedade haplometrótica das fêmeas originais, presidida por uma delas. Os trabalhos de PARDI (1940-51), DELEURANCE (1946-55) e GERT (1956-64) projetaram muita luz sobre este fenômeno. Esses autores mostraram que se estabelece uma dominância hierárquica ou "ordem de bicar", onde a fêmea dominante possui a função de postura e as outras formam uma ordem de dominância mais ou menos linear. Isso resulta de uma alteração psico-fisiológica.

Haplometrose permanente - típica de vespas de clima temperado, em que as colônias são fundadas por uma única fêmea, cujos descendentes são inicialmente fêmeas estéreis e as fêmeas reprodutivas são produzidas mais tarde, no fim do ciclo anual.

Como a tabela anteriormente citada foi colocada na tabela 26 de RICHARDS & RICHARDS (1951), será conveniente citá-la, também (ver tabela 2):

TABELA 2

Tipos possíveis de fêmeas nos VESPIDAE sociais, baseados principalmente em observações pessoais e no trabalho de PARDI (1940 - 47)

Descrição de casta	Carater	Condições para a Presença	Exemplo
Rainha poedeira	Espermatozoides presentes; ovário desenvolvido.	Necessária para fundação de colônias; algumas vezes perdidas posteriormente	Tôdas as espécies.
Auxiliares	Espermatozoides presentes; ovário em diferenciação.	Fundação de colônia por mais que uma rainha em espécies haplométróticas. Desaparecem com o aparecimento das primeiras operárias	<u>Polistes gallica</u> (L.)
Rainha jovem	Espermatozoides presentes ou não; ovários não desenvolvidos. Só reconhecíveis se as costas são distinguíveis externamente	Aquisição das colônias de estágio reprodutivos breves antes de seu fim, mas ciclicamente em colônias de Polybiini de vida longa.	Tôdas as espécies
Intermediárias (?=fêmeas de transição de PARDI, 1946)	Espermatozoides ausentes; ovários parcialmente desenvolvidos.	Desconhece-se. Possivelmente derivada de larvas que receberam insuficiente tratamento de produção da rainha.	Muitos Polybiine alguns <u>Polistes</u>
Operárias poedeiras (=fêmeas de substituição de PARDI, 1946)	Espermatozoides ausentes; ovários desenvolvidos.	Desenvolvidos principalmente quando morre a rainha em colônias haplométróticas.	<u>Polistes</u> <u>Vespa</u> (S.l.)
Operárias estéreis	Espermatozoides ausentes; Ovários não desenvolvidos.	Sempre presente em colônias pleométróticas; presente após o nascimento da primeira ninhada em espécies haplométróticas.	Tôdas as espécies exceto parasitas sociais.

Um desenvolvimento mais apropriado de uma classificação das fêmeas requer não apenas mais dissecções, mas um estudo, especialmente em Polistes, dos menores caracteres estruturais, separando rainhas e operárias.

RICHARDS & RICHARDS (1951) afirmam que a América do Sul é a metrópole das vespas sociais pela variedade de gêneros e número de espécies, como pode ser visto pelos trabalhos de DUCKE (1910) e BEQUAERT (1918). As vespas da América do Sul pertencem ao gênero cosmopolita Polistes Latreille (36 espécies aproximadamente) ou aos 20 gêneros de POLYBIINAE (cêrca de 190 espécies). Os POLYBIINAE são francamente representados fora da América do Sul.

As espécies de Polistes da América do Sul não são, biologicamente, muito diferentes das espécies de climas temperados, excepto por fundarem as colônias através de enxames e não somente por fêmeas fertilizadas (RICHARDS & RICHARDS). Espera-se a confirmação do fato. Por outro lado, afirma-se que os POLYBIINAE fundam colônias por enxameação, mas podem conter muitas fêmeas fertilizadas, poedeiras, que não se distinguem das operárias externamente.

IHERING (1896) constatou que, em Polistes versicolor Fabr., do Sul do Brasil, a fundação da colônia é feita por uma rainha acompanhada por intermediárias ou operárias, hibernadas, presumivelmente não fecundadas. Mas em RICHARDS & RICHARDS (1951) encontramos a afirmação de que êsses vários indivíduos podem vir de um só ou de vários ninhos e que só disseções extensivas e estudos biométricos poderiam explicar a situação.

Resta, ainda, trazer o problema das interações entre indivíduos da colônia-mãe na fundação de novas colônias, quando se registrará a co-operação dos indivíduos-filhos nas múltiplas colônias-filhas fundadas por Polistes versicolor; êsse problema foi tratado por WEST (1967).

1.3 - AS CASTAS

Inicialmente, deve-se lembrar a teoria de DZIERSON, a partir de observações feitas em 1845, sobre a origem do sexo, na qual machos e fêmeas provêm de ovos haploides ou diplóides, respectivamente. A existência de haplo-diploidia já foi sugerida por SIEBOLD (1871) e MARCHAL (1896), quando observaram que ovos de operárias, não férteis, de Vespula produzem machos.

MONTAGNER (apud SPRADBERY, 1965), confirmou os achados de MARCHAL quanto a operárias isoladas da rainha desenvolverem ovaríolos; sugeriu também que o desenvolvimento do ovaríolo da operária é uma função da atividade do nível de desenvolvimento na colônia, possivelmente correlacionado com um efeito da idade da rainha, mas como efeito da alimentação, alterada nesta fase por diferentes razões.

Em 1953 e 1957, FLANDERS formulou a teoria blastogênica de determinação de casta em himenópteros sociais baseando-se na biologia de himenópteros solitários. Estabeleceu, então, que os ovos carregados de gema produzem rainhas e ovos com redução de gema produzem operárias. Mais recentemente FLANDERS (1962) reformulou seu pensamento, dizendo que a rainha origina-se de qualquer ovo diploide, desde que a larva de um ovo fertilizado, mesmo com uma quantidade reduzida de gema, esteja bem alimentada.

As castas constituem um problema mais complexo do que se supõe. HELDMANN (1936) e PARDI (1942; 1946) mostraram que, em Polistes gallica (L.), ainda que uma colônia seja fundada por várias rainhas, uma delas torna-se a rainha verdadeira e ficam suprimidos os ovários e a função de postura das outras, chamadas "auxiliares". A rainha é aquela que, no momento, está com o ovário mais desenvolvido e domina as outras que cessam a postura. A pequena diferença entre elas é acentuada pelo maior consumo de energia por parte das dominadas no cuidado da alimentação, da construção e do suprimento extra de alimento para as dominantes. RICHARDS & RICHARDS (1954) consideram apenas três castas para fêmeas: rainha, a fecundada e com ovário desenvolvido; intermediárias, com ovário desenvolvido, mas não fecundadas; operárias, cujos ovários são apenas filamentosos, não fecundadas.

Em BERNARD (1951) encontram-se também considerações sobre castas. A existência de castas é determinada pela presença, na sociedade, de uma ou mais formas, além dos sexos normais, chamadas operárias ou soldados, conforme o caso. Os himenópteros sociais não apresentam um polimorfismo tão marcado quanto os terminais, sendo que a maioria, grande parte de Vespas e Abelhas, possui apenas um tipo de operária; mas em formigas, como Camponotus, há três ou quatro tipos diferentes. Como há muito desacôrdo no tocante às explicações a serem dadas para o polimorfismo e como alguns autores querem explicá-lo por processos uniformes, é justo concordar com WHEELER e GRASSÉ, dizendo que certos grupos têm uma origem das castas diferente de outros.

Duas possibilidades foram sugeridas para explicar a origem de castas nas tribos de Hymenoptera: teoria blastogênica e trofogenética. Não interessa revisar aqui essas duas teorias, lembrando-se, porém que numa abelha melífera comum, Apis, as larvas que darão rainha recebem um suprimento maior e melhor de alimento (e as que darão operárias, são iguais, mas não recebem a mesma alimentação). E como a operária que sofreu esta "castração alimentar" inicial, sofrerá ainda uma "castração nutricional" (MARCHAL, 1897), pela fadiga e empobrecimento em proteínas, devido aos cuidados dispensados às larvas,

não terá condições para desenvolver os seus órgãos reprodutores. MARCHAL (1897) verificou que, com o supressão da rainha, mais de dois terços das operárias tornaram-se fecundas e afirma que, possivelmente, as operárias se apropriariam das larvas. As observações de MARCHAL (1897) bem como as de SPRADBERY (1965) e nossas próprias conduzirão a uma explicação da origem dos machos nas colônias das vespas estudadas dêste trabalho.

É oportuno lembrar que em abelhas do gênero Melipona, KERR (1966) verificou que a determinação de castas se deve, em resumo, a um conjunto de genes Aa Bb que "parece agir como genes reguladores que dependem do meio ambiente (mais alimento fará modificar o meio interno da pre-pupa) de maneira que eles vão pôr em funcionamento os genes estruturais que, então, determinam a produção de rainha.

Já em 1967, KERR & NIELSEN, discutindo a determinação do sexo em abelhas (Apinae) formularam algumas conclusões que parecem concordar com a hipótese do balanço para a determinação do sexo em Hymenoptera; e, conclui-se dêste trabalho que, na maioria das abelhas, o que rege a determinação de castas é um efeito quantitativo dos genes adicionados. Assim, textualmente, afirmar que "o locus X parece conter alelos que perderam sua habilidade aditiva em diferentes graus em diferentes espécies. Em algumas espécies de Trigona o homozigoto X/X é uma fêmea normal; em Melipona há dois loci X, e a homozigose para qualquer dos quatro alelos ($X_1^a, X_2^a, X_1^b, X_2^b$) produz uma fêmea estéril; em outras espécies pode ser um macho estéril; em BRACON é um macho fértil".

RICHARDS & RICHARDS (1951) sugeriram que as mudanças na razão larva/operária com o progresso da colônia levam a uma alimentação larval automaticamente aumentada e, portanto, à produção de rainhas. Mostraram que a razão de larvas por operárias aumenta gradualmente até um certo ponto e, então, sofre um declínio constante; durante êste declínio na razão larva/operária, são produzidas as rainhas e os machos. EVANS (1956) chamou a atenção para o fato de RICHARDS & RICHARDS (l.c.) apresentarem muitos dados sugestivos a respeito da razão larva/operária, no seu trabalho sobre vespas sociais da América do Sul.

DELEURANCE (1948-1955) estabeleceu que as fêmeas futuras-fundadoras, isto é, as fêmeas que nasceram no fim do desenvolvimento da colônia e se acasalaram, sofrem diapausa ovariana, pelo menos nas regiões de clima temperado; e, só após a hibernação, seus órgãos genitais desenvolvem-se e dão ovos; afirma ainda que essas fêmeas são alimentadas no ninho original pelas operárias e que a diapausa é característica essencial da casta sexuada.

Esta diapausa ocorreria entre as vespas tropicais?

JAY (1961), SPRADBERRY (1965), MONTAGNER (apud SPRADBERRY) mostraram que a expressão casta não é fixada rigidamente em vespas durante uma grande parte do desenvolvimento larval. A plasticidade inerente do genótipo feminino é de importância fundamental numa discussão dos fatores que controlam a diferenciação de casta. Para uma revisão geral do assunto recomendam-se BRIAN (1956) e LIGHT (1942).

GERVET (1956-57) estabeleceu vários degraus nos status social da colônia durante as diferentes fases de seu desenvolvimento. Tentar-se-á obter conclusões orientadas no mesmo sentido.

EMERSON (1939) sugeria a necessidade de aproveitar o imenso campo de estudo constituído pelos insetos sociais, no que diz respeito à sua dinâmica quantitativa; dizia que os estudos quantitativos eram poucos e que existiam muitas dúvidas ainda sobre fatores qualitativos. Todos os fatores que influenciam o complexo populacional resumem-se nos fatores que tendem a aumentar a população, ou nos que tendem a diminuí-la. A unidade populacional integradas foi o resultado da seleção natural atingindo o grupo como um todo.

RICHARDS & RICHARDS (1951) no início de seu trabalho, lembram que a posição do gênero - Polistes - está longe de ser clara; nos trópicos alguns ninhos são fundados por uma rainha acompanhada por um pequeno enxame de operárias; nos climas temperados, as colônias são fundadas por 2 ou 3 fêmeas, uma das quais (hibernada, fecundada) torna-se a principal; pode haver várias rainhas (hibernadas e fecundadas); uma rainha pode ser acompanhada por intermediárias hibernadas, presumivelmente não fecundadas ou operárias. Os vários indivíduos podem vir de um ou de vários ninhos; para estabelecer estas questões havia necessidade de disseções extensivas e estudos biométricos.

CUMBER (1951) reconheceu três graus diferentes no desenvolvimento da casta operária: a) operária e rainha morfologicamente separadas; b) operária e rainha, embora não tenham diferenças morfológicas, mostram marcada diferença no tamanho; c) operária e rainha não têm quaisquer diferenças morfológicas, nem sequer uma distinção em dois grupos de tamanho; parece ser esta a posição em algumas vespas do gênero Polistes e Mischocyttarus; ocorre uma divisão de grupos em Polistes mas não se detetou a diferença. Polistes podem ocorrer em mais que uma categoria. O conceito de casta operária pareceria desenvolvimento de relações de indivíduos de uma cadeia contínua de tamanho. Mostrou que a fêmea de todos os tamanhos podem ser fertilizadas e desenvolver seus ovários.

A guisa de introdução poder-se-ia citar o trabalho de SPRADBERY que pode ser recomendado como uma efetiva revisão de bibliografia, por ser um bom resumo sobre organização de comunidades de vespas e conter bom índice bibliográfico. De posse da bibliografia citada e de muitos outros trabalhos, decorreu o interesse na colocação dos problemas tal como feita.

Finalizando esta parte introdutória cabe tentar a disposição dos propósitos iniciais e de algumas considerações mais. A situação das vespas sociais nos trópicos vem despertando a atenção dos pesquisadores de forma acentuada no tocante à organização da colônia em face da ocorrência de pleometrose. Quando se iniciaram as observações agora apresentadas surgiu, oportunamente, a possibilidade de contato com questões formuladas pelo Dr. Kimio YOSHIKAWA. Não foi possível respondê-las, então. Literalmente, eram as seguintes as questões: 1) em um ninho "poligínico", as fêmeas fertilizadas deixam seus ovos no mesmo ninho? 2) após mudar de um ninho para outro, onde a fêmea põe ovos? 3) há acasalamento entre irmãos? 4) há a chamada ordem de dominância ou hierarquia social entre as fêmeas fertilizadas, em um ninho "poligínico"? 5) as fêmeas jovens fertilizadas deixam seus ovos e alimentam suas larvas no ninho mãe, tanto quanto a mãe? 6) ocorrem operárias ou machos em um ninho "poligínico"? 7) diz-se que as fêmeas de certos Polistes tropicais são acompanhadas por algumas operárias no caso da construção do ninho. Isso é fato? Colocam-se mais algumas questões: 1) como se compõem as populações dos ninhos em diferentes fases de desenvolvimento? 2) qual a composição da população fundadora do ninho? 3) qual o grau de polimorfismo entre as fêmeas adultas? 4) há relação entre filhas-fundadoras e o ninho-mãe? 5) até que fase do desenvolvimento essa associação se verifica? 6) a associação entre fundadoras e ninho-mãe é sempre do mesmo tipo? 7) a poliginia - ou em melhor colocação - a pleometrose é permanente em todas as populações?

Essas questões juntadas às formuladas por YOSHIKAWA e outros que poderão surgir, constituem o objeto da pesquisa presente. Suas soluções apresentarão um passo inicial para a compreensão da vida social do grupo estudado.

2. MATERIAL

Sob êste título obordar-se-ão dois ítems, quais sejam;
1) espécies utilizadas, 2) sua localização.

2. 1 - ESPÉCIES UTILIZADAS

Como vimos nas considerações filogenéticas feitas na introdução, as vespas são insetos que chegaram a uma espantosa complexidade de vida social.

Suscintamente, os insetos utilizados são da ordem Hymenoptera, sub-ordem Apocrita (segundo GERSTAECKER, 1867), grupo Aculeata, super-família VESPOIDEA, família VESPIDAE Leach, sub-família Polybiinae e sub-família Polistinae. Dessa forma, separados em duas sub-famílias sociais encontram-se os gêneros Polybia e Polistes na classificação dada por L.BERLAND e P. - P.GRASSÉ (Traité de Zoologie, Tome X, Fascicle II, pp. 1127-1173, 1951).

O gênero Polistes tem sido tradicionalmente colocado em sub-família à parte - Polistinae - porém, alguns autôres, entre eles EVANS (1956), incluem-no na sub-família Polybiinae, por que seus caracteres são apenas de valor genérico. RICHARDS (1962) considerou as tribos Ropalidiini, Polybiini, e Polistini dentro da sub-família social Polistinae; sendo Ropalidiini da região Indo-Australiana e África; Polybiini principalmente neotropical e Polistini de distribuição mais ampla.

Tôda a classificação foi baseada na chave simples de IHERING (1904) e comparações com exemplares da coleção do Departamento de Zoologia da Secretaria da Agricultura, do Estado de São Paulo, inclusive com exemplares coletados e classificados por IHERING e nos trabalhos de BEQUAERT (1937, 1940, 1943, 1934).

a) O gênero Polistes Latreille

Caracteres - palpos labiais com 4 artigos, maxilares com 6, sendo o terceiro dêstes, geralmente, o mais longo. Mandíbulas curtas, quadridentadas. Clípeo cordiforme, largo, os olhos não atingem as bases das mandíbulas. Tórax alongado, metatórax sempre com sulco longitudinal pronunciado (geralmente partem dêle estrias transversais, caráter êste que falta em todos os demais gêneros). A inserção do primeiro segmento abdominal sempre é flanqueada por duas válvulas salientes. Abdomen sempre fusiforme, um tanto aproximado da forma de um cone ou funil, nunca pedunculado; o último segmento é sempre aguçado.

Sendo um gênero bastante uniforme na estrutura, facilita-se o reconhecimento de todas as espécies. Mas, ao mesmo tempo, torna-se difícil a classificação destas, pois deve-se contar com o colorido, que por sua vez, é extremamente variado; inclusive há espécies cujo colorido passa por uma escala completa. Por isso, é necessário comparar-se com uma série para a classificação de um exemplar. O gênero tem distribuição tropical e sub-tropical, porém algumas espécies invadiram regiões temperadas.

Espécies usadas - Foram usadas as espécies mais comuns: Polistes versicolor (OLIVIER, 1791); Polistes canadensis (LINNÉ, 1758); Polistes carnifex (FABRICIUS, 1775); que podem associar-se ao trabalho do homem pelo fato de prenderem seus ninhos em construções feitas pelo mesmo. Outra espécie, menos estudada é, provavelmente, Polistes aterrimus, SAUSSURE, 1853, que por tê-los encontrado recentemente com seus ninhos em cavidades de formigueiros arbóreos. P. canadensis e P. carnifex são os conhecidos "marimbondos-caboclo", tão temidos pelo povo.

As vespas deste gênero constroem os ninhos descobertos, com um único favo (stelocytarus) presos por um pedúnculo curto a um galho de laranjeira, limoeiro, ao madeirame de construções velhas, ranchos, etc.. Seus ninhos são anuais e os maiores são os de P. versicolor que apresentam uma grande variedade na forma; a mais frequente é a de um losango, havendo os, além disso, arredondados, outros muito longos e estreitos, etc.. P. canadensis (LINNÉ, 1758) sempre constrói mais ao abrigo que a espécie anterior. Os ninhos de P. canadensis, como dos de P. carnifex (FABRICIUS, 1775), têm sido encontrados, inclusive, totalmente abrigados nos fôrros das casas, nas cumieiras de casas abandonadas e também em cavidade de formigueiros.

Os ninhos são sempre de material vegetal triturados e seu pedúnculo é resinoso; cabe lembrar que as cavidades de formigueiros abrigando ninhos de Polistes são totalmente revestidos por material resinoso que forma em contato com a terra uma camada dura.

Os ninhos novos são construídos, geralmente, próximos ao ninho-mãe e, em P. carnifex (FABRICIUS, 1775) e Polistes aterrimus (SAUSSURE, 1853) o fato é tão acentuado que foram encontrados 9 ou mais ninhos nos mais variados graus de desenvolvimento em uma área de 25 x 30 cm, em um canto de beiral de construção recente (figura 1) ou no espaço de 13x13x20 respectivamente (figura 2).

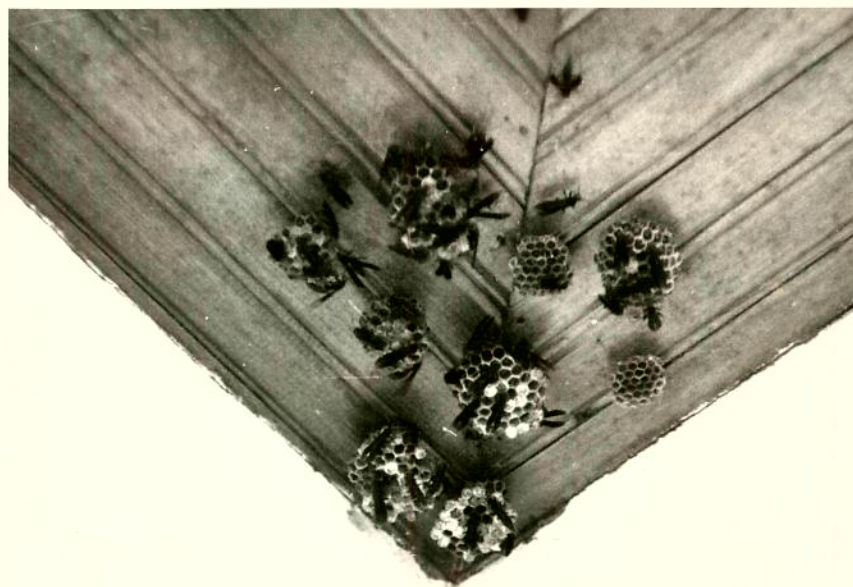


Figura 1. Ninhos de Polistes carnifex construído tão próximos que não permitem separar a população; cada ninho encontra-se em uma fase diferente de desenvolvimento.



Figura 2. Ninhos de Polistes aterrimus construídos em uma pequena cavidade na porção inferior de um termiteiro arbóreo, a um metro do solo. Pelo menos por dois anos consecutivos, a mesma cavidade (13 x 13 x 20 cm) foi utilizada por essa colônia.

Há locais tão preferidos para construção dos ninhos | que é possível, algumas vözes, encontrarem-se 20 a 30 ninhos nas beiradas de uma construção de 4 cômodos.

Da postura ao final da metamorfose decorrem 30 a 50 dias.

Importância de Polistes: usam larvas de insetos predadores para alimentar sua própria cria, (MORIMOTO, 1960a, 1960b, 1961a; BALLOU, 1915, 1934); neste campo pretende-se continuar o trabalho.

2º) O gênero Polybia Lepelletier, 1836

Distribuído pela América Central e do Sul (BERLAND & GRASSÉ 1951, p. 1157).

Um dos gêneros de compreensão mais difícil, pois engloba formas muito diversas no tamanho e no colorido, e quando apresentam facilidade na separação, apresentam muitas formas intermediárias que vêm dificultá-la. A graduação de cores também ocorre aqui.

Caracteres - palpos labiais com 4, maxilares com 6 artigos. Mandíbulas co, 4 dentes pouco graduados. Clípeo em ângulo. Tórax variável, geralmente comprimido, metatórax com sulco. Abdomen com 1º segmento sempre em forma de pecíolo, assaz variável, campanulado | ou cupuliforme, linear na base e o resto dilatado ou quase todo linear, ou cilíndrico. O resto do abdome é também variável, deprimido, sendo o 2º segmento sempre o maior.

A melhor caracterização do gênero Polybia poderia ser feita com a revisão dos gêneros próximos (Polistes, Appica, Tatua, | Synocca, Leipomeles, Mischocyttarus). Muito diversificado, só no Brasil aparecem mais de 50 espécies (IHERING, 1904).

Os ninhos são fragmocítaras, isto é, a cobertura inferior, com o crescimento recebe na face externa uma camada de células que passa a ser camada interna, pois uma nova cobertura se lhe sobrepõe; a comunicação interna faz-se por meio de furos que atravessam todos os favos - os mais antigos nem sempre se apresentaram furados.

Os ninhos deste gênero são perenes, e de modo geral, | são empregados material vegetal e saliva na sua construção; poucas espécies empregam barro. No caso de Polybia occidentalis var. scutellaris, WHITE (1841) e LUCAS (1867) citam o fato de que os nativos alegam serem seus ninhos construídos de estume de tapir. A arquitetura dos ninhos serve ao estabelecimento da filogenia das espécies sociais (DUCKE, 1910; 1914).

Espécies usadas - Nossos dados referem-se às duas espécies mais comuns no Sul do Brasil, Polybia occidentalis var. scutellaris (WHITE, 1841) e Polybia sericea (OLIVIER, 1791).

Polybia occidentalis var. scutellaris (WHITE, 1841), a mais conhecida das espécies brasileiras, é pequena (preta e amarela) e faz seus ninhos (enxús) em galhos de árvores, capins, colados à paredes, janelas, beiras de casas, etc.. Alguns ninhos são profundamente trabalhados, apresentando apófises espiniformes, enquanto outros são bastante lisos. Sempre são ninhos fragmocítaros, às vezes circulares, outras retilíneos.

Essa espécie é considerada sub-espécie por alguns sistemáticos (BERLAND & GRASSÉ, op. cit.). Vivem em sociedades poligínicas e um enxame pode construir um ninho de três a quatro favos (de cartão) em apenas 24 horas. Os ninhos são invariavelmente cinza-claros.

Polybia sericea (OLIVIER, 1791), uma das mais bonitas vespas, é maior que a anterior; apresenta seus ninhos prêsos a galhos de árvores, sendo a laranjeira bastante usada. Por isso o ninho é comumente atravessado por galhos, espinhos, fôlhas; também constroem, e com frequência, ninhos prêsos a capins, entre as touceiras, sendo por isso temidas pelos lavradores; seus ninhos são de cartão, porém quebradiços, invariavelmente castanhos. É a temida "vespi-perdiz".

2.2 - LOCALIZAÇÃO

Como vimos, tanto em Folistes como em Polybia, os ninhos podem localizar-se em construções abandonadas ou novas, em galhos de árvores, etc.. A procura dos ninhos foi feita durante o dia nos locais citados, sendo que a maioria foi localizada no Horto Florestal "Navarro de Andrade" de Rio Claro, Clube de Campo, Faculdade de Filosofia, Fazenda São José, além de muitas chácaras e sítios, principalmente quando continham olarias; estas últimas apresentam, frequentemente, ninhos nos caibros e vigotas de suporte do telhado. A localização e obtenção de material para o estudo sempre foram prejudicadas pelos pescadores que destroçam os "cachos de maribondos" para usarem sua cria como isca.

Os enxames foram localizados ocasionalmente. A enxameação de P. occidentalis var. scutellaris ocorreu nos meses em que as chuvas tiveram início e quando houve, conjuntamente, revoadas de outros insetos, como termistas e formigas, que são armazenados pelas vespas, depois de decapitá-los. Idem para P. sericea.

No caso de Polybia será feita referência à enxameação como o movimento de um grupo de tamanho variável de vespas durante o processo de fundação de uma nova colônia.

Para Polistes, o termo significará o movimento de um pequeno grupo de vespas durante o processo de fundação de uma nova colônia. Posteriormente, será mais desenvolvida a questão de enxameação e associação.

Pode-se especificar a localização das colônias das várias espécies abordadas. Polistes versicolor foi coletada nos arredores da Faculdade, dentro da cidade de Rio Claro, nas dependências do Clube de Campo, nas construções do Horto Florestal "Navarro de Andrade" e da Fazenda São José, sempre no município de Rio Claro, colônias desta espécie coletadas em Belém, Estado do Pará, por fineza do Prof. D. Dias, não foram incluídas neste estudo. Polistes canadensis foi coletada nos arredores da Faculdade, bem como nas dependências do Clube de Campo de Rio Claro. As colônias de Polistes carnifex foram coletadas ainda no Clube de Campo, porém, não foram incluídas neste estudo algumas colônias dessa espécie coletadas na Fazenda Santa Rosa, do município de Rio Claro.

As populações de Polistes aterrimus foram localizadas sempre em cavidades de termiteiros arbóreos a pouco mais ou menos que um metro do solo; ôsses termiteiros em cujas cavidades - perfuradas por diferentes animais - se alojam os ninhos de Polistes aterrimus foram localizados nos cerrados da Fazenda Paraíso, no município de Itiropina.

As populações de Polybia occidentalis var. scutellaris foram tomadas de ninhos localizados nas dependências da Faculdade, quer nos beirais de construção, quer em galhos de árvores dos jardins; porém, foram tomadas fotografias de ninho de outros lugares para comparação dos tipos de ninho dessa variedade. As colônias de Polybia sericea ocorreram sempre presas aos galhos de arbustos ou ao capim quando estavam a pouca altura. Uma colônia, R - 45, coletada próxima à cidade de Manaus, usada apenas para constatar a distribuição da espécie, encontrava-se em situação idêntica à da colônia R - 38, coletada no Apiário do Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia de Rio Claro. As colônias de Polybia nigra, mencionadas no trabalho, ocorreram nos porões do Departamento de Zoologia da Faculdade, bem como nos caibros de construção na Fazenda Santa Rosa, do município de Rio Claro.

3. MÉTODOS

Serão dados os métodos usados na captura, conservação e obtenção dos dados.

3. 1 - CAPTURA

RICHARDS & RICHARDS (1951) descrevem uma maneira de tomada dos ninhos que não seguimos de perto. O procedimento para captura foi semelhante ao usado por DIAS (comunicação pessoal) pa-Bombidae.

O equipamento usual era o seguinte: sacos plásticos, lanterna elétrica, tesoura, facão, algodão, éter, máquina fotográfica e, na maioria das vezes, uma escada. Antes da captura eram tomadas algumas fotografias e depois outras tantas.

A captura verificava-se à noite ou, quando acontecia chover, durante o dia.

Os enxames eram colhidos assim que localizações. De modo geral as vespas não são agressivas, salvo à aproximação de chuva. Assim, com o mínimo de luz incidente, o saco plástico era colocado em torno do ninho e a boca imediatamente fechada em torno do pedúnculo; usando tesoura, espátula ou facão, cortava-se o pedúnculo, no caso de Polistes, ou raspava-se a superfície, cortava-se galho, folha etc., que prendiam os ninhos de Polybia.

O uso de algodão embebido em éter, no fundo do saco de captura é facultativo. Raramente, êsse processo foi usado; porém, rêde e algodão embebido devem ser mantidos de prontidão para o caso de extraviar-se algum habitante do ninho.

Em seguida, as populações eram preparadas para a conservação.

3. 2 - CONSERVAÇÃO

Quando coletada distante do laboratório, a população adulta era anestesiada e cada indivíduo recebia um talhe longitudinal dorsal abrangendo os dois primeiros segmentos do abdome e, então, era colocado em solução fixadora de Dietrich; a população de jovens era fixada com seu ninho.

Em outros casos, as populações eram levadas para o laboratório, anestesiadas e fixadas ou, então, conservadas em geladeira por 12 horas ou mais antes da fixação por solução de Dietrich.

Quando necessário, o peso fresco dos jovens era obtido logo após a captura.

Não se tentou, sistematicamente, a conservação de colônias em atividade no laboratório; tudo indica, porém, essa possibilidade, já que nas poucas tentativas os indivíduos recém-nascidos só desapareceram da colônia 3 a 4 dias após a eclosão.

3. 3 - TÉCNICAS PARA OBTENÇÃO DOS DADOS

a) Observações in natura

- 1ª) Primeiramente, observou-se o movimento de enxameação com a espécie P.versicolor, determinando a frequência diária de adultos por ninho e, depois, o tamanho da população na área de enxameação.
- 2ª) Foram feitas algumas observações sobre a enxameação de Polybia scutellaris, Polybia sericea e Polýbia nigra - esta última, acidentalmente, pois, não é espécie estudada neste trabalho.
- 3ª) Foi observada a frequência horária de excursões dos indivíduos de um ninho de Polistes aterrimus, registrando-se a temperatura externa.

b) Procedimento no laboratório

O procedimento com o ninho, com os jovens e adultos, habitantes do ninho, foi o seguinte:

- 1ª) os ninhos foram fotografados e mapeados no laboratório, marcando-se a posição no mapa, da situação de cada célula (com ovo, larva, pupa).
- 2ª) os jovens foram retirados dos ninhos e pesados a fresco (Balança Mettler, Tipo H-16., sensibilidade até 0,0001 g.) ou, então, foram fixados sem pesagem.

Mediu-se a largura da cabeça (medida máxima entre os dois olhos), em lupa Wild M4 . Os dados foram colocados em tabelas para determinação do número de mudas larvais.

3ª) os adultos, no caso de Polybia, passaram por amostragem antes da catalogação, pois suas populações atingem muito milhares de indivíduos. As populações adultas de Polistes são pequenas, atingindo 400 indivíduos, no máximo, e, por isso, foram estudadas em sua totalidade. A fixação foi feita por Dietrich durante 24 horas, e seguida de lavagem em álcool 50% por 24 horas conservação foi feita por álcool 70%.

Na obtenção de dados, observou-se o seguinte critério:

1ª) Confecção de tabelas

De cada ninho foram preparados registros e tabelas para anotação dos dados obtidos. Dos primeiros constavam local e data da coleta; uso ou não de anestesia; tempo de permanência na geladeira; histórico do desenvolvimento do ninho; vizinhos da mesma espécie; mapeamento, emprêgo de fotografias; número de adultos e jovens; e, eventualmente, outros dados circunstanciais. Nas tabelas foram registrados os dados obtidos por pesagens, medições e disseções. Os dados fornecidos pela disseção foram: desenvolvimento dos ovarios, situação da espermateca, desenvolvimento do corpo gorduroso, conteúdo do intestino, conteúdo do reservatório de veneno, presença de parasitas, etc..

2ª) Obtenção de dados biométricos

Procedeu-se à medida dos seguintes caracteres:

- comprimento da asa, calculado na distância entre os dois ângulos mais distantes da célula radial e da 1ª célula discoidal (Figura 3)

- número de hâmulos.
- medidas da largura do ovo, da largura da cabeça de larvas e de adultos.
- pesagem a seco das carcaças dos adultos
 - depois de permanência de 20 horas em estufa a 100°C.
- desgaste de asa, considerado dentro de um padrão pré-estabelecido, variando de 1 a 5 os tipos de desgaste, para cálculo da idade.
- desenvolvimento do ovário, padronizado em 5 tipos.

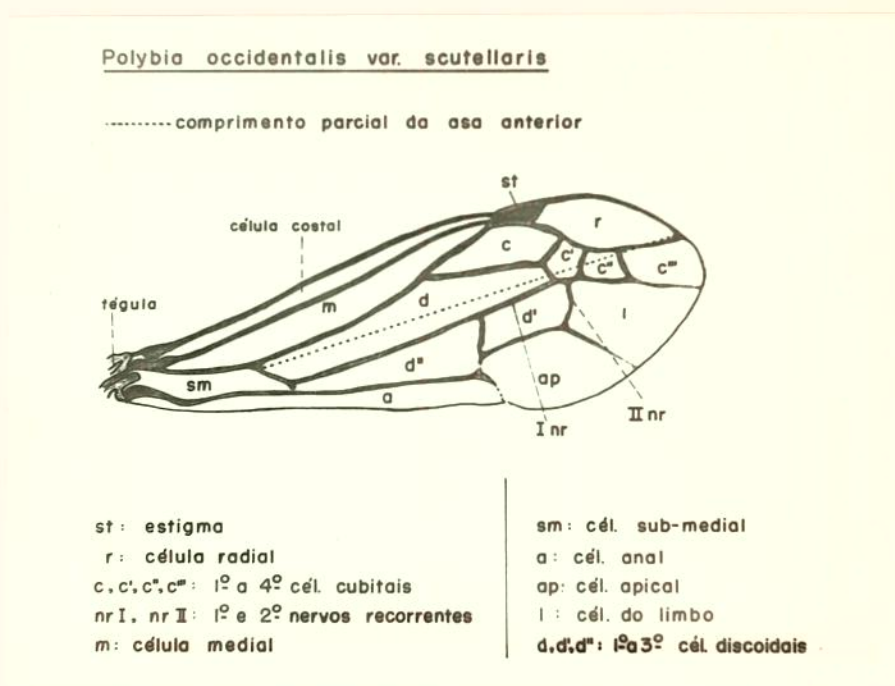


Figura 3. Asa de Polybia occidentalis var. scutellaris, mostrando a distância entre os ângulos mais distantes das células radial e primeira discoidal que representa o comprimento parcial da asa anterior.

Os desgastes variados atingem ou não as células radial

3º) Confeção de gráficos

- foram confeccionados gráficos de frequência, baseados nos dados obtidos por dissecção, pesagem, medida, etc.

Em relatório enviado à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, em 1964, ainda no início do presente trabalho, citou-se que "foi oportuno iniciar êsses estudos sobre populações porque as técnicas empregadas no Laboratório de Zoologia para *Bombidae*, puderam ser aproveitadas, daí, resultando uma segura linha de trabalho e trato dos problemas".

As bases metodológicas são, em súmulas, as usadas por DIAS (1960), as transmitidas pelo Prof. D.DIAS pessoalmente, aos membros do Departamento de Zoologia e, as desenvolvidas no correr - d'êste trabalho.

4. APRESENTAÇÃO E DISCUSSÃO DOS DADOS

Na medida em que determinado assunto constitui campo de especulações numerosas e de caráter amplo, dificilmente propicia um trabalho profundo e definitivo. É o caso das vespas da América do Sul que constituem um campo imenso de investigações. Vários tipos de diversificação ocorrem em suas populações, devido às condições da vida tropical. Os conhecimentos adquiridos sobre as vespas sociais da Europa baseiam-se em estudos sistematizados, principalmente, do ponto de vista da organização social. Aí, é possível aprofundar-se num dos aspectos dessa organização.

As regiões tropicais da América do Sul permitem grandes possibilidades de mudanças aos insetos sociais; pois, nada é caracterizado definitivamente, nem chuvas, nem temperatura, logo, nem clima e vegetação. A labilidade de condições ambientais leva a toda sorte de organização entre os animais e associações inesperadas podem acontecer. Assim, a mesma espécie de vespa pode construir ninhos ligados ao trabalho do homem, como na cobertura de casas, barranco de estradas, etc. ou ligados ao trabalho de outros animais, como usar ninhos abandonados de outras espécies ou usar cavidades construídas por diversos outros, etc.. A tarefa a ser realizada futuramente com as vespas sul-americanas deverá iniciar-se pela revisão da sistemática, baseada em dados biológicos e atingir, pelo menos, alguns aspectos das diversificações intra-específicas. Embora RAU, DUCKE e BEQUAERT, principalmente, e depois, RICHARDS hajam feito muito, resta toda a dinâmica da organização social por investigar. Procurou-se registrar e analisar algumas ocorrências nas espécies estudadas, usando-se uma metodologia absolutamente essencial para populações: o levantamento maciço de dados, para permitir uma análise quantitativa dos mesmos, posteriormente, se desejado.

A apresentação por espécies, embora plena de repetições, pareceu sistematizar melhor os objetivos do trabalho.

4. 1 - Sobre o gênero Polistes Latreille

a) considerações gerais

Como já foi considerado, o gênero é cosmopolita, porém nos trópicos neárticos a diversificação de espécies é grande, no ponto de as espécies mais comuns apresentarem muitas sub-espécies. Assim, no início do trabalho houve dificuldades em relação à classificação, aumentadas no decorrer das coletas.

Tinha-se excluído qualquer cuidado com a sistemática, além da simples determinação das duas espécies mais comuns: P.versicolor e P.canadensis mais tarde, porém surgiram dúvidas sobre as vantagens de tais descuidados - mas não sobre sua necessidade.

Polistes versicolor não varia na cor, apenas; varia | em tudo: forma do ninho; tamanho das populações; tamanhos dos indivíduos de uma colônia; comportamento, etc. A variação de cor é notável | quando se observa colônias da cidade e de seus arredores. Consultas ao Museu do Departamento de Zoologia da Secretaria da Agricultura de São Paulo, bem como às chaves de classificação disponíveis levaram à espécie Polistes versicolor (Olivier). Foram tomadas precauções para evitar observações sobre sub-espécies diferentes; como foram colecionados | exemplares de vários ninhos estudados. Notar-se-á tal cuidado. No caso específico de P.versicolor, encontram-se referências a oito (8) variedades, em BEQUAERT(1934), onde há menção do fato de serem todas referidas pela forma típica P.versicolor (OLIVIER). Não Haverá maiores considerações, aqui, porque foi usada uma forma que se aproxima apenas da forma típica - salvo ser variedade nova. A forma P.versicolor var. vulgaris BEQUAERT, ocorre dentro da cidade de Rio Claro e, principalmente, nos seus arredores, com muita frequência. mas não foi usada para as conclusões deste trabalho, embora seja a forma mais comum.

Polistes canadensis é a espécie de maior ocorrências no continente americano e, como varia bastante em tamanho, forma e cor, trouxe problemas sérios, principalmente, pela falta de revisão dos | exemplares consultados. Várias populações foram identificadas como P. canadensis e cujos ninhos apresentavam o pedicelo fora do centro, como é regra para a espécie. Entretanto, foram encontradas populações que poderiam ser classificadas como P.canadensis cujos ninhos apresentavam pedicelo central. IHERING (1904) atribuiu pedicelo central aos ninhos de Polistes carnifex e pedúnculo lateral a Polistes canadensis, | cinerascens, limae, annularis, versicolor, etc.; e RAU (1940) atribuiu pedicelo central aos ninhos de Polistes pallipes, variatus, major, e carnifex. Não foi encontrada qualquer referência a pedúnculo central atribuído a ninhos de Polistes canadensis. Assim, a dificuldade foi de monta e, contou-se com populações reconhecidamente de P.canadensis (L.) e populações de P.canadensis com hábitos de nidificação semelhantes aos de P.canadensis amazonicus SCHULTZ = P.canadensis var. infuscatus LEPELETIER (conforme informação pessoal de W.HAMILTON, 1968), porém variando em detalhes de coloração. Pelo tamanho dos exemplares, pela localização central do pedúnculo e pelo tamanho das células do ninho, foram, neste trabalho, classificados como P.carnifex. Provavelmente estas populações constituem uma nova variedade de P.canadensis. Por outro lado o tamanho avantajado dos exemplares, bem como seus hábitos de nidificação

descritos mais adiante podem garantir a presença de nova espécie. Foi coletada outra população nidificando de forma semelhante, cujos indivíduos são do tamanho de P. canadensis (L.) e que, baseando-se na chave para formas de coloração da espécie, apresentada por BEQUAERT (1943), pode ser classificada como P. canadensis var. satin BEQUAERT ou, por outro lado, pode ser identificada como Polistes aterrimus (SAUSSURE) - sem dúvida, opinião de quem não teve exemplares das citadas formas em mãos. Estes assuntos serão discutidos durante o tratamento das colônias de P. carnifex (FABR.) e Notas Preliminares sobre Polistes aterrimus (SAUSSURE).

ENTEMAN (1904), preparou um bom trabalho sobre as variedades de coloração em Polistes, onde discutiu as espécies dos Estados Unidos e Eurásia; com relação ao melanismo, o trabalho inclui interessante mapa mostrando paralelismo na distribuição do gênero pela América (apenas U.S.A.) e Eurásia. Tanto tempo decorrido, seria interessante realizar trabalho semelhante para todas as regiões do mundo.

b) As populações de Polistes versicolor (OLIVIER)

As populações desta espécie foram as mais bem tratadas no estudo que se apresenta. Como a dinâmica de sua estruturação social é cíclica, voltar-se-á sempre ao ponto inicial considerado, por isso, o entendimento da espécie será tentado a partir do estudo do ninho.

1º) Os ninhos

Ocorrem com formas variadas, como se constata pela observação das Figuras 4, 5 e 6 dos ninhos R-54, R-56 e R-57, respectivamente.

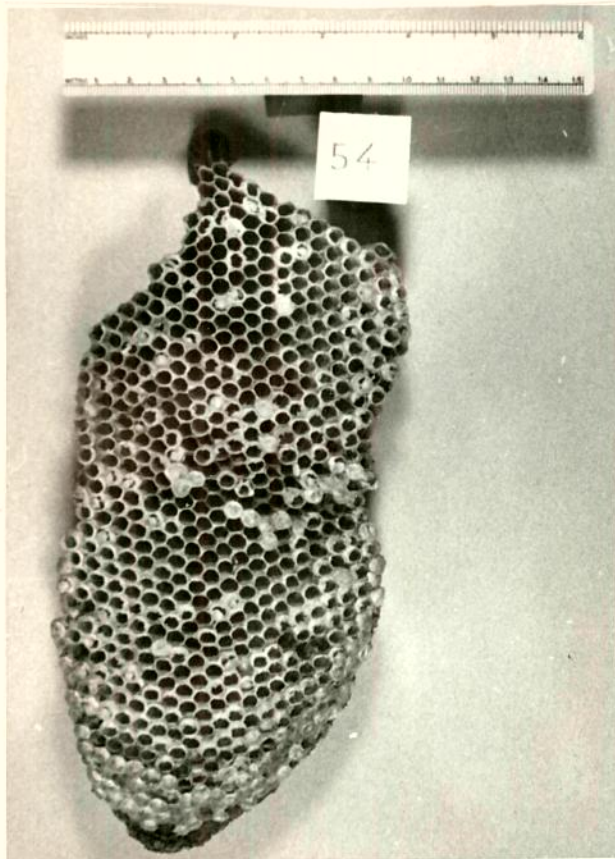


Figura 4.

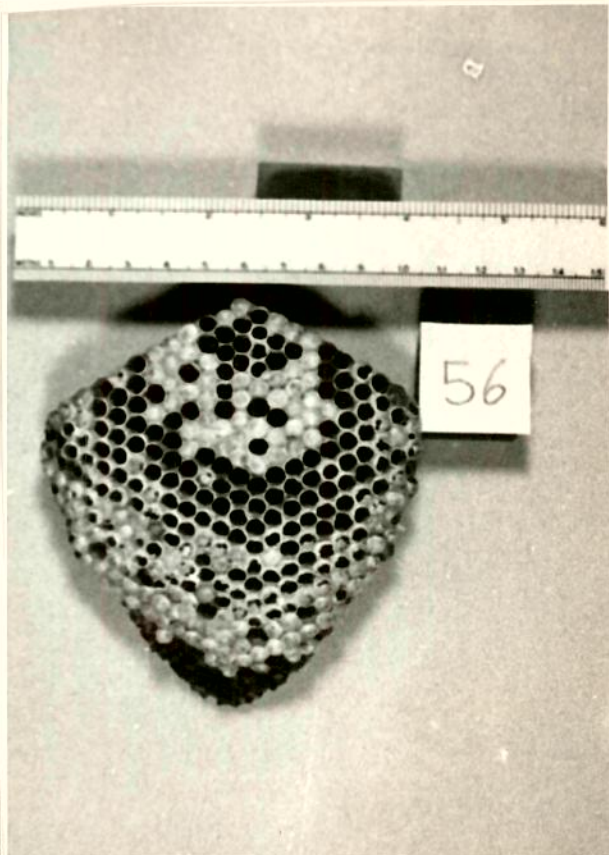


Figura 5.

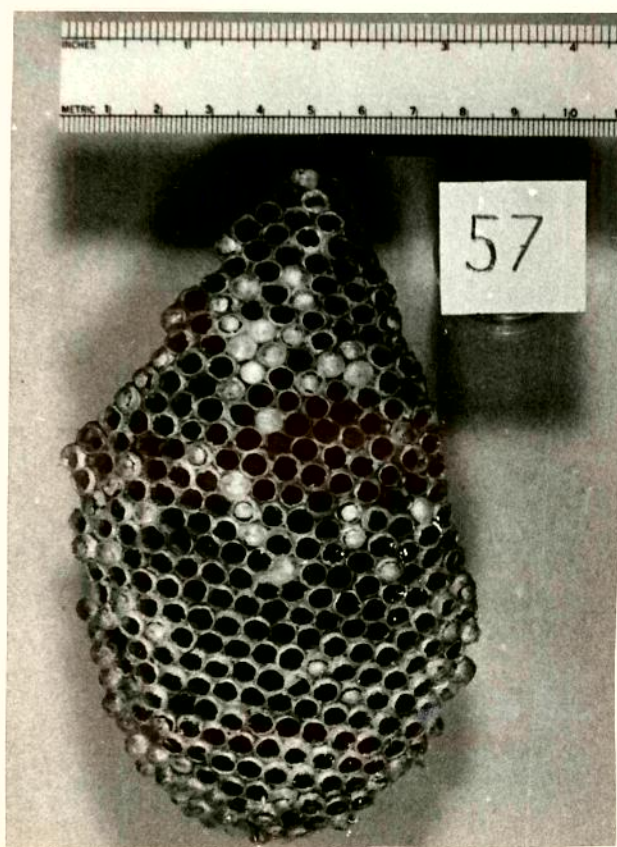


Figura 6.

Figuras 4, 5 e 6 - mostram diferentes formas dos ninhos de Polistes versicolor, sendo as três igualmente abundantes.

O pedunculo ou pedicelo foi sempre excêntrico, principalmente do topo, conferindo posição aproximadamente vertical aos ninhos. Foram coletados nos beirais das construções ou em arbustos espinhosos. Áreas de alta frequência de determinadas espécies animais são bastante conhecidas, mas não foram encontradas referências para as espécies do gênero em estudo. Entretanto, registrou-se a ocorrência exclusiva de Polistes versicolor em áreas distintas, 150m de outras quase exclusivas de P.canadensis.

As distâncias guardadas entre os ninhos variam de 0,50m a uma dezena de metros, em torno de qualquer construção. Alguns raros ninhos isolados foram localizados e, via de regra, apresentaram excepcional desenvolvimento, como atestado podem ser citados os ninhos R-54 e R-61; o último, sendo o mais isolado e mais desenvolvido da espécie. Quatro anos após a coleta do ninho R-61, surgiram os primeiros ninhos de P.canadensis na área - agora sem P.versicolor.

Ninhos muito novos foram encontrados ao lado de ninhos idosos, no fim do desenvolvimento da colônia. No início da estação fria, os ninhos fundados no final da estação fria do ano anterior mostram-se bem desenvolvidos com a população reprodutora já presente. Em muitas ocasiões, observou-se que a população abandonava a velha morada e refugiava-se em torno de vigotas de construções ali passando um mês ou mais e chegando até a construir um pequeno ninho. Como exemplo, cita-se o caso da população do ninho R-117, com 44 e 3. Por este exemplo fica-se sabendo que os machos podem ocorrer nesses aglomerados de inverno e que a porcentagem de fêmeas fecundadas na ocasião pode ser de 50%. Estes aglomerados podem elaborar ou não um pequeno ninho, como no exemplo do R-117, que é constituído por cinco meias-células. E essa é a única possibilidade encontrada por quem acredita em hibernação, nesta área do Brasil; e isto ocorre muito raramente, por razões que poderão representar uma certa diapausa, ou por outras desconhecidas ainda. Já em 1941, RAU registrou a fundação de colônia, sem hibernação, no Missouri, por P.annularis (L.). Na maioria dos casos, os ninhos do início do ciclo que surgem pelo meio e fim da estação fria, foram fundados por fêmeas-filhas, mantidas as relações com a colônia-mãe. Isto será visto a seguir.

2a) Fundação das colônias - Registro de Pleometrose

A fundação das novas colônias foi registrada na estação fria e, como foi relatado, deu-se por fundadoras-filhas que iniciam a construção, ainda ligadas à estrutura materna. De fato, na grande maioria das construções iniciais observadas, as fundadoras pousavam na nova construção ou, também, na velha. A movimentação durante o dia era bastante intensa nas construções novas, sempre localizadas próximas à colônia-mãe e, à noite, a frequência de indivíduos por construção nova diminuía; ao mesmo tempo, notava-se a presença dos indivíduos na construção materna.

Será de interesse relatar os dados registrados em 1963, pela época da fundação das colônias. Foram observadas 36 novas construções, cujas fundadoras relacionavam-se, ainda, com a colônia materna. Anotando-se a frequência diária dos indivíduos construtores constatou-se pequena variação para o número total, porém, grande variação da frequência de indivíduos por construção. Observações mais cuidadosas levaram à conclusão de que os mesmos indivíduos cooperavam em mais que uma construção. Antes de discorrer um pouco sobre essa cooperação na fundação de colônia, deve-se mencionar que apenas duas dessas 36 construções iniciais chegaram a bom término, isto é, atingiram o pleno desenvolvimento. Em fins de julho de 1963 foi iniciada a contagem diárias de indivíduos por ninho. 132 indivíduos encontravam-se distribuídos pelas 36 construções, dando frequência média de 3 a 4 indivíduos por construção. Um mês depois, em fins de agosto, era exatamente o mesmo o número total da população fundadora. Dois meses após o início, em fins de setembro, havia 70 indivíduos, aproximadamente metade da população inicial e, pelo meio do mês seguinte, outubro, havia apenas 24 indivíduos, ou seja, aproximadamente 1/5 do total inicial, sendo distribuídos agora por 12 ninhos, sendo os outros 24 abandonados. Três meses decorridos desde o início destas observações, dois ninhos apenas continham habitantes, em número de seis. Durante a fase de cooperação muitos ninhos estiveram abandonados por um dia ou mais e novamente foram ocupados. O fenômeno da cooperação já foi observado por RAU (1940) na espécie Polistes annularis L.. Embora somando as observações de WEST (1967), devem-se registrar as dúvidas ainda remanescentes e a necessidade de uma cuidadosa aquisição de informações sobre a fase-chave para o entendimento da estrutura social de Polistes.

A fundação de colônias, nesta área, deu-se por associação de fêmeas fecundadas. Convém lembrar, entretanto, que RAU mesmo (1941) refere-se à movimentação durante a fundação das colônias como enxameação. Não obstante, enxameação, como é conhecida para Apis mellifera L., não é possível aceitar para as espécies de Polistes e nem mesmo para algumas espécies de Eulybia desta faixa do país.

Realmente, na espécie agora analisada, Polistes versicolor, bem como | nas demais estudadas, o processo de fundação verificado foi associação, de fêmeas, lembrando-se o fato de que tais fêmeas encontravam-se fecundadas, via de regra, como será visto ao se tratar da situação das colônias iniciais. Como, invariavelmente, se registrou a cooperação de mais que uma fêmea fecundada na fundação, fica também registrada a ocorrência de pleometrose.

Coletando e analisando várias populações fundadoras, isto é, ninhos cujas células continham apenas ovos ou larvas muito jovens, constatou-se a ocorrência de fêmeas grandes e fecundadas. Uma associação pleometrótica fundadora varia de 2 a 8, 10 ou mais fêmeas; algumas vezes, registrou-se a presença de apenas 1 fêmea no momento da coleta; isso se deve à cooperação que levou a outra ou outras fêmeas a pernovernarem em construção diversa. Analisando-se 7 associações, R-1-3-4-5-6-7-19, num total de 26 indivíduos femininos, encontraram-se 24 fecundadas, todas de tamanho grande, variando porém o grau de desenvolvimento de ovários. Observem-se os gráficos para Populações Fundadoras, representados nas Figuras 7 e 8.

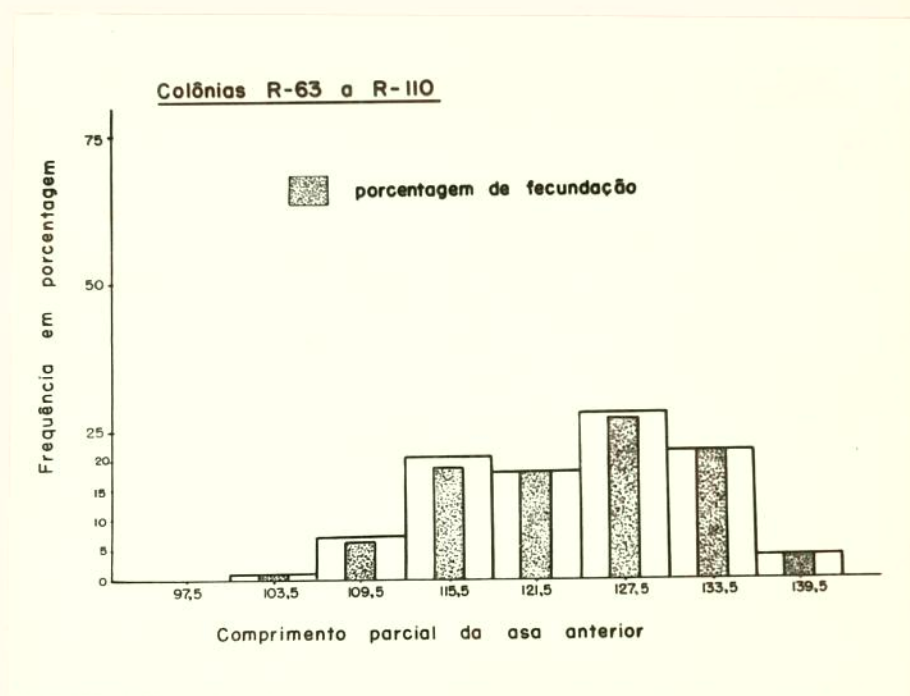


Figura 7. O gráfico mostra a porcentagem de indivíduos por classe de tamanho. As colunas pontilhadas representam a porcentagem de fecundação dentro de cada classe, num total de 96.9% para as 26 populações iniciais representadas.

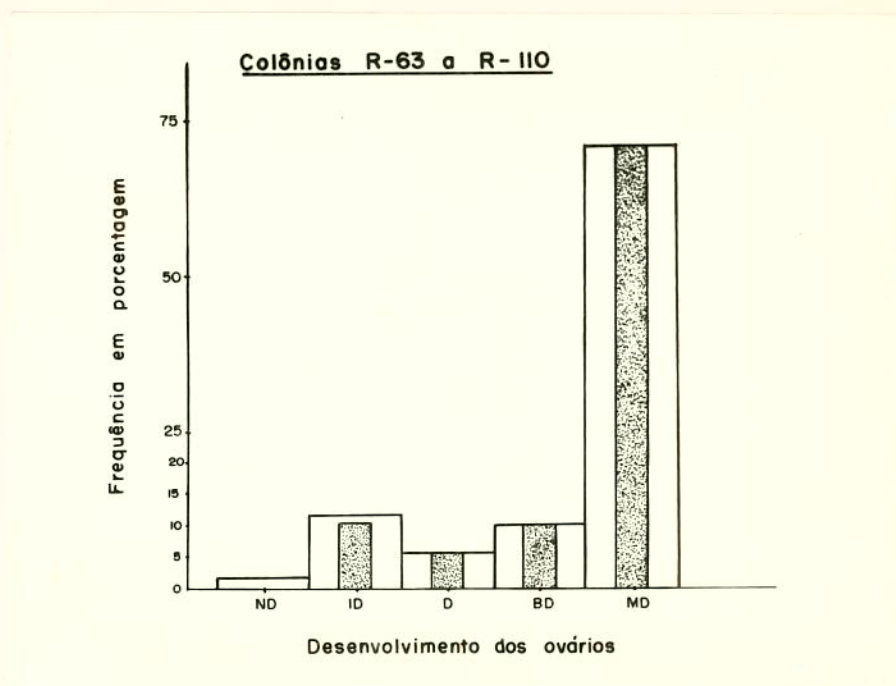


Figura 8. Frequência de indivíduos nas categorias de desenvolvimento de ovário. As colunas pontilhadas mostram as porcentagens de fecundação. ND= ovário não desenvolvido; ID=ovário com desenvolvimento inicial; D= ovário desenvolvido; BD= ovário bem desenvolvido; MD= ovário muito desenvolvido.

As duas fêmeas não fecundadas, neste caso, eram menores que as fecundadas. Em outros casos, como nos ninhos R-40, L1, L₁₁, etc. ocorreu situação semelhante.

Entre as populações chamadas fundadoras, registrou-se a ocorrência de fêmeas grandes, não fecundadas. Nesta altura da discussão, deve-se lembrar que as fêmeas fundadoras mantêm ligação com a colônia-mãe e poderiam vir a ser fecundadas ainda. Também deve ser lembrada a ocorrência de machos entre as fundadoras.

Analizando, agora, as Figuras 7 e 8, que representam gráficos de 26 populações fundadoras, R-63 a R-110, no total de 132 fêmeas, das quais 128 eram fecundadas, nota-se que a maioria das fundadoras se constitui de fêmeas grandes e que o desenvolvimento dos ovários sempre foi notável, ainda que seja apenas em início, e que as 4 fêmeas não fecundadas não apresentaram desenvolvimento ovariano. As fêmeas fecundadas apresentaram ovários desenvolvidos, e sem qualquer dúvida quanto ao desenvolvimento.

Pergunta-se, agora, como se comportam as fêmeas de cada uma das associações pleométricas na fase seguinte à fundação.

3^a) Situação das colônias no início do desenvolvimento

Foram consideradas no início do desenvolvimento as colônias contando ovos, larvas em tôdas as fases de desenvolvimento | até a produção das primeiras pupas.

Nesta fase do desenvolvimento da colônia já não há cooperação das fêmeas de ninhos vizinhos e o número de fêmeas varia de 1 a 10, às vêzes tôdas fecundadas e com o mesmo grau de desenvolvimento dos ovários. Não se sabe, assim, quem realizou o ovoposição. A alimentação das larvas foi providenciada por tôdas as fêmeas. Próximo às emergências dos primeiros imagos aumenta, gradualmente, o número de fêmeas estéreis no ninho, podendo ser grandes ou pequenas. Ver gráficos de R-114, nas Figuras 9 e 10. Também ocorreram fêmeas fecundadas, porém, com ovários no início de desenvolvimento (ID) ou apenas desenvolvidos (D), além das fêmeas fundadoras (MD, com espermateca cheia, via de regra) fecundadas e muito desenvolvidas.

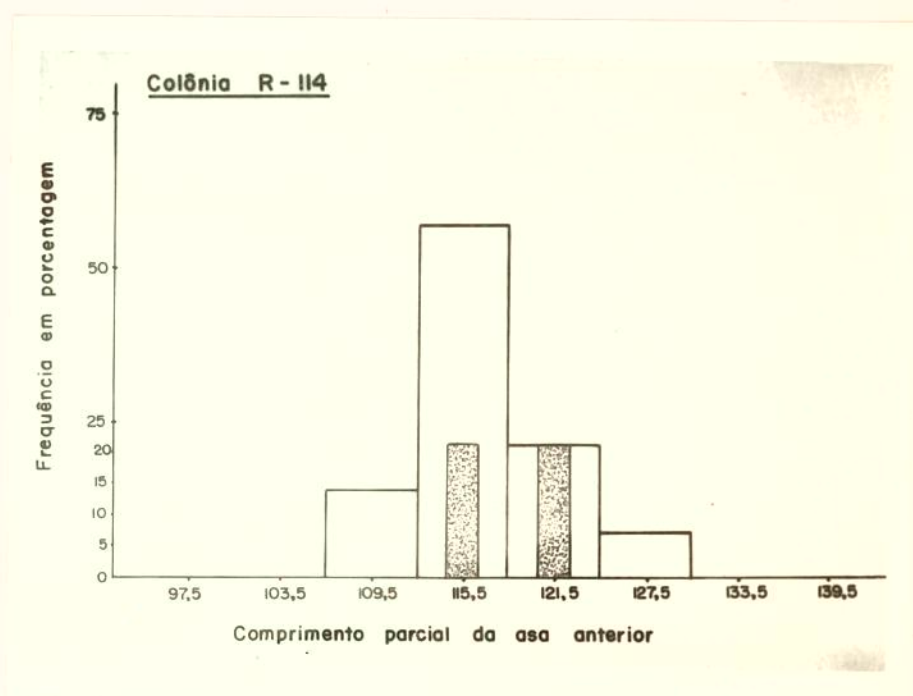


Figura 9. Distribuição das fêmeas da população R-114, pelas classes de tamanho - Tamanho considerado pelo comprimento parcial da asa anterior-. As colunas pontuadas representam as porcentagens de fecundação por classe. No total, a população apresentou 42.8% de fecundação.

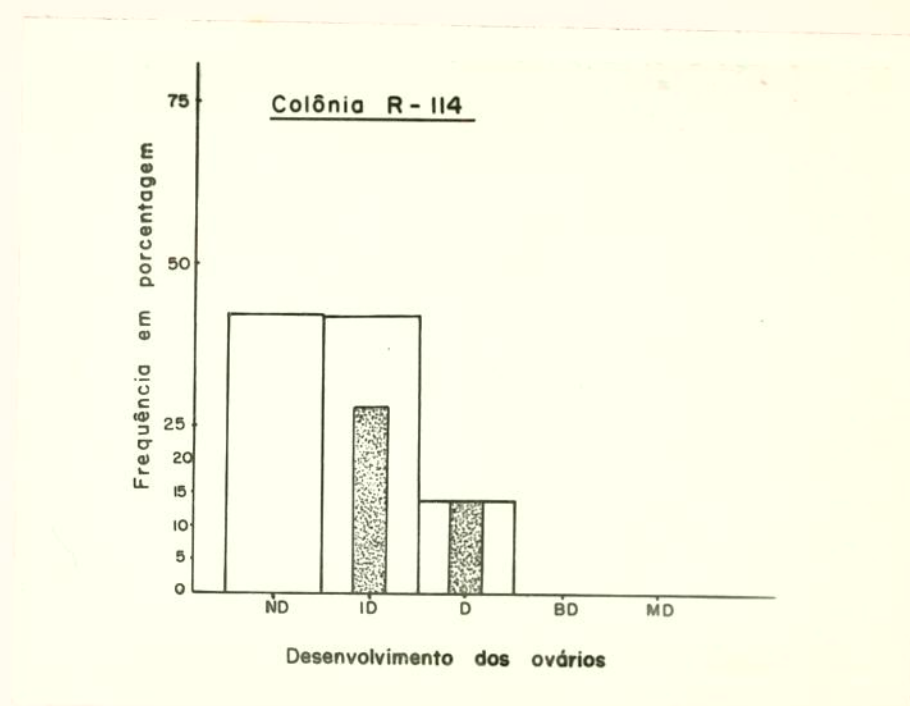


Figura 10. Distribuição das fêmeas de R-114 pelas classes de desenvolvimento dos ovários. Idem para as colunas pontuadas. ND= ovários não desenvolvidos; ID=ovários com início de desenvolvimento; D= ovários desenvolvidos; BD= ovários bem desenvolvidos; MD=ovários muito desenvolvidos.

4ª) Situação das colônias com a emergência dos primeiros imagos.

Quando havia um considerável número de células operculadas, notou-se que as fêmeas começaram a apresentar regressão de ovários. Ao emergirem os primeiros imagos, observou-se a ocorrência, ainda, de mais que uma fêmea fecundada; destas, algumas apresentavam os ovários em franca regressão, ou degenerescência e, outras podiam ser consideradas fêmeas férteis poedeiras, com ovários MD e espermateca cheia; é o caso da população do R-115, bastante semelhante a R-114, e das populações R-2 a R-18, estas analisadas em conjunto. As doze populações R-2-8-9-10-11-12-13-14-15-16-17-18, compreendiam 129 fêmeas e 2 machos; 50% das fêmeas eram recém-nascidas e estéreis - usa sem desgaste e com a espermateca vazia - e destas 50%, a maioria era de tamanho inferior à média. Observou-se a tabela 3 de R-2.... R-18 e, no gráfico dessas populações, representado na Figura 11, note-se que há fêmeas fecundadas de tamanho inferior à média. É curiosa a presença de dois machos em uma dessas colônias, a R-16, cujas fêmeas eram excepcionalmente grandes.

TABELA 3.

Número de fêmeas conforme os diferentes graus de desgaste das asas, encontradas em 12 ninhos de Polistes versicolor

Desgaste da asa Comprimento da asa	1		2		3		4		5		TOTAL
	V	C	V	C	V	C	V	C	V	C	
97.5	7										7
103.5	17				1		1				19
109.5	12	1	2		3		2				20
115.5	15	1	2		1			1			20
121.5	4		1								5
127.5	5	6		1		2	1		1	3	19
133.5	1	3				3	1	4	1	6	19
139.5		1		4	1	2		9		1	18
TOTAL	63	12	5	5	6	7	5	14	2	10	129

V= espermoteca vazia; C= espermoteca cheia.

1= asa sem desgaste; 2,3 e 4 = desgastes intermediários, gradualmente mais profundos; 5= desgaste profundo, destruindo totalmente as células radial e 4ª cubital e, parcialmente a célula do limbo.

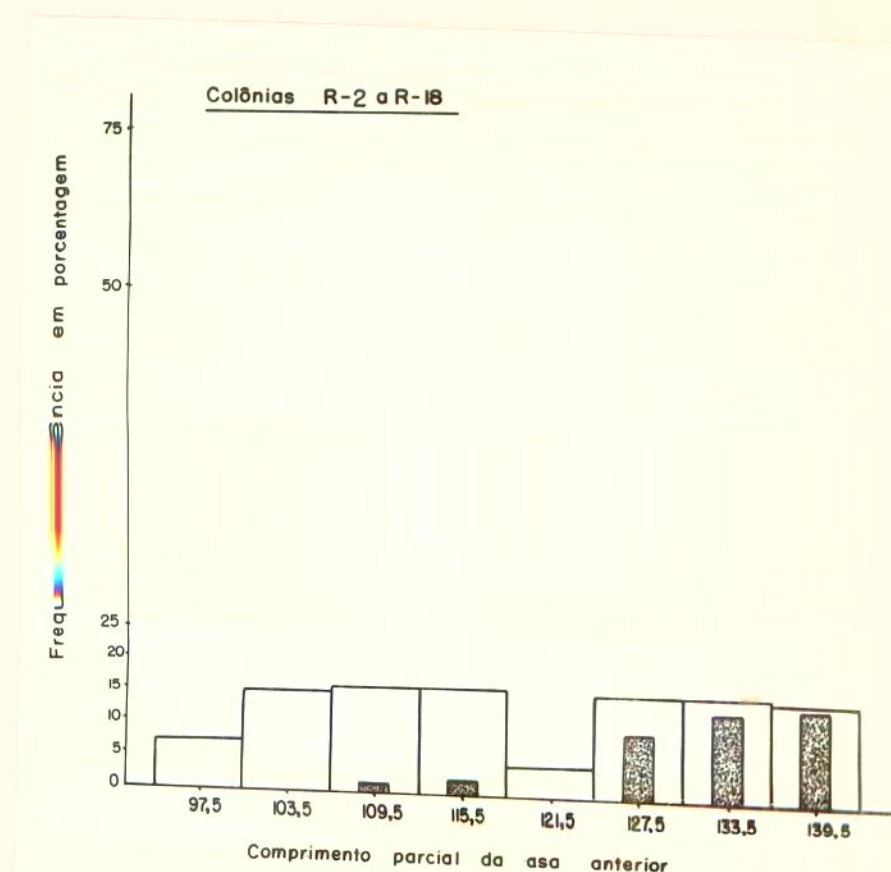


Figura 11. Número de fêmeas de uma série fundadora, distribuídas segundo as classes de tamanho. Notam-se alguma porcentagem de fêmeas fecundadas entre as fêmeas menores. O total de fecundadas foi de 37.2%, apenas.

Antes de abordar o tratamento da degenerescência, é conveniente recordar que cada um dos ovários compreende três ovários e, neste trabalho, em mais de 2500 dissecções, não foi notada qualquer variação nesse número de ovários; os ovários são do tipo meróístico-politrófico e semelhantes entre si; a degenerescência observada ocorreu no tubo ovariano ou vitellarium, que é a região onde se alinham os ovócitos, alternadamente com os grupos de células companheiras.

STRAMBI (1965), tratando da dinâmica ovariana em Polistes, apresentou avaliação quantitativa das principais variáveis do fenômeno e verificou que o ritmo de postura está sob controle comportamental; a diminuição ou aumento brusco de postura sob a ação de estímulos de ordem social - evolução normal do ninho ou efeito de grupo - foi explicada pela possibilidade de pressão de postura devido à eliminação de uma proporção variável por ovossorção. No caso das associações pleométricas para fundação de colônias, a ovossorção parece ser a regra geral de controle de postura, eliminando da estrutura social as primeiras poedeiras e conservando apenas uma. O fato foi lembrado por constituir uma possível explicação para a ocorrência de tanta degenerescência de ovários de fêmeas fecundadas nesta fase de desenvolvimento da colônia e para ganhar apoio para o enquadramento posterior dessas fêmeas em tabela a ser apresentada nas conclusões do trabalho.

A mesma situação de degenerescência com a emergência dos primeiros imagos foi encontrada nas colônias L₂, L₃, L₆ e L₉ das quais, porém, não se fazem necessários gráficos.

À medida que a colônia avança no seu desenvolvimento, com a emergência de novas crias, intensifica-se a ovossorção - os óvulos tornam-se, gradativamente, amarelos. Nisso são seguidos pelas células nutridoras; a degenerescência ocorre sempre a partir da base do vitellarium.

Quando a população se encontra ao redor de 25 indivíduos, restam apenas 2 ou 3 fêmeas fecundadas. Também as fêmeas estéreis, que se juntaram às fundadoras e apresentaram um certo desenvolvimento ovariano, sofrem degenerescência dos óvulos.

5*) As colônias maduras

Pouco mais tarde, com a colônia já ultrapassando 30 indivíduos, resta apenas uma fêmea fértil e com ovários desenvolvidos. Foi o que se verificou nas populações L₅ (com 32 fêmeas, sendo 2 fecundadas), L₈ (com 26 fêmeas, sendo 2 fecundadas), L₇ (com 53 fêmeas, sendo apenas 1 fecundada).

Desta forma, a colônia considerada madura caminha no sentido da haplometrose. A colônia madura é o equivalente da colônia em fase de expansão, usada por alguns autores.

Nesta fase do desenvolvimento da colônia, o número de indivíduos da população varia; algumas têm 40 a 50 fêmeas, outras 100 a 150, dependendo do sucesso inicial da colônia.

Como pode ser observado na tabela 4, para a população L₇ mais de 50% das fêmeas estéreis apresentam ovários desenvolvidos (D) ou com um desenvolvimento pouco notável (ID), ou ainda bem desenvolvidos (BD) e mais de 40% são fêmeas (P) estéreis sem ovário desenvolvido e corresponderiam à casta das operárias estéreis de RICHARDS & RICHARDS (1951). As fêmeas estéreis ID ou D corresponderiam à casta das intermediárias de RICHARDS & RICHARDS, ou às fêmeas de transição de PARDI. A fêmea estéril, BD, corresponderia à casta das operárias poedeiras. De fato, nas fases seguintes as operárias poedeiras estarão desempenhando seu papel na produção de machos.

TABELA 4

Número de fêmeas classificadas quanto ao desenvolvi-
mento do ovário em dois ninhos de P.versicolor.

Identifica- ção do ninho e nº de fêmeas	Desenvolvimento dos Ovários									
	ND		ID		D		BD		MD	
	V	C	V	C	V	C	V	C	V	C
L - 7 (53 fêmeas)	21	-	20	-	10	-	1	-	-	1
R - 43 (80 fêmeas)	38	-	26	1	7	1	2	-	2	3

V = espermoteca vazia; C = espermoteca cheia

ND = ovário não desenvolvido; ID = ovário com desenvol-
vimento inicial; D = ovário desenvolvido; BD = ovário bem desenvolvido;
MD = ovário muito desenvolvido.

Observando-se a tabela 4, da população R-43, 80 fê-
meas, notam-se 5 fecundadas, porém, uma só dessas 5 com ovários MD e
brancos, característicos da fêmea fértil poedeira e as outras 4 com |
degenerescência ovariana; 50% das fêmeas estéreis apresentam ovários
com desenvolvimento parcial, ID ou desenvolvidos, D, BD, ou MD; Estas
fêmeas estéreis com ovários parcialmente desenvolvidos ou desenvolvi-
dos, totalizando 50% da população, apresentaram reabsorção parcial ou
total dos óvulos, com exceção de uma única, que, certamente, seria a
"operária poederia", responsável pela produção de machos, na fase se-
guinte da colônia.

6º) As colônias na Fase Reprodutiva

Nos estudos de populações de insetos sociais, há mui-
ta possibilidade de erro quando se tenta enquadrá-las nos limites de
padrões pré-determinados. Na espécie apreciada, porém, onde a regra |
geral parece ser ausência de padrão, a chance de enquadramento é pequ-
na.

Assim, não se poderá prever, embora possa ser constatado, posteriormente, o tamanho a ser atingido por uma dada colônia, antes da fase reprodutiva.

Ao lado de colônia maduras com 30, 40 100, 200 indivíduos, foram encontradas colônias na fase reprodutiva, com número igual de indivíduos ou superior. Foram colocadas nas tabelas 5 e 6 as situações de algumas colônias em fase reprodutiva.

TABELA 5. Dados sôbre o desenvolvimento de oito colônias de Polistes versicolor.

Colônia	Células	Adultos		Pupas		Pré-pupas	Larvas	Ovos	Fêmeas fertilizadas
		Fêmeas	Machos	F	M				
R-31	195	24	18	0	42	0	72	81	14
R-37	382	13	23	0	68	0	35	0	10
R-39	458	32	1	0	113	0	121	224	4
R-54	700	156	43	34	64	0	103	5	0
R-56	380	38	58	0	91	23	131	0	5
R-61	870	396	19	183	45	25	128	0	116
R-116	612	22	86	0	168	0	225	93	0
R-121	?	169	0	152	0	0	247	0	29 (+)
TOTAL	3 597	850	249	369	591	48	1 062	403	178

F= fêmeas; M= machos; ?= ignorado

(+) Destas 29, havia 19 com ovários em franca degenerescência e, das 10 restantes, apenas 1 apresentava os ovários BD.

Cada um dos 840 machos fecunda, necessariamente, mais que uma das 1.219 fêmeas.

TABELA 6.

Número de fêmeas classificadas quanto ao desenvolvimento do ovário e fecundação em P.versicolor

Colônia	Desenvolvimento dos Ovários e Fertilização									
	ND		ID		D		BD		MD	
	V	C	V	C	V	C	V	C	V	C
R-31	4	0	5	6	1	6	0	1	0	1
R-37	1	0	1	4	1	5	0	0	0	1
R-39	18	0	8	0	1	0	0	0	1	4
R-54	100	0	52	0	3	0	0	0	1	0
R-56	17	0	14	0	1	3	0	2	1	0
R-61	126	1	145	62	9	48	0	1	0	4
R-116	21	0	0	0	0	0	0	0	1	0
R-121	103	5	33	3	4	16	0	4	0	1
TOTAL	390	6	258	75	20	78	0	8	4	11=850
%	45.9	0.7	30.4	8.8	2.4	9.2	0	0.9	0.5	1.3

ND = ovário não desenvolvido; ID= ovário com início de desenvolvimento; D= ovário desenvolvido; BD - ovário bem desenvolvido; MD - ovário muito desenvolvido.

V = espermateca vazia; C= espermateca cheia

NOTA: Como as fêmeas não fecundadas acompanham só esporadicamente as associações fundadoras, conclue-se que tôdas as fêmeas jovens (com desgaste 1 e 2) das colônias reprodutivas são 'rainhas' em potencial; neste caso, 141 da colônia R-54, 357 da R-61 e 150 da R-121.

Um rápido confronto dos dados tabelados em 5 e 6 leva à conclusão de que há uma diversidade muito grande quanto ao tamanho dos ninhos e populações considerados na mesma fase - reprodutiva.

As colônias R-31, R-37 e R-39 despertam a atenção, à primeira vista, pela produção de machos com o número de fêmeas ainda reduzido. Sabendo-se que a data de coleta dessas colônias foi o mês de janeiro, conclui-se que as mesmas poderiam ser consideradas em

duras, mas nunca reprodutivas. Constatou-se a ocorrência de 40% de fecundação das 69 fêmeas dessas colônias, sendo 34.5% entre as fêmeas idosas, com desgiste 3, 4 e 5 e, sendo 5.5% entre as fêmeas jovens. Há certa dificuldade para explicação da presença de machos nestas colônias. Concordando com a maioria dos autores, quanto à determinação do sexo masculino pela postura de ovos não fecundados por uma dada fêmea não fecundada, é o momento de apresentar algumas considerações a respeito.

MARCHAL (1896) registrou a presença de operárias | poedeiras em muitas colônias de Vespula. Vários pesquisadores confirmaram o fato, posteriormente. DELBURN (1948-1955) e PARDI (1941 - 1952) consideraram a ocorrência de células vazias como responsável | pelo desenvolvimento dos ovários em operárias de Polistes (operária é o termo amplamente empregado para fêmeas não fecundadas). O aumento do número de células vazias aumenta o desenvolvimento dos | ovários de operárias. Não foi explicado, porém, qual seria o fator responsável pela média de oviposição da rainha (termo amplamente usado para a fêmea fecundada, poedeira ou não) ou quais seriam os resultados da ocorrência de células vazias. MONTAGNER (in SPRADBERY l.c.) verificou que toda a produção de machos na colônia se deve à postura das operárias, desde que o suprimento de esperma da rainha seja exaurido. Entretanto, as fêmeas são produzidas até o fim do desenvolvimento da colônia, em Vespula, bem como nas espécies observadas neste trabalho. Espera-se, através da análise de várias populações reprodutivas, trazer alguma luz para o problema.

Na espécie em estudo, verificou-se que a produção de machos, somente em alguns casos, assinala o fim do desenvolvimento da colônia - conferindo com observações de MORIMOTO (1954) para P. chinensis antennalis. Em outros, a produção de fêmeas e machos no final é simultânea.

Voltando às colônias em fase reprodutiva considerem-se inicialmente a situação das colônias R-31, R-37 e R-39. Como foi afirmado, tais colônias foram coletadas no mês de janeiro, produzindo machos. No momento, essa produção só pode ser considerada anômala. | pois, regra geral, os machos aparecem no fim do outono e princípios do inverno. Faz-se, assim, necessária uma observação mais detalhada de tais populações. Verificou-se a presença de várias fêmeas férteis | poedeiras em cada colônia, mostrando ainda uma situação de pleometrose. Por outro lado, constatou-se a presença de uma fêmea não fecundada com ovários desenvolvidos em cada colônia, porém, com início da reabsorção dos óvulos. Como será visto logo a seguir, a presença de fêmeas estéreis poedeiras em colônias sem fêmea fértil poedeira, determina a produção de machos.

Como estas três colônias, foram encontradas várias outras e há que se perguntar de sua razão. Revisando os trabalhos de PARDI (1942-46-47-48), encontra-se a demonstração de que se forma entre as fundadoras de uma colônia, uma hierarquia de dominância linear, e que há correlação entre a ordem de dominância e o desenvolvimento dos ovários - as dominantes têm ovários maiores, subordinando a imediatamente menos reprodutiva-; e, revisando o trabalho de WEST (1967) sobre hierarquia de dominância e evolução do comportamento social, pode-se elaborar uma resposta. Em resumo, West concluiu que as relações de dominância desempenham papéis sociais (reprodutivos) num sentido tal que dominantes e subordinadas levam vantagens, falando-se de associações fundadoras de colônias. No caso das três colônias em discussão, ocorreu, por uma razão qualquer, a perda de dominância por parte das fêmeas férteis - presentes ainda - de tal sorte a possibilitar a superioridade da fêmea estéril; a presença de poucas fêmeas novas, nascidas na colônia, sugere, inclusive, a possibilidade de não ter sido estabelecida uma dominância real por parte de uma só fêmea fértil.

A colônia R-54 representa as colônias reprodutivas na sua fase final, já produzindo machos, sem que tivesse terminado a produção de fêmeas. Observando-se as tabelas 5 e 6, verifica-se que nenhuma fêmea fecundada foi encontrada; a presença de ovos foi, praticamente, nula; as larvas presentes representam o sexo masculino - por isso usadas, mais tarde, no estudo das formas jovens -; as pupas - eram de ambos os sexos, acusando a recente ausência de fêmea fértil poedeira. Pela figura 4, nota-se a disposição das formas jovens da população final. As pupas masculinas ocupam as células operculadas de posição mais inferior no ninho. 88% das 156 fêmeas adultas da colônia R-54 não apresentaram qualquer desgaste das asas; isso significa que são fêmeas novas a desincumbir, pouco mais tarde, a tarefa de fundadoras. É de notar-se também, na Tabela 6, o fato de um terço das fêmeas apresentarem um certo desenvolvimento dos ovaríolos; seria o lote a ser fecundado posteriormente? De qualquer forma, é uma situação encontrada comumente, onde a produção de fêmeas e machos no final do ciclo da colônia é quase concomitante; quase, porque, certamente, não há mais larvas de fêmeas, embora ainda haja pupas femininas. Entretanto, há pupas masculinas já, e as larvas presentes no ninho são masculinas como será visto no estudo de populações jovens. Não há qualquer desintegração aparente da colônia. Há uma fêmea poedeira não fecundada, e o ninho é normal, com as pupas chegando a bom termo e as larvas bem alimentadas. Parece ser normal ou ser a regra geral, a dominância de uma fêmea estéril nessa fase da colônia.

Colônia R-56. coletada em abril de 1963; apresentou uma interessante situação. A população de fêmeas adultas foi de 38 | indivíduos apenas e a masculina de 58 indivíduos; as cinco fêmeas com ovários desenvolvidos (ver Tabela 6) não apresentaram qualquer desgaste das asas, sendo, portanto, fêmeas férteis muito jovens que não se tornaram dominantes. Foi encontrada uma fêmea poedeira estéril e constatada a existência de pupas do sexo masculino, apenas. D'onde | se conclui que essa colônia estava na fase reprodutiva exclusivamente de machos. Pela proximidade do fim da estação reprodutiva e, ainda, pela ausência de ovos nas células, conclui-se, também, que essa colônia não produziria outras fêmeas para o ciclo seguinte, bem como não as havia produzido ainda. A suposição feita, baseada nesses dados, é sobre a possibilidade de uma certa "especialização" ou "potencialidade" de produção exclusiva de uma forma reprodutiva - no caso, de machos. PARDI (in Richards, 1953) verificou que isso acontecia também, porém, quando não havia fêmeas fecundadas presentes no ninho. O mesmo foi encontrado por DELEURANCE (in Richards, 1953).

Os machos desta colônia não são maiores que os da colônia seguinte, R-61, quer no tamanho relativo ao comprimento parcial da asa anterior, quer em relação ao pêsso seco. De qualquer forma, porém, os machos ocupam sempre posição inferior à média numa escala, onde as fêmeas ocupam a metade superior à média.

Colônia R-61. Coletada em 8 de maio de 1963. A maior colônia da espécie, cujo ninho apresentou 870 células, e cuja população adulta era composta por 396 fêmeas e 19 machos. A população jovem continha 228 pupas, sendo 183 femininas e 45 masculinas, 25 pré-pupas e 128 larvas. A ausência de ovos e as 490 células vazias além da época do ano, provam que esta colônia atingira o máximo de sua produção. Os dados referentes ao grau de desenvolvimento dos ovários e fecundação podem ser vistos na Tabela 5. Uma colônia que atingiu seu desenvolvimento máximo e contém pupas de macho e fêmea, simultaneamente, | não pode, como no caso anterior, (colônia R-56), ser designada como macho produtora. Não contendo apenas pupas femininas, como outras colônias (das quais analisar-se-á uma, a R-121), não pode ser designada como fêmeo-produtora. Assim, será designada como macho-fêmeo-produtora. A importância dos tipos de colônias produtivas, em relação às formas sexuais produzidas, será tratamento posterior. A disposição da população e localização dos ninhos podem ser observados na Figura 12 | (a, b e c)

Figuras 12 - Ninho R-61 de P.versicolor

Figura 12a. Vista da face anterior do ninho R-61, fotografada à noite. Nota-se a concentração da população, principalmente, na porção superior. Na porção inferior nota-se a região de pupas.



Figura 12 b.- Vista da face posterior do mesmo ninho, em fotografia colhida à noite. Também se observa a concentração na porção superior do ninho.

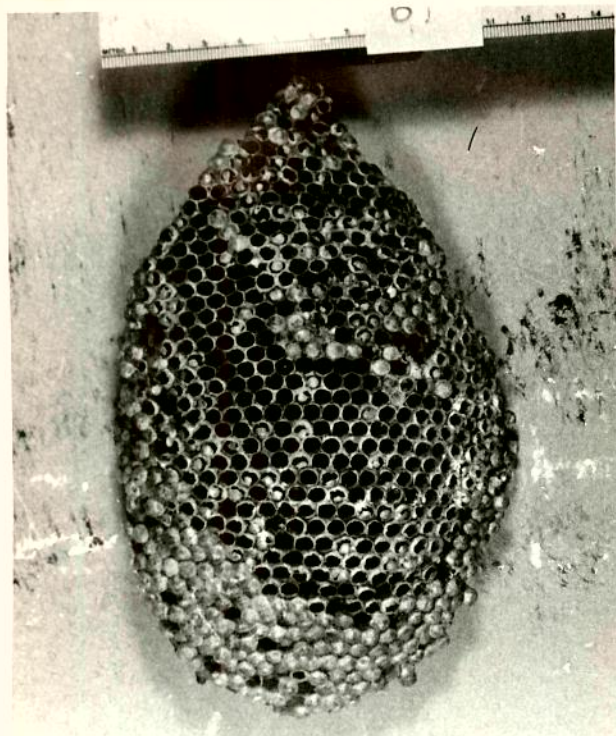


Figura 12c. Vista do mesmo ninho, R-61, em fotografia colhida após a retirada do ninho e coleta dos habitantes adultos. Nota-se que grande parte das células está desoperculada. As células operculadas, ainda, ocorrem na porção inferior do ninho e continham, notadamente pupas de macho.

Colônia R-116. Coletada em abril de 1965.

Ninho bastante grande - 612 células - com população feminina de apenas 22 indivíduos e, a masculina com 86. Ausência absoluta de qualquer forma fecundada e presença de pupas apenas do sexo masculino. Somando-se o fato de haver apenas uma fêmea estéril com ovários desenvolvidos e a presença de 176 larvas e 107 ovos - formas jovens de machos - a colônia é tipicamente macho-produtora. A situação encontrada registra-se nas Tabelas 5 e 6. Em termos de estruturação social, a explicação será clara se baseada nas considerações de PARDI e WEST, já citados. É uma estruturação simples, na qual a fundação da colônia deve ter-se dado por fêmeas fertilizadas, sem manifestação de dominância, e cuja dominância foi assumida por fêmea estéril, então com ovários desenvolvidos. Comparando-se este tipo de colônia macho-produtora com outras colônias onde há a presença de uma ou mais fêmeas fecundadas, verifica-se que as colônias macho-produtoras não apresentam fêmeas com ovários em em todos os graus de desenvolvimento nem taxa elevada de fecundação. Contrariamente, porém, a posição da fêmea estéril podeira é de isolamento, numa representação gráfica como a do gráfico representado na Figura 13, para a colônia R-116.

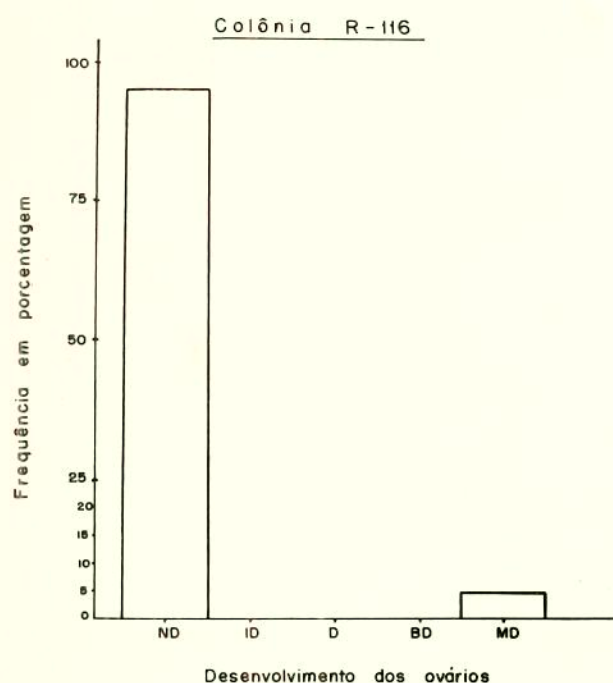


Figura 13. Mostra o número de fêmeas classificadas segundo o grau de desenvolvimento dos ovários da colônia R-116. Observa-se ausência total de qualquer fêmea fecundada. ND=ovário não desenvolvido. ID= ovário com início de desenvolvimento; D= ovário desenvolvido; BD= ovário bem desenvolvido; MD= ovário muito desenvolvido.

Tôdas as fêmeas da colônia, menos duas, foram consideradas velhas, pelo desgaste elevado de suas asas; pelo excessivo trabalho na alimentação da cria de suas sobrinhas, desgastaram-se logo. Deve-se também tomar como apêio às ideias de PARDI (1941-52) e DELEURANCE (1948-55), já citados, o fato de que nenhuma das fêmeas presentes neste ninho, com exceção da fêmea dominante, apresentou qualquer desenvolvimento dos ovários, talvez por causa da estafa em alimentar as larvas da irmã poedeira. É difícil dizer se o que levou uma só das fêmeas estéreis a desenvolver seus ovários e ocupar a dominância da colônia foram as células vazias resultantes da ausência de fêmea poedeira fecundada, como crêem os autores citados, ou se esse desenvolvimento e dominância resultaram da ausência de dominância por parte de uma outra fêmea. A colônia aparentava uma atividade normal e, absolutamente, poderia ser considerada em vias de desintegração; pelo menos, é o que se deduz do grande número de larvas e ovos presentes.

Colônia R-121. Coletada em abril de 1965. Ninho grande, com mais de 500 células, não mapeado. Apresentando um elevado número de fêmeas, 169, e nenhum macho, mesmo entre a população jovem, pois havia 152 pupas do sexo feminino. Não apresentando fêmea não fecundada poedeira, não havendo pupas do sexo masculino e, considerando-se a proximidade do fim do ciclo - outras já estavam produzindo machos na mesma época-, conclui-se que a colônia não produziria machos, sendo, pois, uma colônia fêmeo-produtora. Analizando as disseções, constata-se que, das 10 fêmeas fecundadas, sem degenerescência, 7 não apresentavam os ovários desenvolvidos, ainda. Como não há machos na colônia e como todas as fêmeas são muito jovens, conclui-se também, que a fecundação foi executada por machos de outras colônias. Nos ninhos onde existe fêmea estéril poedeira realizando a oviposição, não ocorrem as degenerescências e os variados graus de desenvolvimento dos ovários, nessa aparente desordem. A situação geral da colônia, após a disseção, pode ser resumida assim:

29 Fêmeas Fecundadas					140 Fêmeas Não-Fecundadas				
19 com Degenerescência					Desenvolvimento				
MD	BD	D	ID	ND	MD	BD	D	ID	ND
=	4	14	1	-	-	-	4	33	103
10 sem Degenerescência					Desgaste				
MD	BD	D	ID	ND	1	2	3	4	5
1	-	2	2	5	115	6	8	5	5

7º) Ausência de Fêmeas Férteis nas Colônias ou,

Presença de Fêmeas Estéreis, pois, assim, ficaria melhor pôsto.

Quando foi constatada a ausência de fêmeas férteis poedeiras nas colônias, também o foi a presença de fêmeas estéreis poedeiras. Faz-se necessário considerar a tão discutida ordem de dominância, em primeiro lugar e, em segundo, o padrão de organização social das colônias de Polistes, para um possível entendimento desta situação. Assim, um pouco marginalizadas em relação à colocação do título serão levantadas algumas considerações sobre as tais necessidades

YOSHIKAWA (1963) distinguiu a ordem de dominância | entre fêmeas fertilizadas, entre a fêmea fundadora e operárias e en- | tre operárias. Suas observações sobre P. fidwigae coincidem com as | observações de PARDI sobre P. gallicus, com as diferenças que podem | ser atribuídas ao tipo de vida - háplometrose e pleometrose. Verifi- | cou que entre as fêmeas fertilizadas em um ninho poligínico que não | produziu quaisquer operárias, a fêmea original é a mais dominante, | submetendo as fêmeas associadas. Entre as fêmeas fecundadas e suas | operárias, a iniciadora é, sem dúvida, mais dominante e, entre as | operárias, a ordem de dominância é determinada pela ordem de eclosão | (YOSHIKAWA, 1963).

A ordem de dominância é um dos principais constituintes da sociedade de animais, sem a qual a organização social não pode ser mantida.

YOSHIKAWA (1963), analisando a organização social de Polistes afirma que "para uma massa não-organizada para a qual não é necessário tomar em consideração a individualidade dos membros, seriam aplicáveis as teorias de Umesão e Morishita com crédito universal; mas, para uma massa organizada, tal como uma colônia de Polistes, com individualidade diversificada, não há ainda qualquer teoria aplicável, tratando o problema matematicamente".. Desenvolveu então um método pa- | ra estudar os comportamentos de indivíduos discriminados na colônia e | concluiu que "os indivíduos, quando discriminados, apresentam um con- | siderável grau de interferência entre eles devido à divisão de traba- | lho e à ordem de dominância. Esse fato indica limitação de aplicabili- | dade do método estatístico para a análise de uma massa organizada de | indivíduos".

RICHARDS (1953) considerando as sociedades de vespas, lembrou o comportamento de P. gallicus em algumas regiões por onde se distribui, do norte da Alemanha aos oasis do Sahara. HELDMANN (in RICHARDS) constatou que um ninho podia ser fundado por duas ou três rainhas. Inicialmente, todas tinham incumbências iguais e, à medida que o tempo passava, uma permanencia mais no ninho e as outras iam deixando de depositar ovos e dedicavam-se ao provisionamento. No norte da Itália, PARDI (in RICHARDS l.c.) verificou que todas as colônias eram fundadas por três ou quatro rainhas e, por um processo de "terrorization", uma só tornava-se a rainha. Depois, cada rainha-operária, chamada por ele de auxiliar, tinha uma ordem de presença na colônia; seus ovários degeneravam ou porque trabalhavam demais ou porque se alimentavam mal, ou ainda, porque a rainha não permitia sua postura. No Sahara, WEYRAUCH (in RICHARDS, l.c.) constatou que a espécie fundava colônias | por enxameação, e a rainha era jovem e fecundada e não, a velha mãe, | como na abelha de mel.

Afirmou, também, que havia necessidade de muito estudo a respeito. Assim, com as diferenças de organização de P. gallicus, RICHARDS procurou explicar a origem do comportamento social, dizendo que quando uma só fêmea põe ovos, os filhos serão mais protegidos e cuidados, porque a auxiliar ou operária é uma poedeira a menos e uma nutridora e caçadora a mais. O número maior ou menor de rainhas sacrificadas, para obter mais nutridoras em seu lugar, é determinado pelas colônias. Assim, no Norte, onde o clima é o maior obstáculo a sobrepujar, predomina a multiplicação direta. À medida que o clima se torna suave, e os inimigos aumentam, são sacrificados até dois terços do efetivo total de rainhas, de forma que os ninhos são fundados com segurança. Continuando, RICHARDS afirma que, na América do Sul, enxames inteiros de Polistes parecem hibernar juntos. A enxameação arrebatada boa parte da multiplicação direta, porque toda operária veio de uma célula que teria produzido uma rainha. No fim da estação, 100 células produzirão 10 rainhas, 10 machos e 80 operárias; os machos fecundarão as rainhas e morrerão; serão produzidos, 10 enxames de 1 rainha e 8 operárias. Por outro lado, se não houver enxameação, serão produzidos meia centena de machos e rainhas, levando, virtualmente, a seis vezes mais colônias novas. Termina afirmando que "a única conclusão possível parece ser que a enxameação é vantajosa porque a colônia está protegida, a todo momento, por um certo número de operárias".

Tratando, ainda, da organização social, pergunta, Richards: "1º) qual é a vantagem de haver uma casta operária, do ponto de vista da evolução? 2º) qual é o mecanismo que rege, atualmente, a produção (o nascimento) de operárias?". As questões que se colocam nesta altura das presentes considerações são as seguintes: Existe esta operária diferenciada entre as populações das colônias de Polistes versicolor? Em que proporção aparece? Qual é sua participação na dinâmica da colônia?

A organização social tende a degenerar na ausência da rainha, com numerosas operárias depositando até mais que um ovo por célula. Essa é uma afirmação corrente entre os estudiosos das vespas. Pergunta-se, aqui, se ocorreria, realmente, essa degeneração da organização social, em todas as colônias ou, se a afirmativa é válida, para a espécie em questão.

Analisando as populações jovens e adultas de algumas colônias reprodutivas, constatou-se a ausência de fêmea fecundada poedeira (rainha, como considerada por DELEURANCE, RICHARDS, YOSHIKAWA, etc) e a presença de fêmeas poedeira não fecundada (operária). No entanto, a estruturação social parece estar melhor definida; pelo menos, é o que se conclui das dezenas de disseções realizadas, pois, não há fêmeas intermediárias nessas colônias, como se observa na Figu-

ra 13 da colônia R-116. Nessa colônia as fêmeas são, verdadeiramente operárias, não fecundadas e com ovários não desenvolvidos e, apenas a poedeira apresenta os ovários desenvolvidos.

Como a técnica de obtenção dos dados sobre os quais assentam os argumentos do trabalho é a análise da população toda de uma colônia, através de disseções e medidas de peso e comprimento, as conclusões resultantes são seguras, pelo menos para cada colônia.

Desta forma, há que se considerar a produção de machos ou atividade reprodutora de fêmeas não fecundadas em duas diferentes situações: a) colônias macho-produtoras; b) colônias macho-fêmeo-produtoras. Isto sugere que as colônias macho-produtoras sejam colônias especializadas com potencialidade para resolver um problema sério na organização, da sociedade de vespas e no desenvolvimento do grupo: as colônias fêmeo produtoras, cujas fêmeas fecundadas são, de tal forma, dominantes a impossibilitar a atividade produtora de fêmeas não fertilizadas. Levando-se em conta o grau de diversificação de atividade social na colônia pelo desenvolvimento dos ovários, poderá esclarecer-se, de vez, a ocorrência de desintegração social da colônia pela ausência da rainha ou, se pelo contrário, o arranjo social é até mais acentuado, ou, pelo menos, se o arranjo é mais acentuado na ausência de fêmea fecundada poedeira dominante, do que na presença de fêmea fecundada pouco dominante ou, mesmo, não dominante.

Tomando como exemplo as colônias na fase reprodutiva, já apresentadas, convém recordar a discussão desenvolvida nas considerações feitas sobre a colônia R-116. Conforme foi discutido, fica estabelecida uma estruturação para as colônias macho-produtoras, na qual as fêmeas não-dominantes não desenvolvem os ovários, dedicando-se à tarefa exclusiva de cuidar das crias.

8a) Fecundação das Futuras Fundadoras

É conhecido o fato de que as fêmeas de uma colônia são fecundadas pelos machos da mesma colônia e que também machos de outras colônias podem intervir. Na espécie em estudo, verificou-se que 97% das fêmeas fundadoras são fecundadas. Quando ocorre a fecundação? Não foram feitas observações, na natureza; no entretanto, a presença de fêmeas jovens fertilizadas nas colônias velhas, mostra que as fêmeas continuam no ninho materno após a fecundação. E a presença de fêmeas jovens fecundadas, em populações finais exclusivamente femininas, como é o caso da colônia R-121, mostra que os machos de uma colônia podem fecundar fêmeas de outra colônia.

As colônias produtoras de fêmeas e machos apresentaram um terço das fêmeas jovens já fecundadas, mas não se sabe por quais machos. Também foi registrada a presença de machos em uma colônia no início de seu desenvolvimento quando se produziram as primeiras fêmeas. Por que?

Nos gráficos das populações fundadoras é possível notar que as fêmeas fecundadas são as maiores (Figura 7). Mesmo quando uma população fundadora é de fêmeas relativamente pequenas, a fecundação ocorre entre as maiores delas. Aliás a constatação parece óbvia, porque as fêmeas de fim de ciclo são maiores que as do início, e o acasalamento ocorre na fase final (com as fêmeas recentemente produzidas).

92) Colônia-mãe e a Dependência das Fundadoras

O fato foi citado ao tratar-se das colônias iniciais (veja página 28).

Os movimentos de fundação de colônias, verificadas para a espécie em estudo, mostraram que ocorrem dois fenômenos: ou as fundadoras mantêm-se ligadas ao ninho materno, construindo próximo a ele, ou, as fundadoras mantêm-se num agrupamento da população do ninho materno. Neste segundo caso, ocorreria o que se tem chamado de hibernação e foi pouco registrado no início deste trabalho. Nessa época, tais agrupamentos eram observados próximos à colônia-mãe, nunca distanciando-se mais que 6 ou 7 metros. Futuramente, tais agrupamentos merecerão maiores cuidados. Por ora, deve-se registrar a ocorrência de um desses agrupamentos identificado como população R-117, composta de 44 fêmeas e 3 machos (agrupados em torno de um pequeno ninho de 5 células); as fêmeas eram todas grandes e a fecundação era de 50 % das fêmeas.

O fenômeno de ligação das fundadoras com o ninho materno, bem como o fenômeno de interação entre as fêmeas fundadoras será de bastante importância nas considerações sobre outras espécies de Polistes, onde existe uma estrutura social com interação dos indivíduos, não apenas na fase de fundação das colônias, mas durante todo o desenrolar do ciclo, como será visto, mais tarde, em P. carnifex e P. aterrimus.

102) As Formas Jovens Durante os Ciclos das Colônias.

O número de estágios larvais em vespas do gênero Polybia foi determinado por TELLES (1965)+ como sendo cinco; CUMBER (1951) registrou quatro estágios para Polistes humilis (Fabr.), uma vespa australiana.

Usando, como TELLES, a largura da cabeça - medida pela maior distância entre os olhos - como índice de tamanho, foi determinado o número de fases larvais da espécie e as diferenças de tamanho entre as larvas, pré-pupas, pupas e adultos de um grande número de colônias. Os resultados foram colocados em gráficos, através da frequência absoluta por classe de tamanho considerada. Os resultados representam dados de colônias macho-produtoras, fêmeo-produtoras, macho-fêmeo-produtoras, bem como de colônias iniciais, verificando-se as diferenças de tamanho dos indivíduos do mesmo sexo quando produzidos por colônias em fases diferentes de desenvolvimento. Algumas das colônias figuram na Tabela 7, que mostra a distribuição das populações jovens.

+ NOTA - M. Madalena da Costa Telles foi estagiária do Departamento de Zoologia da F.F.C.L. de Rio Claro, em 1965, quando iniciou seus trabalhos com vespas do gênero Polybia, ainda não publicados. Atualmente, é bolsista do C.N.Pq, trabalhando com formigas do gênero Eciton

TABELA 7.

Dados numéricos sobre a população de 40 colônias de Polistes versicolor, coletados no município de Rio Claro

Colônias	Número de Adultos		Número de formas jovens				
	Fêmeas	Machos	Ovos	Larvas	Pré Pupas	Pupas	
						Femin.	Mascul.
R-63. R-110	132	0	227	119	0	0	0
L-1...L-12	217	0	491	693	0	137	0
R- 54	156	43	5	103	0	34	64
R- 56	38	58	0	131	23	0	91
R- 61	396	19	0	128	25	183	45
R-116	22	86	93	225	0	0	168
R-121	169	0	0	247	0	152	0
L -5	32	0	80	111	0	15	0
TOTAL (40 col.)	1 162	206	896	1 757	48	521	362
Média de fêmeas por macho	5.64	1				1.52	1

R-63.....R-110= 26 colônias

L- 1.....L-12 = 8 colônias

As medidas foram obtidas em lupa Wild-M4, usando-se ocular micrométrica; foram transformadas em milímetros e os gráficos desta situação registram as classes de tamanho, em frequência absoluta.

Os resultados similares de tantas colônias em fases diferentes de desenvolvimento indicam claramente 5 picos que correspondem a cinco estágios larvais. As figuras seguintes mostram a distribuição gráfica das populações jovens.

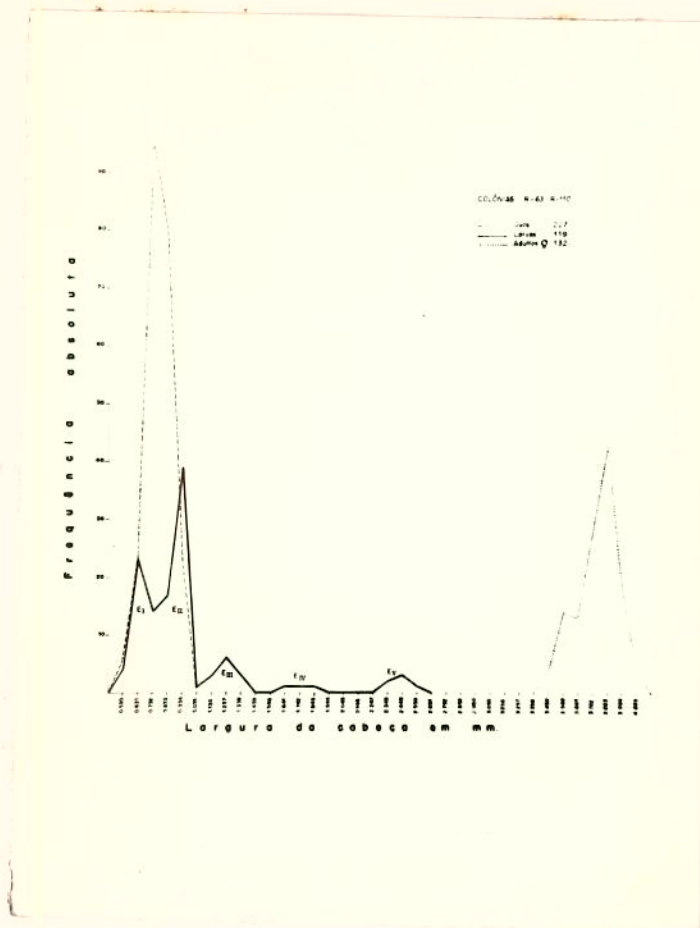


Figura 15. Largura da cabeça das formas jovens e adultos das colônias L-1 a L-12.

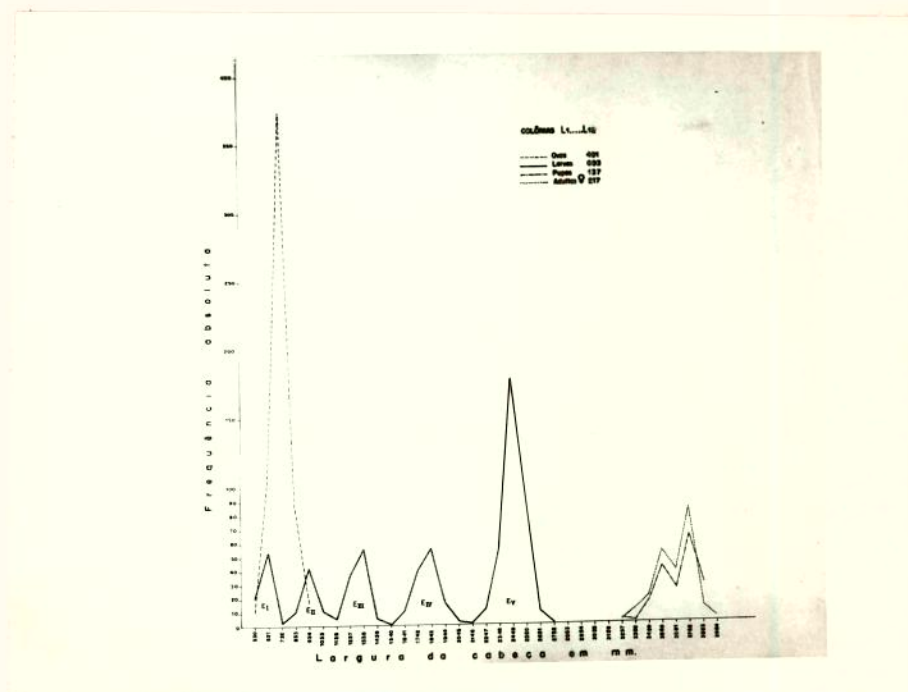


Figura 15. As colônias L-1 ... L-12, representadas no gráfico desta figura, foram consideradas maduras no desenrolar das discussões, pois, já superaram a fase de fundação, produzindo as primeiras filhas, e estão numa fase de plena expansão. Vê-se que a fase de ovo é bastante acumulada ainda e, igualmente, o Estágio-V é acumulado; as pupas e os adultos estão aparecendo em uma curva descontínua, embora com dois picos semelhantes, como que separada em dois tamanhos principais, diferentemente da figura anterior onde os adultos eram produzidos no fim do ciclo e se tornaram fundadores, posteriormente.

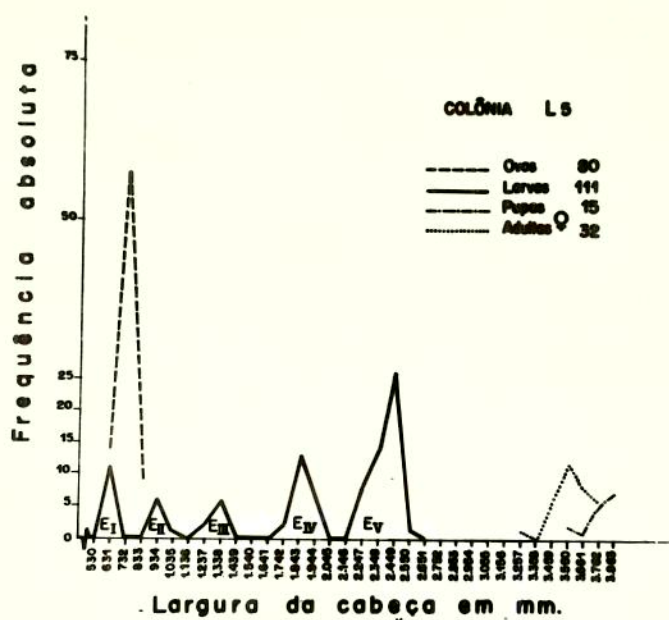


Figura 16. largura da cabeça das formas de L-5.

Figura 16. O gráfico desta figura representa uma só colônia das agrupadas na Figura 15, mostrando a mesma distinção de estágios larvais, o mesmo acúmulo de ovos e de E-V; ilustra como foi desnecessário usar um número maior de colônias. Os dados são da colônia L-5.

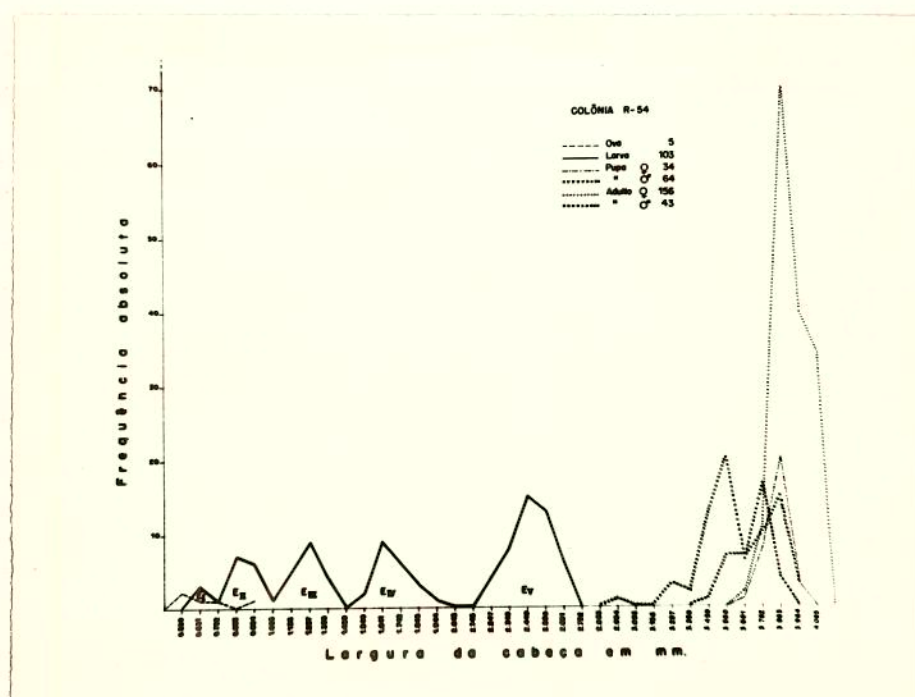


Figura 17. Largura da cabeça dos habitantes da colônia R-54.

Figura 17. O gráfico representa uma colônia produtora de fêmeas e machos, na fase finalíssima de seu desenvolvimento, - produção de machos. Nota-se a quase ausência de ovos e um aumento progressivo no número de indivíduos por estágio, a partir de E-I. As pupas apresentam-se em três tamanhos: dois, nitidamente diferentes para as pupas masculinas e outro para as pupas femininas

O salto de larva para pupa é sempre o de maior intervalo, mostrando um grande crescimento durante o mesmo. Notar o grande intervalo entre o E-V e a população feminina - no caso, pupas e adultos; isso se deve, provavelmente, à ausência de rainha na colônia e, portanto, essas larvas devem ser masculinas. A colônia representada foi a R-54.

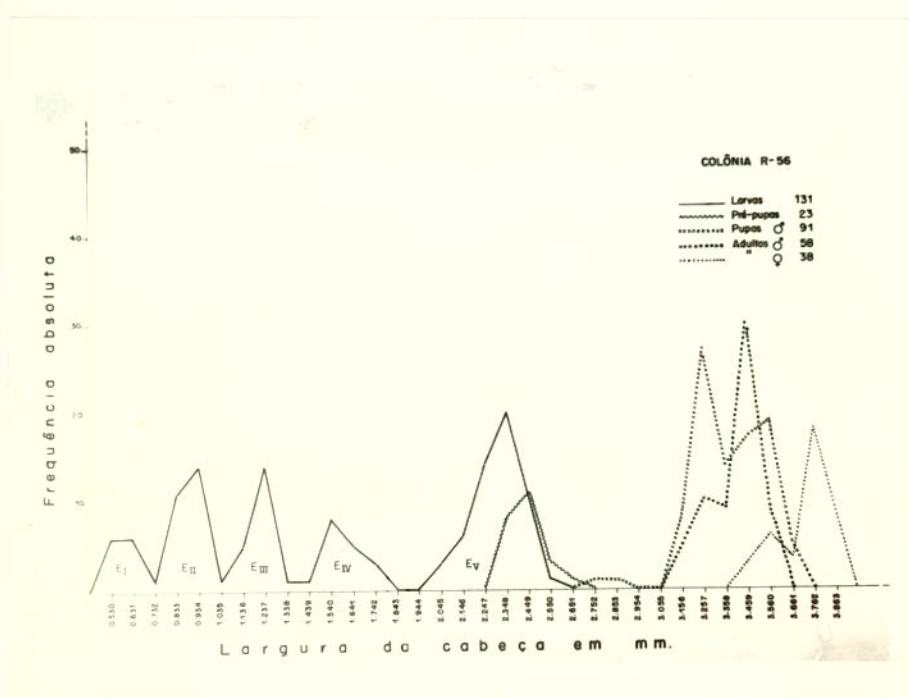


Figura 18. Largura da cabeça das formas jovens e adultas da colônia R-56

Figura 18. A situação é, praticamente, a da figura anterior, mostrando os cinco estágios larvais distintos e as pupas, todas masculinas, em curva descontínua. Tanto as pupas como os adultos de R-56, do sexo masculino, são menores nesta colônia que é macho-produtora.

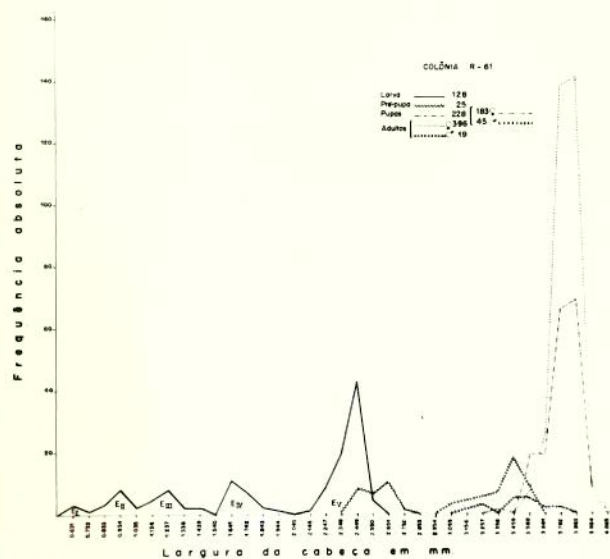


Figura 19. Representa um gráfico da colônia R-61, em fase final de desenvolvimento, produzindo fêmeas e machos conjuntamente. A representação gráfica não indica diferença aparente entre as curvas, salvo quanto à curva de pupas masculinas que na colônia macho produtora, R-56, apresentava descontinuidade, mostrando dois tamanhos diferentes de machos.

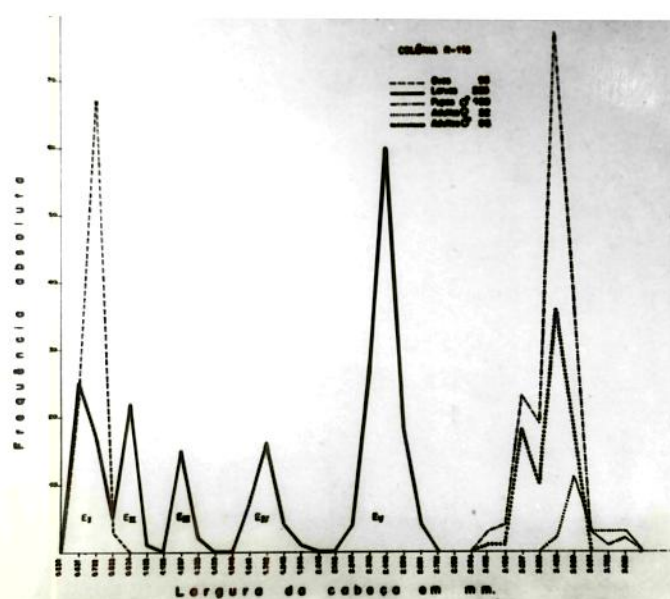


Figura 20. A colônia R-116, considerada como macho-produtora, é a seguinte. Observa-se a mesma situação de 5 estágios larvais. Há um acúmulo da fase-ôvo, do E-V e das pupas. Nota-se que o intervalo entre as larvas do E-V e as pupas - todas do sexo masculino - é um tanto maior que o das populações produtoras de fêmeas também (co-

mo R-61 e R-121). Persiste, uma vez mais, a curva descontínua, quer para as pupas de macho, quer para os machos adultos. A colônia não apresenta rainha, sabendo-se, pois, que suas larvas darão machos.

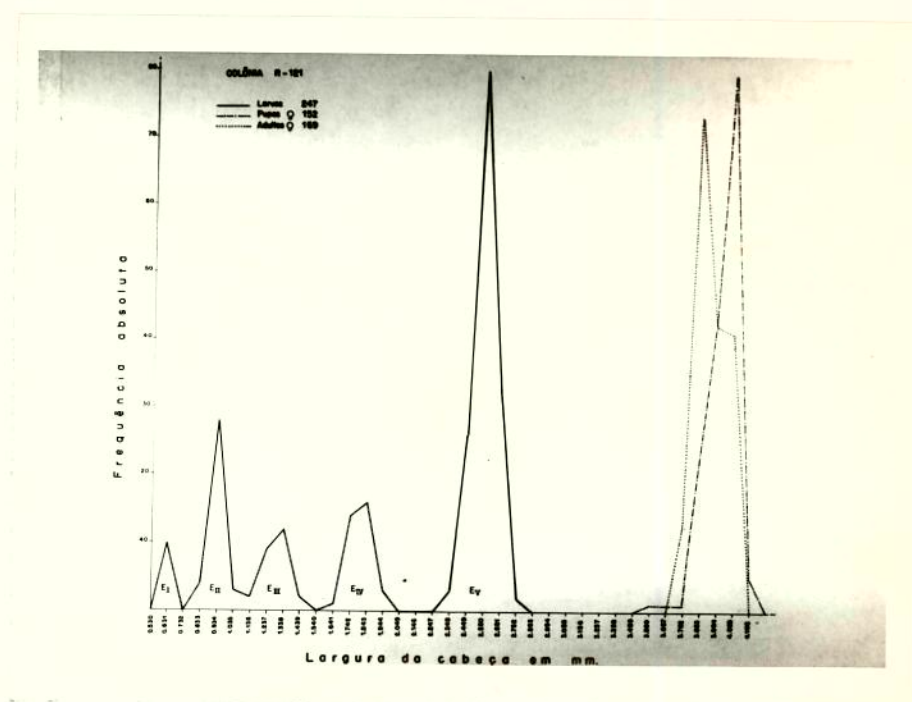


Figura 21. A colônia R-121 ilustra a situação de uma colônia fêmea produtora. É uma população final, como se nota pela ausência de ovos e pelo acúmulo de larvas do E-V. Notar o intervalo entre as larvas do E-V e as pupas e adultos (tôdas do sexo feminino). A categoria de fêmeas adultas na fase final do ciclo reprodutivo é bem marcada. Isso significaria que a casta das fundadoras é produzida especialmente, separada, em alguns casos.

Concluindo, pode-se estabelecer em cinco o número de estágios larvais para Polistes versicolor. As colônias iniciais têm um acúmulo de formas jovens dos primeiros estágios - ovos e larvas do E-I; à medida que a colônia avança em seu desenvolvimento, acumulam-se formas jovens finais - larvas do E-V e pupas; os machos jovens e adultos ocorrem com dois tamanhos distintos; as fêmeas de fim de ciclo e fundadoras futuras são, na maioria, um pouco maiores que as iniciais e de médio ciclo.

119) Outros Dados sobre a Espécie

Raramente, foi encontrado algum indivíduo ou ninho parasitado. De fato, em mais de 2.000 indivíduos dissecados, entre fêmeas e machos, apenas 10 estavam parasitados por larvas ou pupas de Xenos sp. (STREPSIPTERA- Stylopidae).

Como um problema interessante abordado por BODENHEIMER (1937) e por informações de DIAS (1964-68) é a posição dos machos na colônia, relativamente à posição das fêmeas férteis e estéreis, essas posições foram registradas em gráficos de tamanho, primeiramente, Figura 22; levando-se em conta o comprimento parcial da asa anterior e, a seguir, Figura 23, de acordo com o peso seco da carcaça e, também, de acordo com a largura da cabeça, Figura 24, baseados nas Tabelas 8, 9 e 10, respectivamente.

TABELA 8.- Número de fêmeas e de machos adultos ordenados segundo o comprimento da asa anterior em P.versicolor.

Colônias	Comprimento Parcial da Asa Anterior (+)							
	97.5	103.5	109.5	115.5	121.5	127.5	133.5	139.5
	Número de Fêmeas Adultas							
R-54				2	8	44	80	22
R-56		1	5	9	14	8	1	
R-61		1		17	87	203	86	2
R-116			2	5	10	4	1	
R-121				4	18	64	71	12
R-117					7	20	14	3
TOTAL	0	2	7	37	144	343	253	39
	Número de Machos Adultos							
R-56	11	28	17	2				
R-61	4		8	7				
R-31	2	2	5	9			1	
R-37		4	7	2				
TOTAL	17	34	37	20	0	0	0	0

(+) Entende-se por comprimento parcial da asa anterior a distância compreendida entre os ângulos mais distantes das células radial e la discoidal, representada na Figura 3.-

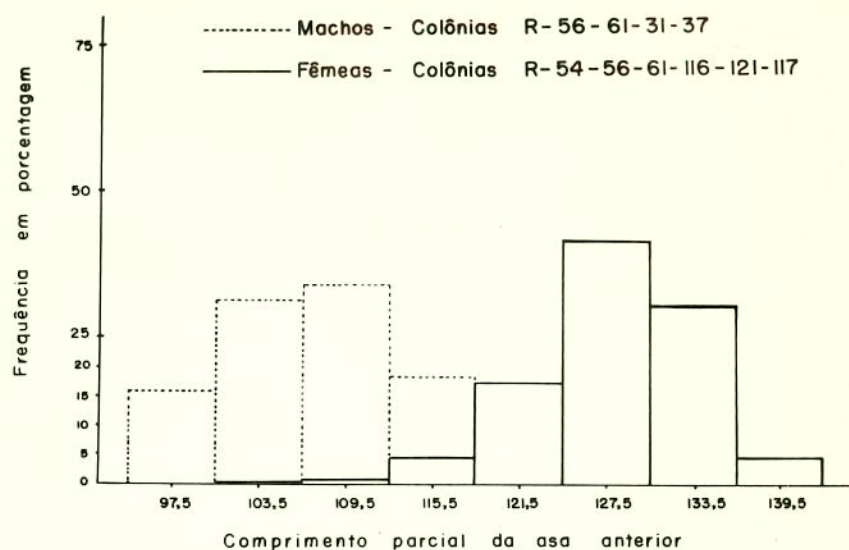


Figura 22.- Representa a posição relativa de machos e fêmeas de Polistes versicolor, de acordo com o tamanho representado pelo comprimento da asa. O gráfico baseou-se nos dados da Tabela 8.

TABELA 9.

Pêso sêco da carcaça de fêmeas e machos adultos de Polistes versicolor. (+)

	Pêso Sêco em mg.							
	9	13	17	21	25	29	33	37
	Fêmeas Adultas							
R- 54			11	19	50	67	9	
R- 56		7	15	10	6			
R- 61		6	42	66	106	157	19	
R-116		1	15	6				
R-121			11	63	54	34	6	1
R-117				3	9	17	12	3
TOTAL	0	14	94	170	225	275	46	4
Machos Adultos								
R-56	11	28	17	2				
R-61	4		8	7				
R-54		5	19	12	7			
R-116	9	43	34					
TOTAL	24	76	78	21	7	0	0	0

(+) - O pêso sêco da carcaça foi tomado após retirada do abdomen e asas direitas, ou seja, corresponde x ao pêso da cabeça e tórax (inclusive patas e asas esquerdas), que permaneceram em estufa a 100°C por 18 a 20 horas.

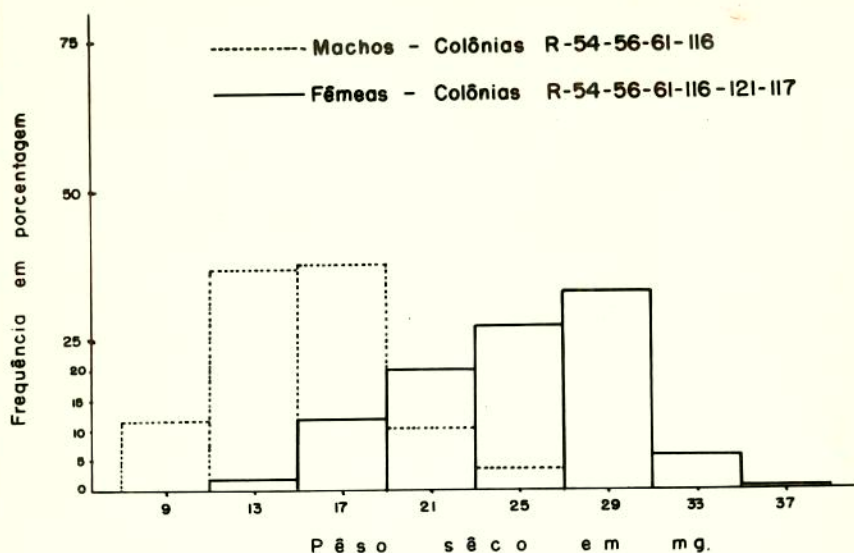


Figura 23. Representa a posição relativa dos indivíduos adultos, machos e fêmeas, de colônias de P.versicolor em diferentes fases de desenvolvimento, distribuídos de acordo com os valores do peso seco. Nota-se que as maiores classes de peso ocupadas pelos machos, superpoem-se apenas às menores classes ocupadas pelas fêmeas. Isto é, os maiores machos de uma colônia têm peso aproximado ao peso das menores fêmeas, ou seja, das fêmeas produzidas pelas colônias iniciais. Esta figura foi baseada nos dados da Tabela 9.

M= machos F= fêmeas

Largura em mm	R-54		R-56		R-61		R-116		R-121		R-63aR-110		L-1 a L-12		Total de machos	Total de fêmeas
	M	F	M	F	M	F	M	F	F	F	F	F	F	F		
3055							1								1	0
3156					1		1								2	0
3257			10		4		19						2		33	2
3358			9			1	10						9		19	10
3459	1		30	3	5		36	2			4		19		72	28
3560	7		9	6	5	7	19	11			14		51		40	89
3661	7	2		3	2	25		3			13		38		9	84
3762	10	11		18	2	139		3	13		28		81		12	293
3863	15	70		8		141		3	73		47		11		15	368
3964	3	40				5			42		18		4		3	116
4065		34				2			41		4				0	81
TOTAIS	43	156	58	38	19	396	86	22	169		128		215		206	1071

Tab. 10. Largura da cabeça de machos e fêmeas adultas de 40 colônias de P. versicolor.

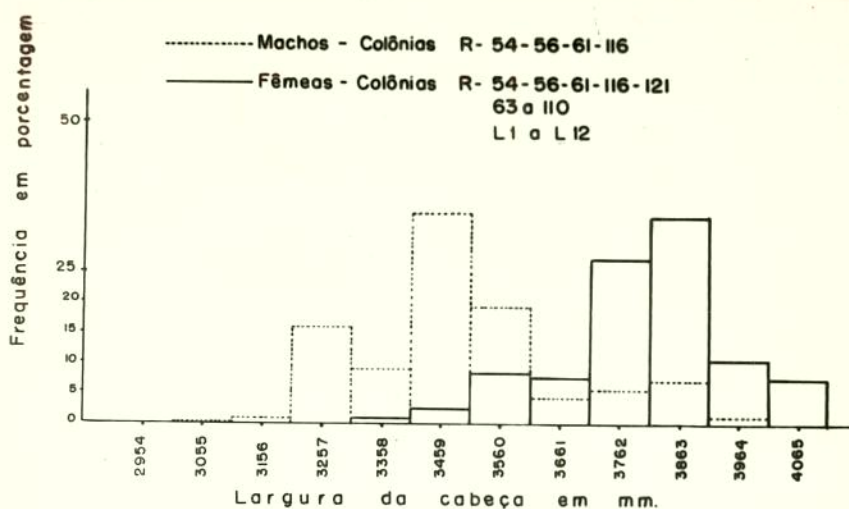


Figura 24. Representa a posição relativa de machos e fêmeas de P.versicolor de acordo com a largura da cabeça em milímetros. A largura é tomada como a distância máxima entre os dois olhos. O gráfico baseou-se nos dados da Tabela 10.

Marcadas as posições dos machos e fêmeas nos três gráficos e, recordando o fato de serem as fêmeas maiores as fecundadas em maior número, verifica-se que os machos são os menores indivíduos produzidos pelas colônias macho-fêmea produtoras, superpondo, parcialmente às menores fêmeas; as fêmeas fecundadas, numa gradação contínua, ocupam a segunda metade dessa distribuição de frequências.

Outros insetos sociais apresentam essa distribuição bastante variada, como pôde ser visto nos gráficos idealizados por DIAS (comunicação pessoal) mostrando a distribuição dos adultos, tenho encontrado, em alguns casos, o correspondente natural e, em outros casos, espera-se encontrar a situação correspondente na natureza.

Observa-se na figura 24 uma porção dos machos superpondo as classes das fêmeas maiores. A tabela 10, na qual se baseia o gráfico da figura 24, mostra que há 172 machos de cabeça estreita e 34 machos de cabeça mais larga. E, observa-se que a proporção não corresponde a uma segregação genética 1:1, 3:1, nem 7:1, o que, de certa forma, elimina razões genéticas para esta variabilidade e leva a admitir que razões ambientais são responsáveis por sua ocorrência.

Uma outra consideração sobre esta espécie poderia ser feita em relação ao tipo de curva que representaria o ciclo de uma colônia.

Em BODENHEIMER (1937) e outros autores encontram-se curvas representativas dos ciclos de colônias de vespas, mostrando uma desintegração rápida logo após o apogeu da colônia. No caso de Polistes versicolor supõe-se, aqui, em face ao fato de as filhas-fundadoras, na maioria das colônias, manterem-se ligadas à colônia-mãe, durante o movimento associativo de construção dos novos ninhos, uma curva hipotética representando seu ciclo. A curva hipotética representada na Figura 25, mostra o aparecimento dos machos representado por a; em d_1 , mostra a desintegração de outras colônias; em d_2 , mostra a época da desintegração das colônias de P. versicolor - as fêmeas produtoras; o achuriado entre a linha cheia das fêmeas e a linha pontuada dos machos, marca a presença dos machos que continuam nascendo no fim do desenvolvimento da colônia; o espaço entre d_1 e d_2 , cuja duração é de dois meses aproximadamente, marca a ligação entre as fêmeas fundadoras e a colônia-mãe. Comparado com outros himenópteros sociais, o fato pode representar uma série de vantagens óbvias, como a segurança oferecida pela colônia-mãe, quer como ninho, quer com o contingente de indivíduos de sua composição; também pode representar o aproveitamento de todos os indivíduos da colônia-mãe ao garantir o contato das primeiras fundadoras da estação com a grande maioria dos machos que está por nascer, na fase de pupa, e com as eventuais fêmeas retardatárias.

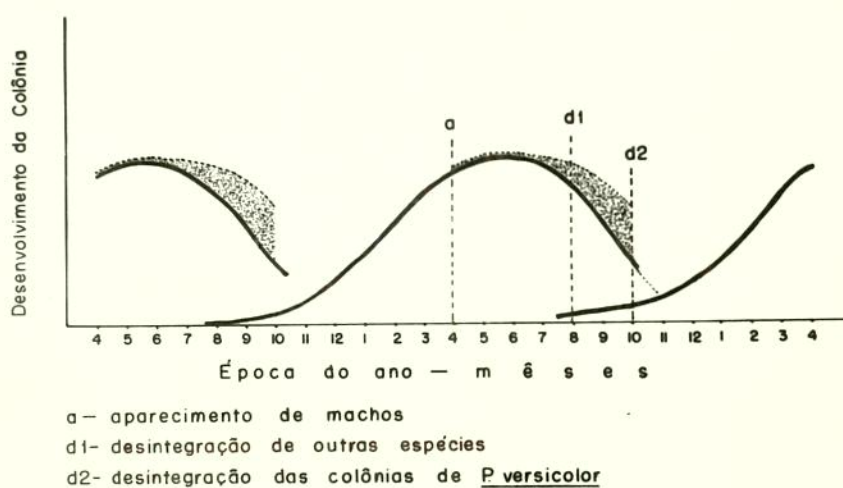


Figura 25. Curva representativa do desenvolvimento de uma colônia de P.versicolor. A representação de outras curvas mostra a ligação da colônia-filha com a colônia-mãe, principalmente nos meses de agosto, setembro e outubro. Com relação ao desenvolvimento de colônias de vespas essa é uma aquisição importante para o conhecimento da estruturação social.

c) As Populações de Outras Espécies de Polistes

Algumas das espécies mais comuns nesta região foram abordadas incidentalmente, usando-se o mesmo tratamento da anterior. Ainda que os dados não sejam tão numerosos como para P.versicolor, restam os aspectos biológicos, de qualquer forma sempre válidos. Como foi dito, o gênero necessita de revisão sistemática e os exemplares coletados servirão à futura remoção de dúvidas.

1º) As Colônias de Polistes canadensis (L.)

De muitas colônias coletadas como P.canadensis, foram analisadas apenas quatro, cujos ninhos apresentaram o pedúnculo excêntrico e cujos indivíduos eram menores que os das colônias cujos pedúnculos eram centrais.

Notou-se uma correlação gráfica entre o tamanho das fêmeas, avaliado pelo comprimento parcial da asa anterior, e o tamanho avaliado pelo peso seco da carcaça. Não foram observadas fêmeas fertilizadas de tamanhos extremos, apenas de tamanho médio.

As formas jovens, como pode ser observado no gráfico representado na Figura 26, para o total de jovens da espécie, seguem uma distribuição por fases, equivalente à de P.versicolor, concluindo-se pela existência de cinco estágios larvais.

As colônias analisadas, aparentemente, não são normais para o senso comum de normalidade. Ocorre que o normal no padrão de organização destas colônias é a ausência de uma organização rígida, pois, a espécie, assim como suas afins, é altamente predada, quer por STREPSIPTERA endoparasitando o abdômen de adultos quer, principalmente, por ICHNEUMONIDAE - HYMENOPTERA ovopositando sobre as larvas em suas células, desenvolvendo-se na própria célula da larva parasitada

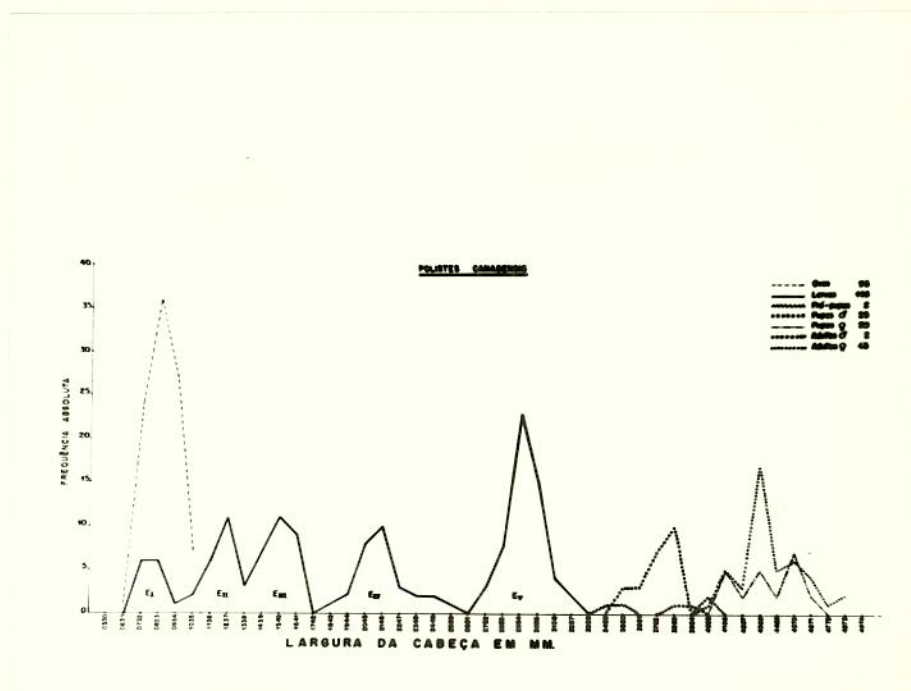


Figura 26. Mostra a ocorrência de cinco estágios larvais para as populações de Polistes canadensis, como ocorreu para as demais espécies. E_I, E_{II}, E_{III}, E_{IV}, E_V = cinco estágios larvais.

29) As Colônias de Polistes carnifex (Fabr.)

Polistes carnifex, é como será chamada aqui uma espécie cuja classificação poderá alterar-se após alguma verificação sistemática mais demorada. É a maior espécie do gênero, absolutamente semelhante a P. canadensis (L) pela cor; seus ninhos, raramente ultrapassam a população de uma centena; são redondos e apresentam o pedúnculo sempre central e, as células aparecem bem parasitadas por ICNEUMONIDAE; um ninho grande, de 100 células, pode apresentar 15% de ocorrência | desses parasitas; cada célula parasitada pode conter duas a três camadas de sete células pequenas, cada uma disposta regularmente, totalizando, assim de quatorze a vinte e um parasitas resultantes de cada | célula do hospedeiro. Não se encontra um ninho isolado desta espécie; encontram-se tão próximos um do outro, em associações que vão, de | dois a três ninhos até dezenas como ilustra a Figura 27, alguns até com dois pedúnculos e chegando a haver fusão de ninhos. Duas associações, de nove e oito ninhos cada uma, R-126 (Fig.28) e R-127, respectivamente, serão apresentadas logo a seguir.

FIGURAS 27. Representam colônias de P. carnifex

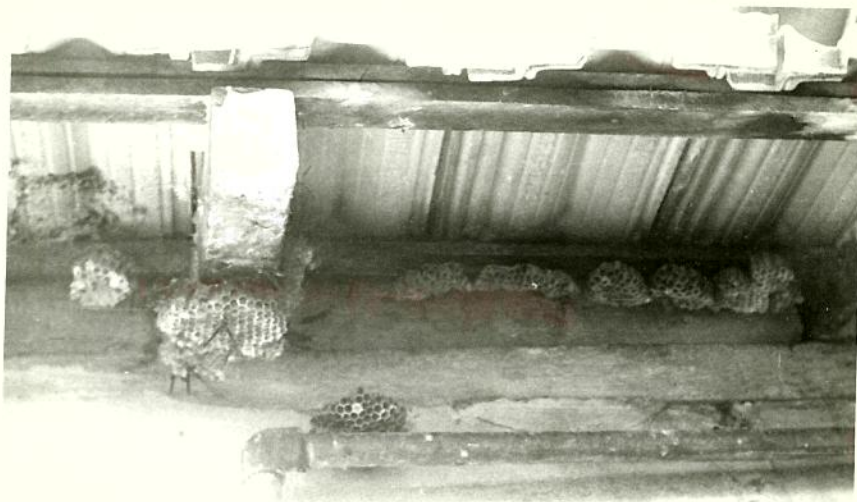


Figura 27a. - A figura ilustra 14 ninhos de uma associação que contava com mais de 30 ninhos, nos mais diferentes graus de desenvolvimento. Nos ninhos localizados à direita observa-se a fixação independente de cada um, porém, esquerda têm-se a impressão de que os ninhos se ligam.



Figura 27b. A figura ilustra um detalhe da mesma associação representada em 27a, mostrando a superposição dos bordos dos ninhos.



Figura 27c. Esta figura ilustra 4 ninhos localizados no batente de uma das janelas da mesma construção onde se encontravam os ninhos das figuras 27a e 27b. Observe-se que os dois ninhos da direita estão completamente ligados, fato êsse comprovado pela ocorrência de dois pedúnculos de fixação.

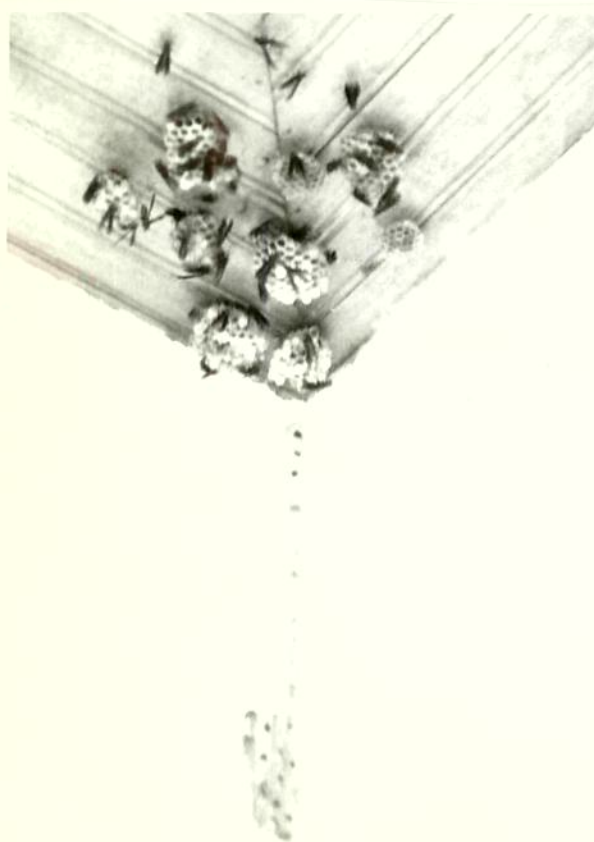


Figura 28a.

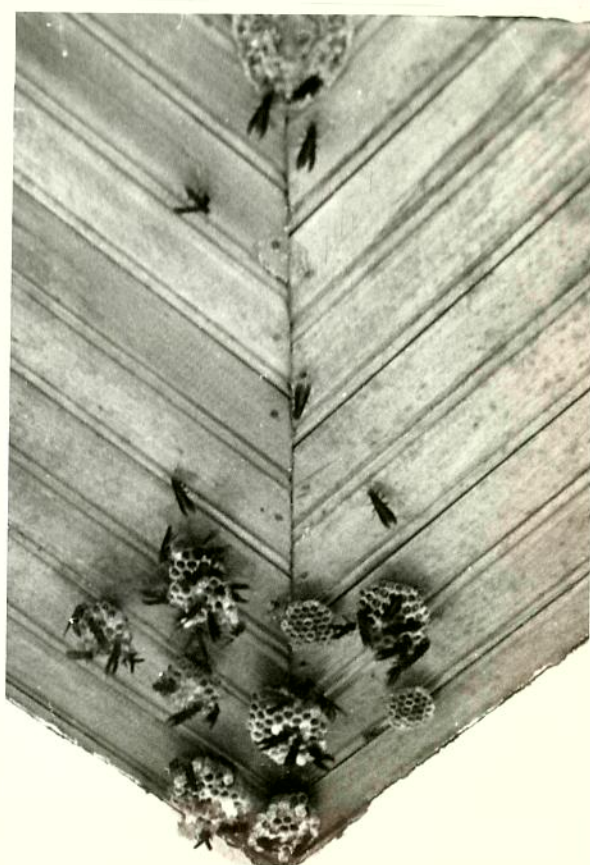


Figura 28b.

Ambas ilustram os ninhos da colônia R-126, em número de 9, nos mais variados graus de desenvolvimento. Em 28a, observa-se a ocorrência de ninhos de outros himenópteros, abaixo da colônia. Em 28b, observa-se a região de fixação de outros ninhos de outras vespas.

Ocorrem ninhos em tôdas as fases de desenvolvimento nesse tipo de associação; os maiores com boa porcentagem de parasitas Ichneumonidae e produzindo pupas e adultos e, os menores, mais j6v6ns, produzindo apenas ovos ou larvas e, outros t6o j6v6ns que exibem uma c6lula apenas e j6 com ovo. Observou-se que as f6meas, na associa76o, mudam de um para outro ninho, indistintamente. De alguma forma, haver6 uma discrimina76o dos indiv6duos. Ao ser descoberta uma 6rea completamente tomada por col6nias desta esp6cie, a mesma foi reservada e ser6 objeto de observa76es futuras.

Quanto aos parasitas da esp6cie, foram encontrados Ichneumonidae, parasitas das larvas e pupas, acabando por construir suas c6lulas e completar seu desenvolvimento na pr6pria c6lula do hospedeiro, como foi mencionado; outros, endoparasitas, t6o frequentes quanto os ichneumonidae, foram os STYLOPIDAE - STREPSIPTERA, pertencentes ao g6nero Xenos.

Na col6nia R-127 houve 24% de f6meas infestadas ocorrendo at6 tr6s f6meas parasitas na cavidade abdominal de uma hospedeira. Nas figuras 29a e 29b s6o mostrados, respectivamente, um aspecto da situa76o dos parasitas na cavidade abdominal do hospedeiro e um aspecto geral das parasitas onde se visualiza a cavidade incubadora bem como o cefalot6rax

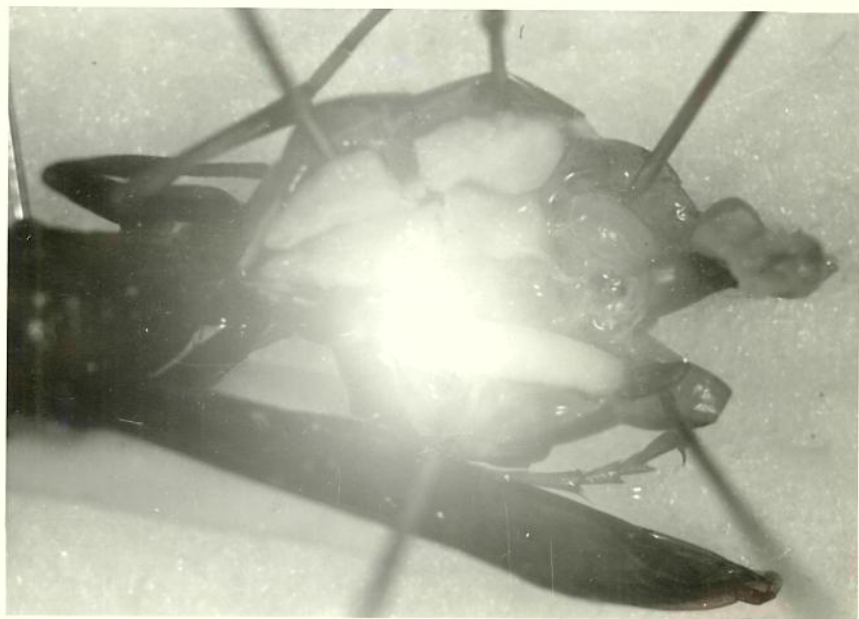


Figura 29a. Ilustra a presen7a de tr6s f6meas de Xenos sp. na cavidade abdominal de f6meas de Polistes carnifex. O parasita situado inferiormente mostra, claramente, o cefalot6rax, escuro, que foi retirado da regi6o intersegmentar.



Figura 29b. Observam-se quatro fêmeas do parasita Xenos sp. Na primeira e segunda, a partir da direita, nota-se a região incubadora no abdomen, representada pela faixa escura no centro da face esternal. A porção inferior dos parasitas, escura e de forma laceolada, representa o cefalotórax, que é a porção que faz saliência nas pregas intersegmentares do abdomen do hospedeiro, às quais se prende.

A presença do parasita nas fêmeas de P. carnifex foi notada, primeiramente, pela observação de hérnias pretas e brilhantes que faziam saliência, posteriormente, nas membranas intersegmentares. Essas hérnias eram constituídas pelo cefalotórax das larvas ou fêmeas, sempre orientadas com a cabeça voltada para a região posterior do hospedeiro e a face esternal voltada para o lado externo, isto é, o parasita ocupa o lado dorsal ou ventral do abdomen do hospedeiro.

A identificação dessas parasitas como sendo fêmeas de Xenos, foi feita baseando-se na presença de 4 orifícios genitais na face esternal, abertos na cavidade incubadora. A cavidade incubadora sempre está voltada para o lado de fora do corpo do hospedeiro.

As fêmeas de Xenos sp. foram encontradas em indivíduos jovens, sem desenvolvimento ovariano. Pesquisou-se entre as larvas e pupas da colônia e não se encontrou qualquer outro vestígio da presença dos parasitas que não fôsse a cavidade abdominal de fêmeas recém eclodidas ou, se mais idosas pelo menos sem atividade na colônia de vez que não apresentavam qualquer desgaste das asas. O tipo de parasitismo e suas consequências, situação chamada "stylopisation", têm

do muito estudados por STRAMBI (1965b, 1965c, 1966, 1967).

As colônias iniciais, encontradas suficientemente distantes das colônias velhas, de forma a não haver interações -interações entre as colônias de origem e as recém fundadas -, apresentaram a população fundadora totalmente fertilizada e com ovários desenvolvidos - BD e MD - ou com início de desenvolvimento - ID -, tôdas as fêmeas sendo jovens filhas do ninho do ciclo anterior. Uma vez que as fundadoras se encontram em movimento de interações nos fins do mês de junho, conhece-se que seu ciclo se aproxima do ciclo de P.ver-sicolor, sendo um pouco posterior, este último.

Os locais eleitos para construção de ninhos de vespas são procurados em cada início de ciclo, cada vez com maior frequência. Há áreas de ninhos, de tal forma povoadas, confrontando com as áreas circunvizinhas, totalmente livres da construção de qualquer ninho.

Em dois anos consecutivos, no mês de janeiro, foram coletados, exatamente no mesmo local, duas associações similares, cuja situação geral está figurada na tabela 11.

TABELA 11.- Duas associações de ninhos de P.car-nifex, com mais de 7 meses de idade.

Colônia	Total de ninhos	Total de células	Pop. adulta		População Jovem				
			F	M	Ovos	Larvas	P. pupas	P. Pupas	M
R-126	9	475	59	15	153	255	5	28	31
R-127	8	401 (+)	54 (++)	1	67	117	-	9	23
Total	17	876	113	16	220	372	5	37	54

(+) Sendo 11 dessas células ocupadas por 14 a 21 Ichneumonidae, cada uma.

(++) Sendo 13 dessas fêmeas, parasitadas por 24 larvas e 1 pupa de Xenos sp.

M = machos; F = fêmeas

COLÔNIA R-126. Os dados gerais estão contidos na Tabela 11. Das seis fêmeas fertilizadas, 5 apresentaram franca degenerescência ovariana. Registrou-se a presença de uma fêmea poedeira fertilizada, bem como de uma fêmea poedeira não fertilizada, mostrando uma monoginia funcional, de excepcional interêsse, visto haver uma fêmea fertilizada para 9 ninhos. A presença da fêmea poedeira estéril explica a produção de machos - adultos e pupas - e, é de igual interêsse, pois, a associação está produzindo fêmeas também - adultas jovens e pupas - e, é de perguntar-se qual a solução encontrada por essa espécie para o problema da liderança de uma única fêmea fértil. Provavelmente, a fundação de vários ninhos próximos, tão próximos a se tocarem, permitiu o aproveitamento de uma única rainha e, acima de tudo, o aumento do número de fêmeas não fertilizadas, servindo à proteção da colônia. Sem dúvida, é um grande passo no sentido da capitalização do potencial reprodutivo, representado, mais tarde, em grupos afins.

A presença da poedeira não fertilizada quando há vários ninhos estabelecidos confirma a idéia de PARDI e DELEURANCE (já mencionados) sobre sua origem: fêmeas estéreis podem desenvolver seus ovários na ocorrência de células vazias.

Com relação às formas jovens (Fig.30), repete-se a situação das espécies anteriores, mostrando os cinco estágios larvais e, apesar da associação de colônias estar produzindo formas reprodutivas, há um número elevado de ovos, que seria inesperado; entretanto, isso ocorre dado o fato da ocorrência de ninhos em tôdas as fases, constantemente - em alguns casos, foram vistos 35 ninhos próximos, associados, dessa espécie, sendo alguns deixados ao abandono e outros iniciais, apenas com ovos. Tem-se a impressão de que a fundação de novos ninhos, durante o ano todo, confere uma certa perenidade à colônia.

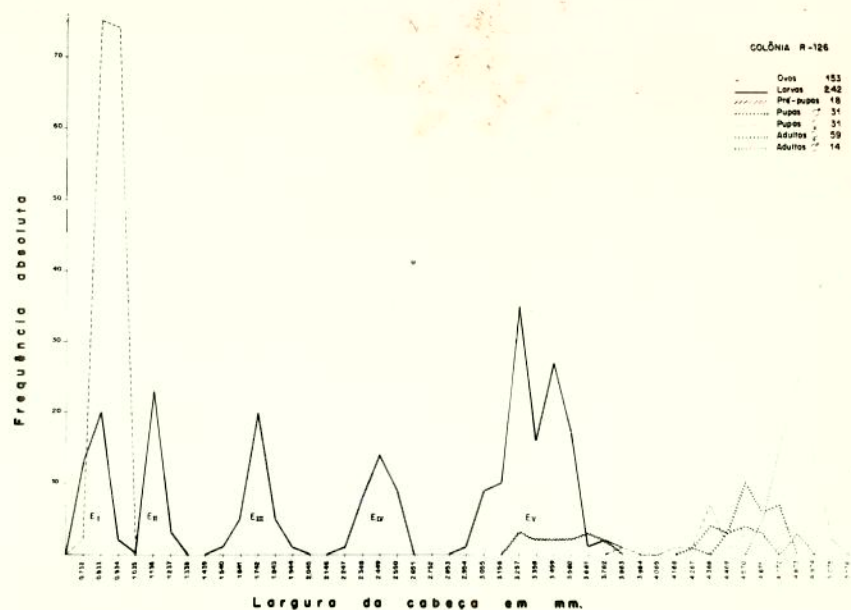


Figura 30. Mostra os cinco estágios larvais da colônia R-126. No estágio E_V , observam-se dois picos, provavelmente devido à presença de larvas de machos. Os meios das classes variam de 0,631mm a 5,176 mm, com intervalos de 0,101mm.

COLÔNIA R-127. Pela tabela 11, observa-se que a grosso modo, as colônias são similares. Há uma quantidade razoável de células vazias, porém, a produção de machos está no início e significa | que elas serão supridas com ovos das duas poedeiras.

A semelhança das colônias R-126 e R-127 chega ao ponto de ambas apresentarem 6 fêmeas fertilizadas, sendo 5 com degeneres - cência ovariana de 1 só poedeira. Novamente, o fato mostra a estruturação monogínica da associação. As demais fêmeas, na quase totalidade, mostram ovários não desenvolvidos -ND- ou com início de desenvolvimento -ID- e uma só poedeira estéril. Portanto, a organização social das colônias não difere.

Com relação às formas jovens, observou-se a mesma distribuição por estágios de desenvolvimento.

Proporção dos sexos em *P. carnifex*. Com algumas informações novas, pode-se voltar a considerar a Tabela 11. Das 113 fêmeas | das colônias R-126 e R-127, 43 são velhas, como se constatou pelo | vido desgaste das asas; dessa forma, há 107 fêmeas (entre adultos e pupas) para 70 machos (entre adultos e pupas), o que dá uma proporção de 1,53 fêmeas para cada macho. No entanto, como a produção de machos

aumenta gradativamente, sobrepujando a produção de fêmeas, sabe-se | que a maior parte dos ovos e larvas presentes darão machos. Daí, con- | clui-se que a proporção de 1,53 para 1, nesta fase do desenvolvimento | da colônia, dará, um pouco mais adiante no desenvolvimento, uma segre- | gação de 1:1.

Concluindo, o estudo desta espécie deverá ser intensifi- | cado, pois, os recursos selecionados favorecendo a organização social | são inovações de alto significado ecológico e evolutivo. Ecológico, | porque soluciona o problema espaço pelo confinamento; evolutivo, pelo | novo arranjo social.

39 Notas Preliminares sobre Polistes aterrimus

(SAUSSURE)

As questões de ordem sistemática foram colocadas no | início desta primeira parte e, em definitivo, só o estudo dos exem- | plares conservados poderá resolver. Espera-se completar as dissecções. | Embora os dados sobre sua ocorrência sejam sumários, terão o valor | biológico inegável da primeira informação.

Em março de 1967, observou-se a movimentação destes ma- | rimbondos pretos à entrada de uma perfuração em termiteiro arbóreo | do cerrado - situação extremamente comum essa de perfuração. Na oca- | sião, iluminando a cavidade, foi possível observar a presença de | vários ninhos em seu interior, tendo um ninho já desgastado caído en- | tão.

Outros termiteiros em circunstâncias semelhantes foram | localizados. Até o mês de janeiro de 1968, lá se encontravam. No mês | de maio, como outras espécies do gênero se aproximassem do final do | ciclo, houve receio de perda das citadas colônias.

As Figuras 31, 32 e 33 ilustram os três termiteiros- | abrigos em julho de 1967; a Figura 31 ilustra o termiteiro acima re- | ferido, que abrigava a primeira colônia localizada nessas circunstân- | cias; (colônia R-129).



Figura 31. Termiteiro arbóreo localizado nos cerrados da Fazenda Paraíso, no município de Itirapina; observa-se, na sua extremidade inferior a abertura de entrada da cavidade que continha a primeira colônia de P. atterrimus localizada em tal situação.



Figura 32. Termiteiro arbóreo, a 70 cm. do solo, cuja cavidade, perfurada por animal não identificado, abrigava uma colônia de P. atterrimus.

Na abertura de entrada da cavidade notam-se algumas vespas. A situação de termiteiros perfurados e, extremamente, frequente nos cerrados da região.



Figura 33.— Mais um termiteiro perfurado, abrigando | colônia de P. aterrimus. Mês mais tarde, as vespas não se encontravam mais no seu interior; apenas o pedúnculo, muito resinoso, de um ninho foi encontrado. As paredes da cavidade eram, ainda, revestidas por resina.

A colônia encontrada no interior do termiteiro focalizado na figura 31 foi codificada com o número R-129 e a situação dos 8 ninhos contidos na pequena cavidade de 20 centímetros de altura | por 13 de diâmetro, também pode ser avaliada pelas fotografias, nas figuras 34. A temperatura no interior da cavidade era mais elevada | que a externa, porém, não foi possível seu registro no momento da re retirada do termiteiro.

A colônia era composta por 8 ninhos em situação simi - lar à das colônias R-126 e R-127 de P. carnifex; alguns apenas com ovos, outros com pupas e um com apenas 3 células com um quarto do tamanho normal, porém, com ovos. Foi bastante curioso constatar a variação de um caráter considerado fixo para cada espécie: a posição do pedúnculo do ninho. Neste caso, havia pedúnculo central, lateral e, até apical; isso se deve, talvez a situação de confinamento em | que se encontravam os ninhos.



Figura 34a.



Figura 34b.

As figuras mostram a situação dos ninhos da colônia R-129, de Polistes aterritimus, no interior do termiteiro representado na figura 31. Em 34a, nota-se a localização da cavidade-abrigo no extremo inferior do termiteiro, que está representado apenas com 1/3 parte de seu volume original. Em 34b, observa-se a acomodação dos ninhos; à esquerda, nota-se um ninho prêso por pedúnculo apical, à direita, nota-se um ninho prêso por pedúnculo central. A parede da cavidade era revestida, totalmente, por resina, fornecendo, pois, perfeito isolamento.

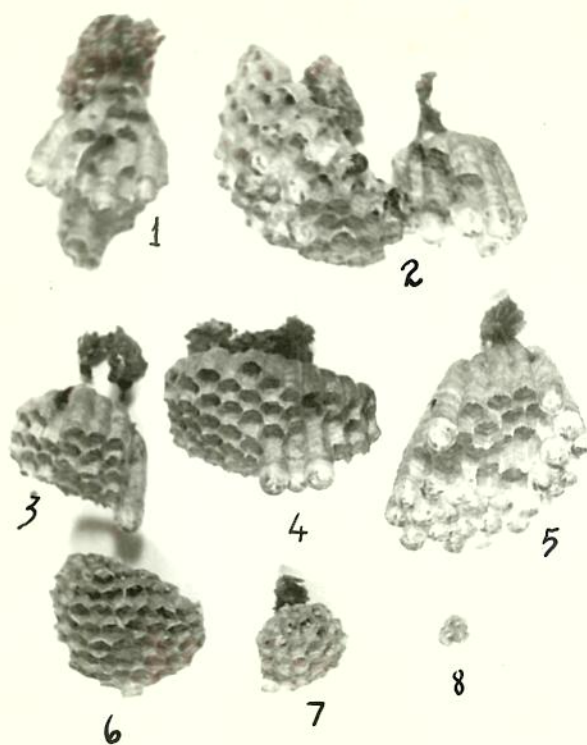


Figura 34c.— Apresenta os 8 ninhos da colônia R-129, de P. aterrimus, na ordem decrescente | de idade aparente. Nota-se que o ninho número 2 é constituído, na realidade, por dois ninhos, como se deduz pela presença de dois pedúnculos e pelo fácil desligamento posterior das duas partes. Os ninhos 6, 7 e 8 continham apenas ovos e larvas do 1º estágio; os ninhos 1 e 2 eram muito velhos e já haviam sido parasitados por Ichneumonidae.

A população adulta era representada por 86 fêmeas pretas, 2 fêmeas bruno-avermelhadas e 2 machos pretos. A posição dos indivíduos na colônia só poderá ser conhecida após as disseções. Como de costume, não há diferenças externas permitindo a separação das castas femininas.

As duas fêmeas bruno-avermelhadas, foram consideradas a priori como parasitas pertencentes ao gênero Sulcopolistes; é a primeira vez que se registra êsse tipo de parasitismo na espécie. Pouco ou nada se conhece da espécie parasitada e nada do parasita, cuja espécie não foi identificada. Será desenvolvido, posteriormente, um trabalho para a localização de novas colônias de P. aterrimus e, possivelmente, da ocorrência de Sulcopolistes. Para as vespas tropicais, há um trabalho de ZIKAN (1949), porém, apenas para Mischocyttarus parasitas. SAKAGAMI & FUKUSHIMA (1957a, 1957b), BEAUMONT (1958) e SCHEVEN (1958), apresentam muitos dados importantes sobre parasitismo social em vespas.

Pouco se conhece sobre a biologia de P. aterrimus. Não foi possível realizar observações intensivas e constantes com a colônia R-129, mas apenas algumas do movimento diário, visto de uma distância de 1.50 metros, ao abrigo de um arbusto visinho da colônia.

As observações foram feitas em época fria, nos meses de maio e junho, com luminosidade um tanto baixa. O movimento inicial diário foi sumarizado num quadro que se apresenta a seguir.

Horas do dia	Temperatura em °C	Movimento das vespas
6:00-7:30	17	Muitas vespas à entrada da cavidade (6 a 10 vespas)
7:30	19	Saída da primeira vespa
7:30-8:30	19.5	Muitas vespas à entrada da cavidade (10 a 14 vespas)
8:30	20	Chegada da primeira vespa
8:30-9:00	20-21	Saída de muitas vespas (6 a 10)
9:30-10:00	21-22	Chegada de muitas vespas (6 a 10)

Desde às 6:00 horas há de 6 a 10 vespas nos bordos da entrada da cavidade. A saída de uma vespa, porém, ocorre às 7:30. No espaço de uma hora, seguinte, 10 a 14 vespas permanecem à entrada. Uma hora após a saída, retorna a primeira vespa com uma bolota amarelada entre os dois primeiros pares de patas. Uma vespa recebe essa bolota, que é rolada para uma e outra pata e, depois, é passada de uma para outra vespa e recolhida, finalmente. A vespa que retornou, apresenta um comportamento de trofalaxis com várias vespas, depois de livrar-se da bolota. Ao mesmo tempo, sai grande número de vespas para o campo, que retornam, aproximadamente, uma hora depois.

Em dias chuvosos, uma leve queda de luminosidade ou temperatura, determina a volta imediata das vespas, mesmo sem terem recolhido alimento; ao chegarem na entrada da cavidade, entram rapidamente, sem entrarem em contacto com qualquer outra vespa; todas as vespas dos arredores da entrada recolhem-se e apenas uma permanece próximo à entrada. Quando a temperatura volta a elevar-se, o movimento recomeça.

Nos dias ensolarados, o movimento é ininterrupto até às 17:00 horas, se o anoitecer é brusco. Depois dessa hora, poucas vespas saem para o campo e as últimas retornam rapidamente muitas vezes com a bolota de alimento.

Deve-se registrar que os outros termiteiros-abrigos, representados nas Figuras 32 e 33 não continham mais qualquer ninho de vespa, após alguns meses da descoberta. Observando os abrigos antigos, verificou-se a ocorrência de uma recuperação total da região habitada pelos marimbondos pretos. Desobstruindo as antigas cavidades, não se encontrou, praticamente, nada. Apenas, em uma delas, foi localizado o pedúnculo de um ninho, preso ainda ao teto da mesma, que é bastante resinificado. O hábito de resinificar os locais de construção e os próprios pedúnculos, bem como a face proximal das células, é bem espalhado no gênero. Neste caso, toda a cavidade estava resinificada.

A perfuração de cavidades em termiteiros e a sucessão de habitantes que passam a abrigar constituem problemas de grande interesse ecológico no estudo do cerrado da região.

d) Importância do gênero Polistes.

Seria possível alinhar uma série de razões que conferem importância ao estudo do gênero Polistes; serão citadas algumas.

Importância econômica. Ainda que, no momento, não seja praticável o emprêgo de colônias para o combate a pragas, há possibilidades nesse setor: empregando colônias em plantações de várias culturas que possuam pragas, que sejam predadas por vespas do gênero Polistes; o fato deve ser comum, apenas pouco estudado, pois, a base da alimentação, que as fêmeas da colônia oferecem aos jovens, é um triturado de formas jovens de outros insetos. É o caso das plantações de algodoeiro de cujas lagartas daninhas os marimbondos fazem uso, na alimentação de sua cria; neste sentido, há muito que pesquisar, começando por determinar as prêsas dos marimbondos adultos e a biologia dessas prêsas. MORIMOTO (1960a, 1960b, 1961), estudou a eficiência das vespas como inimigas de pestes e verificou que uma única colônia de Polistes pode utilizar cerca de 2.000 larvas de Pieris rapae durante seu desenvolvimento o que é possível o controle biológico da população de Pieris pela introdução de colônias de Polistes. (Pieris é o gênero de uma mariposa da couve, de cujas folhas se alimentam suas lagartas).

A utilização de larvas de vespas como fonte de alimento nutritivo por parte da população de algumas regiões do Japão, que se servem das larvas de Vespa (SAKAGAMI & FUKUSHIMA, 1957a), sugere que as larvas de Polistes poderiam ser utilizadas.

Importância para o estudo da evolução do gênero e da vida social. Tal importância tem impacto, primeiramente, na filogenia dos Polistinae. Porém, como aspecto mais geral, é importante na determinação de mais algumas soluções de ordem social apresentadas pelas espécies, 1º) que constroem ninhos isolados com uma ou mais fêmeas poedeiras, ou, 2º) que constroem ninhos associados, com uma única fêmea poedeira. Nos dois casos, o fato representaria primitividade ou especialização de um comportamento do mesmo tipo encontrado entre as fêmeas de Bembex, onde uma só fêmea põe ovos em vários ninhos. Outra questão, seria verificar o sentido da conservação, pela ocorrência de muitas fêmeas fundadoras, quando as colônias devem enfrentar situações adversas e devem conter bom número de operárias, conforme preconizado por RICHARDS (1953) - talvez, as espécies estejam resolvendo um problema interessante: várias fêmeas fundam várias colônias, havendo uma frequência de 1, 2... até 10 fêmeas por ninho novo, interagindo em todos elas, mantendo ligação com a colônia-mãe, como em P. versicolor; dessa forma, não se registra uma enxameação, | como no H. Norte, e uma fêmea fértil tem maior oportunidade de liderança, se não em dada colônia, pelo menos em outra. Se houvesse uma única tentativa o primeiro fracasso eliminaria a chance de estabelecimento de nova colônia; quando é instalada uma colônia, as fêmeas | dominadas apresentam degenerescência ovariana - um bom recurso de que se vale o gênero - constituindo, cada uma, mais uma alimentadora na colônia.

4. 2. Sôbre o Gênero *Polybia* LEPELETIER

a) Considerações Gerais

No estudo preliminar feito com vespas brasileiras, foram feitas observações e coletas de populações de vários gêneros: Polistes, Polybia, Protopolybia, Apoica, Charterginus, Mischocyttarus, Caba e Synoeca. Para limitação do campo de estudo, a atenção concentrou-se, principalmente, sôbre o gênero Polistes. Porém, serão apresentados alguns dados sôbre Polybia, que foram considerados de valor. Neste trabalho, são estudadas as duas espécies mais comuns no Estado de São Paulo, a saber: Polybia occidentalis scutellaris (WHITE) e Polybia sericea (OLIVIER); é feita, também, alguma referência a Polybia nigra (SAUSSURE).

b) As Populações de *Polybia occidentalis* var. *scutellaris* (WHITE)

Ninhos e Enxames. Como se vê pelas Figuras 35, 36 e 37 ocorrem ninhos de aspecto bastante diversificado: arredondados, campanuliformes, alongados, com longos tubos de entrada, etc. e presos aos mais variados suportes: galhos de árvores espinhosas, incrustados nas paredes, e, podendo apresentar ornatos espiniformes. Alguns chegam a durar 10, 20, 30 anos e mais até, segundo informações colhidas de agricultores da Fazenda Pau d'Alho, do município de Piracicaba, em 1963. Os orifícios de comunicação entre os favos são sempre coincidentes nos primeiros favos construídos e, nos últimos, raramente coincidem. Nesta espécie, pode-se falar em enxameação e os enxames fundadores apresentam muitas fêmeas fecundadas, isto é, são pleometrópticos. Os enxames ocorrem sempre nos meses chuvosos de fim de ano, e os ocorridos em outros meses, via de regra, não chegaram a bom término.



Figura 35. Mostra um ninho de P. o. var. scutellaris, de aspecto globoso, porém, com entrada situada em elevação. A cobertura de cartão cinzento, era levemente rugoso, mas, sem qualquer ornamento em projeção. O ninho se prende ao beiral de uma construção.



Figura 36.- Representa uma forma menos comum de ninho de P. o. var. scutellaris. É alongado, de cartão cinzento, com rugosidades orientadas no sentido do alongamento do ninho. A entrada situa-se na porção projetada, em elevação. Está prêso ao bitente de uma janela de residência.



Figura 37. Este tipo de ninho em forma de sino é comum nesta região do Estado, para a variedade considerada, P. l. var. scutellaris. O cartão é cinzento ainda, porém, é muito resistente e apresenta como ornamento, apófises espiniformes, principalmente, em torno da entrada, situada lateral e inferiormente. Este ninho também se encontra prêso ao beiral de uma construção residencial. Nas plantações de Eucalyptus, no município de Rio Claro, esta forma é bem comum

Há locais certos para construção, pois muitas vezes, nota-se, no fim do ano, quando o tempo é chuvoso, um alvoroço nos velhos ninhos: é a movimentação dos habitantes prestes a enxamear. Por outro lado, nota-se a revoadas de dezenas de indivíduos num local determinado; é uma revoadas à procura de local, às vezes já estabelecido, e pode durar de dois a seis dias. O enxame chega ao local, e a construção do enxame é iniciada. Em apenas um ou dois dias, são construídos dois, três ou quatro favos, velozmente. O movimento de construção é acelerado e, nestes dois ou três dias, ocorrem revoadas de formigas e termitas nas vizinhanças, com tempo chuvoso também

Então, centenas das vespas que enxamearam começam a caçá-los e, depois de decapitá-los, cortar-lhes asas e patas, estocam-nos. A estocagem é feita em bolsas formadas pelos envelopes de cartão, sempre em camadas múltiplas, lateralmente aos favos. Esse movimento pode durar uma tarde toda. Cessado o provisionamento - não se sabe a finalidade - a construção é retomada em ritmo acelerado, atingindo 10 favos em ninho com 30 centímetros de diâmetro, em apenas 10 dias. É curioso notar que, às vezes há um falso alarme e inicia-se a construção de um ninho, algumas dezenas de indivíduos passam a habitá-los e, logo depois, sem que cheguem outros e sem ter havido revolta de outros insetos, sem aumentar a construção, abandonam-na.

Foram observados alguns ninhos com 10 dias de idade, |
contendo de 5 a 10 favos, com as bolsas repletas de provisões, |
os favos mais recentes contendo mel nas células centrais, porém, sem |
ovos em qualquer favo.

Na tabela 12 são dispostos os dados referentes a um |
enxame, R-21, com 5 dias de permanência no local (canto de ferro de |
uma varanda em residência) e com 3 favos iniciais e, também os dados |
referentes a uma colônia, R-27, há 45 dias no local (galho de *Araucaria angustifolia*) cujo ninho era globoso, com 20 centímetros de diâmetro e com 4 favos.

TABELA 12.- Número de fêmeas e respectivos graus de desenvolvimento dos ovários, em dois ninhos novos de 5 e 45 dias de idade, da vespa P.o var. scutellaris, colhidos na área da Faculdade de Filosofia de Rio Claro. Também é considerado o desgaste das asas.

Colônia	Desenvolvimento dos ovários									
	ND		ID		D		BD		MD	
	V	C	V	C	V	C	V	C	V	C
R-21 Pop: 2.800 Amostra: 172f	116	0	43	2	8	2	0	1	0	0
R-27 Pop: 3500 Amostra: 213f 2m	129	0	64	0	3	7	0	9	0	1
TOTAL	245	0	107	2	11	9	0	10	0	1

	Desgaste das asas									
	1		2		3		4		5	
	V	C	V	C	V	C	V	C	V	C
R-21	160	5	7	0	0	0	0	0	0	0
R-27	160	17	9	0	12	0	6	0	8	0
TOTAL	320	22	16	0	12	0	6	0	8	0

ND = ovário não desenvolvido; ID=ovário com desenvolvimento inicial; D = ovário desenvolvido; BD = ovário bem desenvolvido; MD = ovário muito desenvolvido. V = espermateca vazia; C- espermateca cheia.

Os dados da Tabela 12, para a população R-21, mostram a composição de um enxame. A população da colônia R-27 é, sem dúvida, a população enxameante. Nota-se que o enxame é pleometrótico, no sentido de apresentar diversas fêmeas fecundadas, entretanto, na amostra, encontrou-se apenas uma com ovários BD; todas as fêmeas fecundadas apresentavam asas perfeitas, sem desgaste, mostrando serem rainhas jovens.

A população da colônia R-27 é um pouco mais numerosa e mais velha, sendo porém, a população fundadora, pois, não foram produzidas crias ainda. É curiosa a presença de dois machos na amostra. Há 17 fêmeas fertilizadas, todas sem desgaste, com ovários D, BD e MD, dando à colônia a condição de pleometrose.

As fêmeas fertilizadas eram de tamanho superior à média, podendo-se concluir que suas rainhas não são as menores fêmeas da colônia.

O número de estágios larvais para a espécie é 5 e, como foi dito, foi determinado por TELLES (1965, informação pessoal), usando-se a medida da largura da cabeça na determinação.

Foram encontradas apenas dois machos no ninho recentemente fundado, R-21. No total da amostra dos dois enxames as fêmeas fecundadas constituíam 5.71%.

b) As Populações de *Polybia sericea* (OLIVIER)

Os ninhos desta espécie ocorrem presos aos galhos e atravessados por fies, preferencialmente em arbustos; limoeiro e laranjeira são muito utilizados; as moitas de capim também são usadas. Os ninhos são globosos, de cor pardo-avermelhada, constantes. Não há ninhos excepcionalmente volumosos, como em *P. occidentalis* var. scutellaris.

Os dados referentes a um enxame, R-26, coletado quando acabava de pousar num galho de uma planta herbácea, próximo ao Departamento de Zoologia, em área da Faculdade de Filosofia de Rio Claro, e a referentes a uma colônia recentemente estabelecida, R-38, coletada no Apiário do Departamento de Biologia da Faculdade, em um abacateiro de 70 centímetros de altura, estão colocadas na Tabela 13.

TABELA 13. Dados sobre a fecundação, desenvolvimento do ovário e desgaste da asa de Polybia sericea.

Colônias	Desenvolvimento dos ovários									
	ND		ID		D		BD		MD	
	V	C	V	C	V	C	V	C	V	C
R-26 Pop: 225 (Total)	36	0	119	0	58	3	0	1	0	8
R-38 Pop: 900 Amostra: 148	107	0	17	0	0	3	0	18	0	3
TOTAL = 373	143	0	136	0	58	6	0	19	0	11
	Desgaste da Asa									
	1		2		3		4		5	
	V	C	V	C	V	C	V	C	V	C
R-26	208	12	5	0	0	0	0	0	0	0
R-38	96	23	13	1	8	0	4	0	3	0
TOTAL = 373	304	35	18	1	8	0	4	0	3	0

ND= ovário não desenvolvido; ID= ovário com desenvolvimento inicial; D= ovário desenvolvido; BD= ovário bem desenvolvido; MD= ovário muito desenvolvido;

V=espermateca vazia; C= espermateca cheia.

1= asa sem desgaste; 2, 3 e 4= asas com desgaste crescente até o desgaste 5= desgaste profundo podendo destruir as células radial, 1ª cubital e a célula do limbo.

Sabendo-se que a colônia R-38 fôra fundada recentemente, o que se depreende pela época de coleta - dia 17 de janeiro, e a única menção ocorre no fim do ano, como em P. occidentalis var. scutellaris - pela presença de ovos como formas jovens, apenas, e também pela baixa frequência de asas seriamente desgastadas, pode-se considerar essa população como tendo sido estabelecida recentemente. Essa população sofreu, apenas, as poucas modificações anteriores ao nascimento das primeiras crias.

Pelos dados da Tabela 13, nota-se que a população é pleometrática, tanto em relação ao enxame, como em relação à colônia estabelecida. Todas as fêmeas fecundadas apresentaram ovários desenvolvidos - D, BD ou MD - e as asas sem qualquer desgaste. Não havia machos entre a população e a proporção de fêmeas fecundadas era de 9.65%.

A fecundação ocorreu entre as fêmeas de tamanho médio a pequeno. Desta forma, conclui-se que suas poedeiras fecundadas não são as maiores fêmeas da colônia.

d) Notas Preliminares sobre *Polybia nigra* (SAUSSURE)

A vespa *Polybia nigra* (SAUSSURE) tem sido referida como espécie que constroa ninhos abrigados em cavidades, em amontoados de pedras, em ôcos de termiteiros. Há três anos (1964), uma colônia estabeleceu-se no porão do Departamento de Zoologia da Faculdade e, nos últimos dias de 1967, apresentou grande movimento de enxameação que culminou com o estabelecimento de nova colônia em outra parte do mesmo porão, há três metros de distância. Não foi possível observar as colônias, na ocasião, pois, são muito pequenas as aberturas do porão. No entanto, foi localizada uma colônia da mesma espécie, cujo ninho está construído prêso à vigota da cumieira de uma residência abandonada, na Fazenda Santa Rosa, no município de Rio Claro. Daí, resolveu-se proceder ao alargamento da entrada do porão do Departamento de Zoologia.

Trata-se, realmente, da mesma espécie, cujos ninhos são semelhantes e construídos em situações bem diversas das conhecidas para a espécie. A posição de um dos ninhos do porão pode ser observada na Figura 38. O ninho está suspenso prêso ao suporte do assoalho, porém, prêso de maneira ao ninho da Fazenda Santa Rosa, que se liga a uma viga da construção. Não se teria cogitado da localização dos ninhos em locais diferentes dos conhecidos através da literatura (von IHERING, 1904), porém, depois da localização ocasional dos primeiros, outros ninhos foram encontrados, permitindo concluir que a espécie constroa em locais bem variados, tendo em comum, apenas a baixa luminosidade e a temperatura elevada.

Um fato muito interessante foi observado em Polybia nigra: a colônia-filha manteve uma situação de ligação com a colônia-mãe, por seis meses; observou-se tráfego de uma mesma vespa para os dois enxus. Em Meliponídeos, foi observada uma situação de dependência da colônia-filha para com a colônia-mãe (KERR, 1951; NOGUEIRA NETO, 1954).



Figura 38. A fotografia colheu, exatamente, a abertura do porão, pela qual se observa o ninho de Polybia nigra que, há três anos, estabeleceu-se nesse local. O ninho tem a forma regular de uma meia-laranja; o invólucro é de cartão pardo e é extremamente quebradiço, como o de Polybia sericea.

5. CONCLUSÕES

Como as conclusões foram discutidas à medida em que surgiam, resta, agora, alinhá-las.

1. As colônias de Polistes versicolor são fundadas por um grupo de fêmeas fecundadas acompanhadas, raramente, de algumas fêmeas não fecundadas. É difícil chamar o grupo de enxameante, à maneira clássica, pois, aqui, há uma interação de outros grupos fundadores dando uma configuração que mereceria o nome de enxame-dinâmico-associativo que, fundamentalmente, todos são, ainda em outras espécies.

2. As colônias de P.versicolor mostram, na fase inicial do desenvolvimento, a presença de várias fêmeas fecundadas poedeiras.

3. À medida em que uma colônia marca seu estabelecimento definitivo, pela presença das primeiras crias, ocorre degenerescência ovariana em grande parte das fêmeas fundadoras, tanto estéreis como fecundadas.

4. Nas colônias maduras de Polistes versicolor, encontram-se fêmeas não-fertilizadas com os ovários bem desenvolvidos - BD, porém, sua presença foi notada sem que houvesse a morte da poedeira fecundada, muitas vezes.

5. As colônias reprodutivas de P.versicolor apresentaram produção de fêmeas de fim de ciclo, que serão as fundadoras do ciclo seguinte, e machos, mantendo ou não a presença da rainha. Encontraram-se: a) colônia macho-fêmeo- produtoras, que produzem macho e fêmea, concomitantemente, no fim do ciclo, na forma já conhecida; b) colônias fêmeo-produtoras, que produzem apenas fêmeas e, c) colônias macho-produtoras, que produzem apenas machos.

6. Explicou-se a ocorrência dos tipos de colônias citados, pela forma de dominância apresentada pela fêmea fecundada poedeira.

Uma fêmea super-dominante determinaria uma colônia fêmeo-produtora, inibindo qualquer desenvolvimento ovariano por parte de qualquer fêmea não fecundada. Uma fêmea não dominante, por qualquer razão, determinaria colônia macho-produtora permitindo o desenvolvimento ovariano e postura de uma fêmea não fecundada. Uma fêmea dominante, simplesmente, determinaria uma colônia macho-fêmeo-produtora coexistindo com a poedeira não fecundada. De fato, a análise de colônias desse tipo, mostrou que elas são as mais complexas no arranjo social, pois, apresentam toda uma série de tipos de fêmeas: fecundadas, não fecundadas, com ovários não-desenvolvidos, desenvolvidos, parcialmente desenvolvidos, etc. como é a colônia R-61.

7. As colônias macho-produtoras e as fêmeas produtoras promovem o equilíbrio do grupo em face da existência de diferentes graus de dominância por parte de uma fêmea.

8. As fêmeas fundadoras mantêm-se ligadas ao ninho materno durante a fase de instalação das novas colônias, o que dá uma nova concepção sobre a curva de desenvolvimento das colônias.

9. Em outros casos, as fêmeas, acompanhadas ou não por machos, mantêm-se em cachos que constituem um arremêdo de hibernação, numa diapausa de curta duração, nos meses de junho e julho, antes do início das novas construções.

10. As fundadoras são fêmeas grandes, de fim de ciclo, e apresentam-se quase todas fecundadas. A fertilização ocorre entre as fêmeas maiores preferencialmente, podendo ocorrer entre as fêmeas de todos os tamanhos - excetuando as menores - verdadeiras operárias - constituídas pelas primeiras crias.

11. Colônias sem poedeira fecundada, macho-produtoras, apresentam-se com uma organização simples onde há uma fêmea poedeira não fecundada e as demais sem desenvolvimento ovariano, trabalhando muito e alimentando-se mal, assemelhando-se à organização de outros himenópteros sociais cuja casta feminina compreende uma poedeira e as demais operárias.

12. Como, praticamente, todas as fêmeas da fase final da colônia podem ser fecundadas e como, só raramente, aparecem fêmeas estéreis nas novas colônias, conclui-se que as fêmeas de P. versicolor são virtualmente do mesmo tipo, não ocorrendo, portanto, fecundação das fêmeas produzidas entre a fase de instalação e a fase reprodutiva da colônia.

13. Há vantagens na forma de fundação das colônias de P. versicolor, pois, sendo um grupo de fêmeas fertilizadas e poderosas, isso garante o sucesso da nova colônia - sucesso de um grupo cujos componentes poderiam fracassar individualmente. É a vantagem do grupo.

14. A razão dos sexos, 2,34 fêmeas: 1 macho, e a alta fecundação das fêmeas (96%, nas colônias iniciais) indicam que um macho pode fecundar mais que uma fêmea, em P. versicolor.

15. Ao contrário do esperado para as vespas dos trópicos, ocorrem muitos machos nas colônias, o que se deve ao fato de que as colônias estão produzindo, aqui, fêmeas que podem ser fecundadas e machos, apenas. Isto é, não há produção, no final do ciclo, de uma casta tipicamente operária. Seria esperado que houvesse, nos trópicos, produção de muitas operárias, o que pode ser válido para outras espécies, mas não para P. versicolor.

16. São cinco as fases larvais do gênero Polistes.

17. Ocorre acentuado parasitismo entre as populações de P. carnifex, especialmente por parte de outro himenóptero - Ichneumonidae - e por parte de estrepsíptero - Stylopidae -. Os Ichneumonidae não foram identificados, porém, os Stylopidae pertencem ao gênero Xenos.

12. Como, praticamente, todas as fêmeas da fase final da colônia podem ser fecundadas e como, só raramente, aparecem fêmeas estéreis nas novas colônias, conclui-se que as fêmeas de P. versicolor são virtualmente do mesmo tipo, não ocorrendo, portanto, fecundação das fêmeas produzidas entre a fase de instalação e a fase reprodutiva da colônia.

13. Há vantagens na forma de fundação das colônias de P.versicolor, pois, sendo um grupo de fêmeas fertilizadas e poedeiras, isso garante o sucesso da nova colônia - sucesso de um grupo cujos componentes poderiam fracassar individualmente. É a vantagem do grupo.

14. A razão dos sexos, 2,34 fêmeas: 1 macho, e a alta fecundação das fêmeas (96%, nas colônias iniciais) indicam que um macho pode fecundar mais que uma fêmea, em P.versicolor.

15. Ao contrário do esperado para as vespas dos trópicos, ocorrem muitos machos nas colônias, o que se deve ao fato de que as colônias estão produzindo, aqui, fêmeas que podem ser fecundadas e machos, apenas. Isto é, não há produção, no final do ciclo, de uma casta tipicamente operária. Seria esperado que houvesse, nos trópicos, produção de muitas operárias, o que pode ser válido para outras espécies, mas não para P.versicolor.

16. São cinco as fases larvais do gênero Polistes.

17. Ocorre acentuado parasitismo entre as populações de P.carnifex, especialmente por parte de outro himenóptero - Ichneumonidae - e por parte de estrepsíptero - Stylopidae -. Os Ichneumonidae não foram identificados, porém, os Stylopidae pertencem ao gênero Xenos.

18. Polistes carnifex e Polistes aterrimus mostram um passo novo e mais avançado na organização social dos himenópteros e, em particular dos Polistinae: o convívio em áreas confinadas.

19. Em P. carnifex a razão dos sexos, encontrada, foi 1:1, quando se exclui a porção de fêmeas velhas do ninho.

20. As colônias de P. carnifex, que ocorrem em conjuntos de vários ninhos agrupados, exibem apenas uma fêmea fecundada poedeira, mostrando que as expansões da colônia, na forma de novos ninhos, devem ser dominadas pela poedeira fecundada e, aqui, pode ser encontrada alguma semelhança com o arranjo social clássico.

21. Como foram examinados apenas populações enxameantes de Polybia, conclui-se que na composição do enxame colaboram várias fêmeas fecundadas, 5 a 9% da fecundação; em um único enxame foram encontrados 2 machos.

22. Todas as espécies observadas de Polybia enxamearam nos meses chuvosos.

23. Em Polybia occidentalis var. scutellaris, observou-se armazenamento de outros insetos, como formigas e termitas de capitados. Essa é uma forma de aprovisionamento em massa, encontrado em vespas semi-sociais.

24. Pelo menos em Polybia nigra, sabe-se que o enxame, ou melhor, a população enxameante, mantém-se ligada à colônia-mãe por mais que 5 meses.

25. Finalmente, pode-se tabular algumas observações, da seguinte forma:

TABELA 14. Dados biológicos das colônias de Polistes estudadas.

Número de ninhos estabelecidos, formando uma colônia	Número de fêmeas fecundadas poedeiras		Exemplos
	Permanentes	Temporárias	
1	várias	várias	<u>P.versicolor</u> (macho-fêmeo-produtoras)
1	1	várias	<u>P.versicolor</u> (fêmeo-produtoras)
1	0	1 ou várias	<u>P.versicolor</u> (macho-produtoras) (+)
vários	1	0	<u>P.carnifex</u> <u>P.atterrimus</u> (provavelmente)

(+) No caso de colônia macho-produtora, a fêmea fértil pode ou não estar presente.

A tabela mostra que a situação da organização social é muito plástica dentro de uma mesma espécie, principalmente, lembrando-se o fato de que as colônias podem ter sido fundadas por fêmeas ligadas, ou não, à colônia-mãe.

27. Uma solução interessante, por parte de P.versicolor, foi a produção de machos apenas na fase final do ciclo; esses machos são menores que as fêmeas, embora produzidos quando a colônia atinge seu apogeu e, portanto, poderia alimentar as larvas de machos, abundantemente.

28. Foi elaborada uma curva hipotética para desenvolvimento das colônias de P.versicolor, onde se representa a ligação da colônia filha com a colônia mãe, durante alguns meses.

6. RESUMO

O presente trabalho relaciona alguns conhecimentos sobre vespas sociais do Brasil, obtidos através de estudos bibliográficos, estudos de campo e de laboratório. Os estudos de laboratório ganharam, juntamente com a revisão bibliográfica, um pouco mais de ênfase. Isso porque a principal meta foi aplicar os métodos de coleta e dissecações de colônias inteiras, em diferentes estágios de desenvolvimento - para o que as coletas foram feitas em diferentes épocas do ano, na mesma região. Esses métodos foram sugeridos, em parte, por Cumber e Richards, entre outros. As técnicas para o aproveitamento dessas sugestões foram elaboradas pelo Professor Domiciano Dias, para as mamangavas do gênero Bombus (Apidae), e sob cuja orientação desenvolveram-se as pesquisas apresentadas, em grande parte, neste trabalho.

Embora não se apresentem as análises quantitativas que poderiam testar os dados obtidos, as conclusões, obtidas indiretamente, a respeito da organização social das vespas estudadas, mostram a validade do método. Foram observadas espécies dos gêneros Polistes e Polybia.

Gênero Polistes - É um gênero de distribuição muito ampla e com mais de 200 espécies. Foram estudadas colônias de P.versicolor, P.canadensis e P.carnifex. Polistes aterrimus é referida rapidamente. Procurando verificar a estruturação social das colônias, foram utilizadas perto de 100 colônias e dissecadas cerca de 2.000 fêmeas.

As colônias de P.versicolor foram coletadas em fases de desenvolvimento, que variavam desde a colônia inicial, apenas com a população fundadora presente até a fase final, reprodutiva, quando as fundadoras de novos ninhos, e iniciadoras do ciclo seguinte, portanto, eram produzidas. As colônias de P.versicolor são pleometróticas, às vezes permanentemente. Para esta espécie, foram encontrados três tipos de colônias, na fase reprodutiva, a saber: a) colônias macho-produtoras, que produzem apenas machos, verificando-se a presença de uma fêmea poedeira não fecundada na colônia, além de muitas fêmeas fecundadas, porém, com os ovários em degenerescência; b) colônias fêmeo-produtoras, que produzem apenas fêmeas, verificando-se, pois, uma completa dominância da poedeira fecundada; c) colônias macho-fêmeo-produtoras, que produzem machos e fêmeas concomitantemente, e onde se verifica a presença de fêmeas fecundadas ou não, com os mais variados graus de desenvolvimento dos ovários.

A razão dos sexos pode ser deduzida a partir das tabelas apresentadas, sumarizando os dados. Verificou-se que em P.versicolor a fundação das colônias é por associação de fêmeas fundadoras, com 96% de fecundação. Essas fêmeas mantêm-se, ou não, ligadas à colônia-mãe. Com relação ao desenvolvimento anual da colônia, foi elaborada uma curva que mostra a ligação das colônias-filhas com a colônia-mãe, e que mostra também, a fase de produção e permanência dos machos na colônia-mãe. Em alguns casos, observou-se que a população final de um ninho realiza uma hibernação, sendo esta, na forma de um aglomerado, contendo fêmeas fecundadas e não-fecundadas, bem como alguns machos. Os aglomerados de indivíduos hibernantes ocorrem próximos à colônia materna. Um rápido estudo das formas jovens mostrou a ocorrência de cinco estágios larvais, para as populações de qualquer dos três tipos de colônias reprodutivas.

As colônias de Polistes carnifex estudadas construíram seus ninhos em associações formadas por dois ou três favos até duas ou três dezenas. Suas colônias são haplometróticas; a proporção dos sexos chega a 1:1. Verificou-se uma frequência bastante elevada de parasitas, principalmente Strepsiptera (Stylopidae, Xenos) e Hymenoptera (Ichneumonidae). As fases larvais foram, como em P.versicolor e P.canadensis, em número de cinco.

Foram localizadas colônias de P.atterrimus, cujos ninhos, em fases diferentes de desenvolvimento, prendiam-se às paredes resinificadas de uma cavidade de termiteiro arbóreo. Em uma dada cavidade, verificou-se que uma colônia permaneceu por três ciclos, pelo menos. Entre os habitantes dos ninhos de uma colônia de P.atterrimus ocorreu a presença de uma espécie não identificada, ainda, de Polistes parasita. Os termiteiros que apresentam essas cavidades escavadas por tatu, provavelmente, são arbóreos e ocorrem em região de cerrado.

Gênero *Polybia* - Foram estudados enxames ou populações de ninhos fundados recentemente. As espécies estudadas, *Polybia occidentalis* var. *scutellaris* e *Polybia sericea*, são as mais comuns nesta área do país. Ambas apresentaram enxames pleometróticos.

Em *P. occidentalis* var. *scutellaris*, registrou-se um fato muito importante entre as vespas semi-sociais: o aprovisionamento em massa. A fundação dos novos ninhos ocorreu nos meses chuvosos de fim e início de ano, quando eram, então, bem sucedidos. Os ninhos iniciais em outras épocas não chegaram a ser bem sucedidos.

Polybia nigra, que se mostrou uma espécie frequente na região, apresentou-se ligada à colônia-mãe, pelo menos até cinco meses, quando pratica a enxameação. Aliás, é difícil falar em enxameação, quando a população fundadora de nova colônia não se desliga da colônia que a produziu. A fundação das colônias novas ocorreu, também, nos meses | chuvosos.

7. BIBLIOGRAFIA

- BALLOU, H.A. (1915) - West Indian wasps. Agric. News W. Ind. Barbados 14:298 - (in Richards & Richards, 1951).
- (1934). Notes on some insect pests of the Lesser Antilles. Trop. Agriculture, Trin., 11:210-212 (in Richards & Richards, 1951).
- BEAUMONT, J. de (1945) - L'origine et l'évolution des sociétés d'insectes. Rev. suisse Zool. 52:329-338.
- BEQUAERT, J- (1918) - A revision of the Vespidae of the Belgian Congo, etc. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 39:1-384, 6 plates, 267 figs. (in Spradbery, 1965).
- (1919) - A revision of the Vespidae of the Belgian Congo, based on the collection of the American Museum Congo Expedition, with a list of Ethiopian Diplopterus wasps. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 39: 1- 384.
- (1934) - Color variation in the South American social wasp, Polistes versicolor (Olivier) (Hymenoptera, Vespidae). Rev. de Entomologia 4(2):147-157.
- (1937) - The American Polistes with prepectal suture, Their structural characters, distribution and variation. Arch. Inst. Biol. veget. 3:171-205.
- (1940) - New or Little-Known Neotropical Polistes (Hymenoptera, Vespidae). Ent. News 1:79-83.
- (1943) - Color variation in the American social wasp, Polistes canadensis (Linnaeus), with descriptions of two new forms (Hymenoptera, Vespidae). Bol. ent. venezolana 2: 107-124.

- BERLAND, L. & GRASSÉ, P.P. (1951) - Superfamille des Vespoidea (in *Traité de Zoologie*, Tome X, p. 1157).
- BERNARD, F. (1951) - Généralités sur la vie sociale (in *Traité de Zoologie*, Tome X, p. 857).
- BODENHEIMER, F.S. (1937) - Populations problems of social insects. *Biol. Rev.* 12:393-430.
- BRIAN, M.V. (1956(58) - The evolution of queen control in the social insects. *Proc. 10th int. Congr. Ent.* 2:497-502.
- CUMBER, R.A. (1951) - Some observations on the biology of the Australian wasp Polistes humilis Fabr. (Hymenoptera: Vespidae) in North Auckland (New Zealand), with special reference to the nature of the worker caste. *Proc. R. Ent. Soc. Lond. (A)* 26 (1-3): 11-16.
- DELEURANCE, E.- P. (1946). Une régulation sociale à base sensorielle périphérique: l'inhibition de la ponte des ouvrières par la présence de la fondatrice chez les Polistes (Hyménoptères Vespides). *C.R. Acad. Sci., Paris* 223:871-872.
- (1947) - Le cycle évolutif du nid de Polistes (Hyménoptères Vespides). *C.R. Acad. Sci., Paris* 224:228-230.
- (1948a). Sur le cycle biologique de Polistes (Hyménoptères Vespides). *C.R. Acad. Sci., Paris* 226:601-603.
- (1948b) - Le comportement reproducteur est indépendant de la présence des ovaires chez Polistes (Hyménoptères Vespides). *C.R. Acad. Sci., Paris* 227:866-867.
- (1949) - Sur le déterminisme de l'apparition des ouvrières et des fondatrices-filles chez les Polistes (Hyménoptères Vespides). *C.R. Acad. Sci., Paris* 228:303-304.

- (1950a) - Sur le mécanisme de la monogynie |
fonctionnelle chez les Polistes (Hyménoptères Vespides)
C.R.Acad.Sci., Paris 230:782-784.
- (1950b) - Sur la nature et le déterminisme du
couvain abortif chez les Polistes (Hym.Vesp.).C.R.Acad.
Sci., Paris 231:1565-1567.
- (1952a) - Étude de cycle biologique du couva-
in chez Polistes. Les phases ("couvain Normal" et "cou-
vain abortif". Behaviour 4: 104-115.
- (1952b) - Le polymorphisme social et son dé-
terminisme chez les guêpes. Colloq. int.Cent.nat.Rech.
Sc.Paris 34:141-156.
- (1954) - Analyse du comportement bâtisseur |
chez Polistes (hym.Vesp.). L'activité bâtisseur d'ori-
gine "interns". Coll.Int.sur l'Instinct,Fondation Sin-
ger-Polignac.
- (1955a) - Contribution à l'étude biologique
des Polistes (Hym.Vesp.). II. Le cycle évolutif du
couvain. Insect. soc. 2:285-302.
- (1955b) - L'influence des ovaires sur l'acti-
vité de construction chez les Polistes (Hym.Vesp.).
C.R.Acad.Sci., Paris 241:1073-1075.
- (1957a). Contribution à l'étude biologique des
Polistes (Hym.Vesp.). 1. L'activité de construction.
Ann.Sci.nat.Zool. (11) 19:91-222.
- (1957b) - Contribution à l'étude biologique
des Polistes (Hym.Vesp.).I.L'activité de construction
Behaviour 11:67-84.
- DIAS, D. (1960) - Procedures for Handling Preserved Bumblebee
Specimens for Population Studies. Turtox Nwes 38(10):
252-255.
- (1964-68) - (Informações pessoais)

- DUCKE, A. (1910) - Révision des guêpes sociales polygames d'Amerique. Ann.Mus.nat.Hungarici 8:449-544.
- (1914) - Über Phylogenie und Klassifikation der sozialen Vespiden. Zool.Jahrb. JenaAbt. f.Syst. 36:303-330.
- EMERSON, A.E. (1939) - Populations of Social Insects. Ecol. | Monogr. 9:287-300.
- ENTEMAN, W.M. (1904) - Coloration in Polistes. Carnegie Insti-
tution of Washington. (Publication Nº 19) 88 pp..
- EVANS, H.E. (1956) - The evolution of social life in wasps. | Proc. 10th int. Congr.Ent. 2:449-457.
- F.A.P.E.S.P. (1964) - Relatório enviado em 1964 por Vilma Mau-
le Rodrigues.
- FLANDERS, S.E. (1953) - Caste determination in the social Hyme-
noptera. Sci.Mon. 76:142-148.
- (1957) - Regulation of caste in social Hymenop-
tera. J.N.Y.ent.. Soc. 65:97-105.
- (1962) - Physiological prerequisites of social
reproduction in the Hymenoptera. Insect. soc.9:375-
388.
- GERVET, J. (1956). L'action des températures différentielles
sur la monogynie fonctionnelle chez les Polistes (Hym.
Vesp.). Insect. soc. 3:159-176.
- (1957a). Variations de la fécondité chez Polistes
gallicus L. (Hyménoptères Véspides). C.R.Acad.Sci.,
Paris 244: 130 - 133.
- (1957b) Sur le cycle journalier de ponte de Polis-
tes gallicus L. (Hyménoptères Véspides).C.R.Acad.Sci.,
Paris 244:246-249.

- (1957c). Sur la corrélation taille-fécondité chez Polistes gallicus L. (Hyménoptères Vespides). C.R.Acad. Sci., Paris 245:108-110.
- (1962). Étude de l'effet de groupe sur la ponte | dans la société polygine de Polistes gallicus L. (Hymén.Vesp.). Insect. soc. 9:231-263.
- (1964a). Essai d'analyse élémentaire du comportement de ponte chez la guêpe Poliste P.gallicus L. (Hymén. Vesp.). Insect. soc. 11:21-40.
- (1964b). La ponte et sa régulation dans la société polygine de Polistes gallicus L. (Hym. Vesp.). Ann. Sci. nat.
- HAMILTON, W.D. (1968) - comunicação pessoal
- HELDMANN, G., (1936). Über das Leben auf Waben mit mehreren überwinterten Weibchen von Polistes gallica L. Biol. Abl. 56:389-400.
- IHERING, H.von (1896). L'état des guêpes sociales du Brésil. Bull.Soc.zool. France 21:159-162.
- (1904). As Vespas Sociais do Brasil. Rev.Mus. Paulista 6:9-309.
- JAY,C. (1961). Laboratory rearing and life history studies of the honey bee. Lecture Cent. Ass.Bee-Keepers,Oct.11, 1961.
- KERR,W.E. (1951)- Bases para o estudo da genética de populações dos Hymenoptera em geral e dos Apini Sociais em particular. Ann.E.S.A.L.Q. 8:219-354.
- (1966) - Determinação das castas no gênero Melipona. Programa e Resumos, Reunião Anual da S.B.G.
-& NIELSEN, R.A. (1967)- Sex Determination in Bees (Apinae). J. apic.R. 4(1):3-9.

- LIGHT, S.F. (1942-43). The determination of castes of social insects. Quart Rev. Biol. 17:312-326; 18:46-63
- LUCAS, H. (1867) . Quelques remarques sur les nids des Polybia scutellaris et liliae Hyménoptères sociaux de la tribu des Vespides. Ann. Soc.ent. France (4)7:365-370
- MARCHAL, P. (1896). La reproduction et l'évolution des guêpes sociales. Arch. Zool.exp.gén. (3) 4:1-100.
- (1897). La castration nutritive chez les Hyménoptères sociaux. C.R.Soc.Biol. 1897:556-557.
- MONTAGNER, H. (1963). Contribution à l'étude du déterminisme des castes chez les Vespides. C.R.Soc.Biol. Paris 157: 147-150.
- MORIMOTO, R. (1954) - On the nest development of Polistes chinensis antennalis Pérez. I-III. (Studies on the social Hymenoptera of Japan. III-V) Sci.Bull.Fac.Agric. Kyushu Univ. 14:337-353, 511-522, 523-533.
- (1960a) - Polistes wasps as a natural enemies of agricultural and forest pests. I, II. (Studies on the social Hymenoptera of Japan. X, XI.) Sci Bull. Fac. Agric. Kyushu Univ. 35:109-116, 117-132.
- (1960b)- Polistes wasps as a natural enemies of agricultural and forest pests. I, II. (Studies on the social Hymenoptera of Japan. X, XI.) Sci.Bull. Fac. Agric.Kyushu Univ. 35:109-116, 117-132.
- (1961). Polistes wasps as natural enemies of agricultural and forest pests.III. (Studies on the social Hymenoptera of Japan.XII.) Sci.Bull.Fac.Agric. Kyushu Univ. 36:243-252.

- NOGUEIRA NETO, P. (1954) - Notas bionômicas sôbre Meliponídeos
Arq.Mus.Nac. 42:419-452.
- PARDI, L. (1937). Sull'origine del glicogeno nei corpi grassi durante la ninfosi di Polistes gallicus L. (Hymenoptera, Vespidae). Monit. Zool. Ital. 48:276-278.
- (1938). Origine e comportamento del glicogeno nei corpi grassi di Polistes gallicus L. (Hymenoptera, Vespidae). Arch.Ital. Anat.Embriol. 40:281-300.
- (1940). Ricerche sui Polistini. I. Polyginia vera ed apparente in P.gallicus L. P.V.Soc.tos.Sci.nat. 49:3-9.
- (1941a). Ricerche sui Polistini. II. Nota sui Polistini della campagna pisana. P.V.Soc.tosc. Sci.nat. 50:3-7.
- (1941b). Ricerche sui Polistini III. Ancora sulla polyginia iniziale di Polistes gallicus (L.) e sul comportamento delle femmine associate fino alla schiusa delle prime operaie. (Nota preliminare) P.V.Soc.tosc. Sci. nat. 50:3-15.
- (1942a). Ricerche sui Polistini. IV. Note critiche sulla nidificazione di P.gallicus (L.) e di Polistella bischoffi Weyrauch. P.V.Soc. tosc. Sci.nat. 51:8-13.
- (1942b). Ricerche sui Polistini. V. La polyginia iniziale di P.gallicus (L.). Bull. Ist.Univ.Bologna 15:1-106.
- (1946). Ricerche sui Polistini. VII. La "dominanza" e il ciclo ovarico annuale in P.gallicus (L.) Bull. Ist. Ent. Univ.Bologna 15:25-84.
- (1947a). Ricerche sui Polistini. IX. Polyginia eccezionale in Polistes (Leptopolistes) omissus Weyrauch. P.V.Soc.tosc.Sci.nat. 54:3-7.

- (1947b) Beobachtungen über das interviduelle Verhalten bei P.gallicus. Untersuchungen über die Polistinae, N° 10. Behaviour 1:138-172.
- (1948a). Ricerche sui Polistini. XI. Sulla durata della permanenza delle femmine nel nido e sull'accrescimento della società in P.gallicus L. P.V.Soc.tosc. Sci.nat. 55:3-15.
- (1948b). Dominance order in Polistes wasps. Physiol. Zool.. 21:1-13.
- (1950a). Recenti ricerche sulla divisione di lavoro negli Imenotteri sociali, Boll.Zool. (suppl.) 17:17-66.
- (1950b). Dominazione e gerarchia in alcuni Invertebrati. Colloq. int.Centr.nat.Rec.sci., Paris 34:183-197.
- (1951). Studio della attività e della divisione di lavoro in una società di Polistes gallicus (L.) dopo la comparsa delle operaie. (Ricerche sui Polistini. XII.) Arch.zool.(ital.) 36:363-431.
- RAU, P. (1940). Cooperative nest founding by wasp, Polistes annularis Linn. Ann.ent. Soc.Amer. 33:617-620.
- (1941) - The swarming of Polistes wasps in Temperate regions. Ann.Ent.Soc.Am. 34:580-584.
- RICHARDS, O.W. (1953). The Social insects. London: MacDonald & Co.
-&RICHARDS, M.J. (1951). Observations on the social wasps of South America (Hymenoptera, Vespidae). Trans. R. ent. Soc.Lond. 102:1-170.
- ROUBAUD, E. (1916). Recherches biologiques sur les guêpes solitaires et sociales d'Afrique. La genèse de la vie sociale et l'évolution de l'instinct maternel chez les Vespides. Ann.Sci.nat. (10) 1: 1-160.

- SAKAGAMI, S.F. & FUKUSHIMA, K. (1957a) - Some biological observations on a hornet, Vespa tropica var. pulchra (Du Buysson), with special reference to its dependence | on Polistes wasps. Treubia 24:73-82.
-&..... (1957b)- Vespa dybowskii André as a facultative temporary social parasite. Insect. soc. 4: 1-12.
-&..... (1958)- Le parasitisme social chez les guêpes et les bourdons. Mitt. Schweiz. ent. Ges., Zurich 31 Fest-schrift 1858-1958: 168-176.
- SCHEVEN, J. (1958) - Beitrag zur Biologie der Schmarotzerfeldwespen Sulcopolistes atrimandibularis Zimm., S. semenowi F.Morawitz und S. sulcifer Zimm. Insect.soc. | 5:409-437.
- SIEBOLD, C.Th. von (1871) - Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden, I. Ueber die bei Polistes wahrzunehmende Parthenogenesis. II. Parthenogenesis bei Vespa holsatica. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann.
- SPRADBERY, J.Ph. (1965). The social organization of wasp communities. Symp.Zool.Soc.Lond. 14:61-96.
- STRAMBI, A (1965a) - Dynamique de la fonction ovarienne chez les Polistes (Hym.Vesp.). Cas de l'ouvrière. C.R. | Acad. Sc.Paris, 260:4599-4601.
- (1965b) - Influence du parasite Xenos vesparum Rossi (Strepsiptères, Stylopides) sur les cellules neurosécrétrices de la pars-intercerebralis de leur hôte Polistes gallicus L. (Hym., Vespides). Actes du V^e Congrès U.I.E.I.S., Toulouse.
- (1965c)- Essai d'analyse de la dynamique ovarienne chez les guêpes Polistes (P.gallicus et P.nimpha Christ.) en activité reproductrice, Insectes Sociaux 12 (1):1-18.

..... (1966) - Action de Xenos vesparum Rossi (Strepsiptère) sur la neurosécrétion des fondatrices filles de Polistes gallicus L. (Kym., Vespide) en diapause. C.R. Acad. Sc. Paris, 263:533-535.

..... (1967)- Effets de la disparition du parasite | Xenos (Insectes Strepsiptères) sur la neurosécrétion protocérébrale de son hôte Polistes (Hym., Vespides). C.R.Acad. Sc. Paris, 264:2646-2648.

TELLES, M.M. da Costa - (não publicado).

WEST, M.J. (1967). Foundress associations in Polistine wasps: Dominance hierarchies and evolution of social behavior Science 157 (3796): 1584-1585.

WEYRAUCH, W. (1935)- Dolichovespula und Vespa. Vergleichende Übersicht über zwei wesentliche Lebensstypen bei sozialen Wespen. Mit. Bezugnahme auf die Frage nach der Fortschritlichkeit tierischer Organization. Biol. Zbl. 55:484-524. (in RICHARDS, 1953).

WHEELER, W.M. (1919) - The parasitic Aculeata, a study in evolution. Amer. Phil. Soc. 58:1-40.

..... (1922). Social life among the insects. 2. Wasp solitary and social. Sci. Mon. 15:67-131.

..... (1928). The social insects. their origin and evolution. New York: Harcourt; London: Kegan Paul.

WHITE, A. (1841) - Description of a South American wasp | which collects honey, Ann. Mag. nat. Hist. 7:315-322.

WILLIAMS, F.X. (1919) - Philippine wasp studies. 2. Descriptions of new species and life history studies. Bull. Exp. Sta. Hawaii Sugar Planters' Ass. 14:19-186.

..... (1928) - Studies in tropical wasps, their hosts and associates. Bull. Exp. Sta. Hawaii Sugar Planters' Ass. 19:1-174.

YOSHIKAWA, K. (1957). A brief note on the temporary polygyny in Polistes fadwigae Dalla Torre, the first discovery in Japan. Ecological studies of Polistes wasps. III. Mushi 30:37-39.

..... (1962). II. Geographical distribution and its ecological significance. J.Biol. Osaka City Univ. 13:19-43.

..... (1963)- Introductory studies on the life economy of Polistine Wasps. II. Superindividual stage. 3. Dominance order and territory. J.Biol., Osaka City Univ. 14:55-61.

..... (1963a) - Introductory studies on the life economy of Polistine Wasps. IV. Analysis of social organization. J.Bio., Osaka City Univ. 14:67-85.

ZIKAN, J.F. (1949) - O gênero Mischocyttarus Sauss. com a descrição de 82 espécies novas. Bol. Parq.Nacion. Itatiaia 1:1-251.

8. AGRADECIMENTOS

Os agradecimentos da autora ficam expressos a seguir e pede-se que as possíveis omissões sejam relevadas, pois, é grande o número de pessoas ou instituições a quem deveriam ser endereçados tais agradecimentos.

1. Professor Domiciano P.de Souza Dias, sob cuja orientação as pesquisas desenrolaram-se, e a quem se deve, pois, o rumo tomado. Pela orientação, pela facilitação no uso de trabalhos especializados de sua biblioteca particular e pelas inúmeras informações transmitidas no decorrer dos estudos, a autora testemunha seu reconhecimento.

2. Dr. Erasmo Garcia Mendes, por encarregar-se da orientação do presente trabalho, na sua fase de confecção, ou seja, na metodologia de apresentação e pela correção parcial do manuscrito. Os agradecimentos tornam-se maiores, quando se registra a linha de trabalho tão diferente do Prof. Erasmo.

3. Dr. W.E.Kerr, pela decisiva orientação e revisão na fase final do trabalho. Também, pelo auxílio na parte referente à indicação de bibliografia.

4. Dr. W.E.Kerr, por ter encaminhado os primeiros interesses da autôra no rumo dos insetos sociais, quando estudante dos cursos básicos.

5. Dr.W.E.Kerr, possibilitando a participação da candidata na sua equipe de trabalho que visitou a região Amazônica, em expedição realizada em janeiro de 1963; possibilitando a coleta de material da região de Manaus, que pôde servir à determinação de espécies e sua distribuição geográfica.

6. Dr. W.Hamilton, por ceder parte de sua bibliografia especializada para a realização de cópias e por informações prestadas pessoalmente.

7. Direção da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Rio Claro, auxiliando até na orientação direta do trabalho.

8. Departamento de Zoologia da Secretaria da Agricultura do Estado de São Paulo, na pessoa do Dr. P.E.Vanzolini, permitindo o uso de coleção do museu, bem como pelo empréstimo de obras da biblioteca.

9. Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, pelo auxílio prestado no início das pesquisas, em 1964, através do Prof. Domiciano Dias.

10. Regente da Cadeira de Zoologia, Dr. Walter Narchi, permitindo inteira dedicação à pesquisa, na fase final do trabalho.

11. Departamento de Biologia Geral e Educacional, pelo auxílio imenso prestado através do Dr. A.Buschinelli, permitindo a confecção parcial dos gráficos pelo seu desenhista.

12. Estagiárias do Departamento de Zoologia do ano de 1967, Maria José Hebling e Vera Lúcia Letízio, pelo auxílio na obtenção de dados a respeito das populações em fase imatura.

13. Ao Serviço de Fotografia da Faculdade pelo real esforço realizado, no sentido bem atender aos professores.

14. Administradores do Horto Florestal "Navarro de Andrade", na pessoa do Dr. R.F. Guimarães, permitindo a realização de observações e de coletas das colônias localizadas na área do Horto.

15. Aos administradores do Rio Claro Country Club, | Fazenda Paraíso, Fazenda São José e Fazenda Santa Rosa, pela permissão de observações ou coletas de ninhos nas áreas sob sua responsabilidade.

16. Finalmente, ao aluno Evaldo Ragonha pelo auxílio prestado através da execução de gráficos; ao trabalho de datilografia | inicial, a cargo da funcionária do Departamento de Zoologia, Maria José Leme. E, também, ao trabalho final de datilografia a cargo da Sra. Creusa Camargo Neves Giovanni.