

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

**Diferenciação de castas e aspectos relacionados ao ciclo colonial de algumas vespas do Brasil.  
(Hymenoptera, Vespidae, Epiponini)**

**MÁRIO VALENTIM BAIO**

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

**RIBEIRÃO PRETO/SP**

**2002**

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

**DEDALUS - Acervo - FFCLRP**

**Diferenciação de castas e aspectos relacionados ao ciclo colonial de algumas vespas do Brasil.  
(Hymenoptera, Vespidae, Epiponini)**

**MÁRIO VALENTIM BAIO**

**Orientador: Prof. Dr. Ronaldo Zucchi**

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

**RIBEIRÃO PRETO/SP**

**2002**

## AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Ronaldo Zucchi pela orientação, amizade e pela oportunidade proporcionada.

Ao Sidnei Mateus pela amizade e auxílio nas coletas.

Aos amigos do laboratório: Fernando Noll, Marcio Pereira, Rita Mechi, Eunice Mattos, Ivelize e Fábio Nascimento, Gustavo Gama, Sergio Andena, Selma Bellusci, Michele Moraes, Rogério Pereira, Leonardo Gioli, Cristiane Faustino e muitos outros pelo companheirismo.

A todos os austríacos que por aqui passaram Stefan, Michael, Hannilia, Ursola, Júlia, Gudrun, Dirk e Verônica pela amizade.

Ao Profa. Dra. Luci Rolandi Bego pelo incentivo.

A minha esposa, meu filho e meus pais pelo carinho e incentivo.

Ao Departamento de Biologia, Setor Ecologia da FFCLRP-USP pelo espaço e material cedidos.

A Coordenação do Curso de Entomologia.

À FAPESP pelo auxílio financeiro.

## RESUMO

As vespas sociais neotropicais pertencentes a tribo Epiponini (Hymenoptera: Vespidae) são importantes no estudo da evolução do comportamento social pelo fato de suas colônias serem poligínicas (=várias rainhas), as castas apresentarem um gradiente de padrões de diferenças - desde castas morfologicamente incipientes até distintas - e a eventual presença de formas intermediárias de fêmeas não inseminadas que apresentam ovários desenvolvidos a ponto de produzirem ovos que possam ser botados. Estudos comportamentais revelaram a ocorrência de uma diminuição cíclica no número de rainhas, o que provoca um aumento nas relações de parentesco entre os indivíduos da população, até que a colônia atinja a monoginia. Esse fenômeno, chamado de oligoginia cíclica, é extremamente importante para que os conflitos de interesses entre as castas, previstos na teoria de *Kin-selection*, sejam solucionados. Este trabalho teve como objetivo principal identificar os diferentes tipos de diferenças morfológicas e fisiológicas entre as castas, suas variações e detalhes do comportamento social em diferentes fases do ciclo colonial. Para esse fim, foram utilizadas análises morfométricas e de desenvolvimento ovariano das fêmeas, associadas a análises estatísticas multivariadas em seis espécies (*Brachygrastra augusti*, *Metapolybia docilis*, *Agelaia pallipes*, *Brachygrastra lecheguana*, *Pseudopolybia vespiceps* e *Protonectarina sylveirae*) e observação de comportamentos em duas espécies (*Propolybia exigua* e *Metapolybia docilis*). Os resultados obtidos mostraram que apenas em *Metapolybia docilis* e *Agelaia pallipes* as intermediárias estão ausentes durante todo o ciclo colonial. O número de rainhas variou nas colônias analisadas, havendo em alguns casos uma correlação com as diferentes fases do ciclo colonial. De uma forma geral, há uma nítida divisão de trabalho entre os grupos - Rainhas tem função de fazer postura e intermediárias e operárias de fazer a construção e manutenção do ninho, defende-lo e cuidar dos imaturos. Intermediárias de *Propolybia exigua* botam ovos e fazem auto-oofagia. Este fato pode estar relacionado com alimentação das larvas da colônia. Em *Metapolybia docilis* as operárias jovens (1-5 dias) permanecem a maior parte do tempo sem atividade e são mais subordinadas as rainhas; operárias de meia idade (11-30 dias) cuidam dos imaturos e fazem a manutenção e defesa do ninho e; operárias mais velhas (26-40 dias) fazem forrageamento. Finalmente, considerações morfométricas e a ocorrência das intermediárias e sua função em diferentes taxa de vespas são discutidos.

## ABSTRACT

The Epiponini, neotropical social wasps (Hymenoptera: Vespidae), are important in the study of the evolution of social behavior because their colonies are polygynic (=many queens), castes present a wide range of morphological differences - from incipient castes to morphological distinct ones - and the occasional presence of intermediates forms of uninseminated females that present enough ovary development to lay eggs. Another aspect that calls attention is the cyclical decreasing in queen number until monogyny. Such fact has direct effect on the increasing of the genetic relationship among individuals in a population. Such phenomenon, the cyclical oligogyny, is extremely important to solve the interest conflicts between castes, as predicted by the Kin-selection theory. This work had the main purpose to identify the various types of morphological and physiological differences between castes, their variations and detail of the social behavior in different phases of the colonial life cycle. For such, morphological analyses and of ovary development studies, associated with multi-varied statistical analyses in six species (*Brachygrastra augusti*, *Metapolybia docilis*, *Agelaia pallipes*, *Brachygrastra lecheguana*, *Pseudopolybia vespiceps* and *Protonectarina sylveirae*) and observation of behaviors in two (*Propolybia exigua* and *Metapolybia docilis*) were performed. The results showed that just in *Metapolybia docilis* and *Agelaia pallipes* the intermediates are absent during the whole colonial life cycle. The number of queens varied in the analyzed colonies, in some cases, with a correlation in the different phases of the cycle. In a general way, there is a clear work division among the groups tasks - Queens have function of oviposition and intermediates and workers of construction and maintenance of the nest, defense, and brood care. Intermediates of *Propolybia exigua* lay eggs and ate them themselves. This fact can be related to the feeding of the colony's larvae. In *Metapolybia docilis* the young workers (1-5 days) stay most of the time without activity and they are more subordinate to the queens; workers of stocking age (11-30 days) take brood care the maintenance and defense of the nest and; workers older (26-40 days) foraging. Finally, morphological considerations and the occurrence of intermediates and their role in different wasps taxa are discussed.

INTRODUÇÃO	1
OBJETIVOS	4
MATERIAL	5
MÉTODOS	6
1.- Ciclo Colonial.	6
1.1.- Idade relativa das colônias	6
1.2.- Idade relativa dos adultos	6
1.3.- Demografia da colônia	6
2.- Diferenciação de castas.	6
2.1.- Análise morfológica	6
2.2.- Análise anatômica interna.	7
2.2.1.- Inseminação	7
2.2.2.- Desenvolvimento ovariano.	8
3.- Estudo e caracterização dos comportamentos.	8
4.- Análises Estatísticas	9
RESULTADOS E DISCUSSÃO	11
1- <i>Brachygastra augusti</i>	11
1.1 - Ciclo Colonial	11
1.2 - Classificação das fêmeas de <i>Brachygastra augusti</i> .	12
1.2.1 - Desenvolvimento ovariano e inseminação.	12
1.3 - Idade relativa dos adultos.	12
1.4 - Diferenciação de castas.	14
1.4.1.- Análise Discriminante Canônica	14
1.4.2.- Análise discriminante Stepwise	21
1.4.3 - Análise dos Componentes Principais (PCA): rainhas, operárias e intermediárias	24
1.4.4.- Distância Generalizada de Mahalanobis	26
2 - <i>Metapolybia docilis</i>	27
2.1 - Ciclo Colonial	27
2.2 - Classificação das fêmeas de <i>Metapolybia docilis</i> .	28
2.2.1 - Desenvolvimento ovariano e inseminação.	28
2.3 - Idade relativa dos adultos	28
2.4 - Diferenciação de castas	30
2.4.1 Análise Discriminante Canônica	30
2.4.2 - Análise discriminante Stepwise	35
2.4.3 - Análise dos Componentes Principais (PCA): rainhas, operárias e intermediárias.	38
2.4.4 - Distância Generalizada de Mahalanobis	39
2.5 - Comportamento	40
2.5.1 - Elenco comportamental	40
2.5.2 - Estudo do comportamento	41
2.5.3 Comportamento das castas de <i>Metapolybia docilis</i> em diferentes fases do ciclo colonial	48
2.5.4 -Estudo do comportamento de operárias de acordo com a idade	49
3 - <i>Agelaia pallipes</i>	54
3.1 - Ciclo Colonial	54
3.2 - Classificação das fêmeas de <i>Agelaia pallipes</i> .	54
3.2.1 - Desenvolvimento ovariano e inseminação	54
3.3 - Idade relativa dos adultos	55
3.4 - Diferenciação de castas	56
3.4.1 Análise Discriminante Canônica	56
3.4.2 - Análise discriminante Stepwise	60
3.4.3 - Análise dos Componentes Principais (PCA): rainhas, operárias e intermediárias	62

3.4.4 - Distância Generalizada de Mahalanobis	64
4 – <i>Brachygastra lecheguana</i>	65
4.1 - Ciclo Colonial	65
4.2 - Classificação das fêmeas de <i>Brachygastra lecheguana</i>	65
4.2.1 - Desenvolvimento ovariano e inseminação	65
4.3 - Idade relativa dos adultos	66
4.4 - Diferenciação de castas	67
4.4.1 Análise Discriminante Canônica	67
4.4.2 - Análise discriminante Stepwise	73
4.4.3 - Análise dos Componentes Principais (PCA): rainhas, operárias e intermediárias.	76
4.4.4 - Distância Generalizada de Mahalanobis	78
5 – <i>Pseudopolybia vespiceps</i>	79
5.1 - Ciclo Colonial	79
5.2 - Classificação das fêmeas de <i>Pseudopolybia vespiceps</i>	79
5.2.1 - Desenvolvimento ovariano e inseminação	79
5.3 - Idade relativa dos adultos	80
5.4 - Diferenciação de castas	81
5.4.1 Análise Discriminante Canônica	81
5.4.2 - Análise discriminante Stepwise	86
5.4.3 - Análise dos Componentes Principais (PCA): rainhas, operárias e intermediárias	88
5.4.4 - Distância Generalizada de Mahalanobis	90
6 – <i>Protonectarina sylveirae</i>	91
6.1 - Ciclo Colonial	91
6.2 - Classificação das fêmeas de <i>Brachygastra augusti</i>	91
6.2.1 - Desenvolvimento ovariano e inseminação	91
6.3 - Idade relativa dos adultos	92
6.4 - Diferenciação de castas	93
6.4.1 Análise Discriminante Canônica	93
6.4.2 - Análise discriminante Stepwise	97
6.4.3 - Análise dos Componentes Principais (PCA): rainhas, operárias e intermediárias	99
6.4.4 - Distância Generalizada de Mahalanobis	100
7– <i>Protopolybia exigua</i>	101
7.1 – Elenco comportamental	101
7.2 – Estudo do comportamento	102
7.3 – Considerações gerais sobre os padrões de comportamento das castas de <i>Protopolybia exigua</i> em diferentes fases do ciclo colonial	109
	112
8 - Considerações gerais sobre os Epiponini	
8.1 – Morfometria e ciclo colonial	112
8.2 – Fêmeas intermediárias	115
CONCLUSÕES	118
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	121

## INTRODUÇÃO

Atualmente a classificação mais utilizada da família Vespidae é a de Carpenter (cf. Carpenter 1987, 1991; Carpenter & Rasnitsyn, 1990). Desse modo, aos Vespidae pertencem as seguintes subfamílias: Priorvespinae, Euparagiinae, Masarinae, Eumeninae, Stenogastrinae, Polistinae e Vespinae, cujo cladograma está representado na Figura 1.

O material trabalhado, pertence à subfamília Polistinae que, atualmente, é composta das tribos e gêneros especificados na Tabela I.

Embora a distribuição geográfica dos Epiponini seja ampla, indo da Argentina até os Estados Unidos, deve-se notar que é no território brasileiro que essas vespas atingem sua diversidade máxima, tanto ao nível genérico quanto específico. De fato, no Brasil, os Epiponini são as vespas sociais dominantes, caracterizando-se por notável irradiação adaptativa (Jeanne 1975, 1980).

Dentre as características bionômicas mais importantes dos Epiponini, contam-se a poliginia e a multiplicação de colônias por enxameio sendo que, o último característico lhes garante na literatura o rótulo de "swarm-founding polistine" (Hölldobler & Wilson, 1977; Jeanne, 1980). Por outro lado, sua organização social baseada na poliginia foi considerada surpreendente, especialmente após o aparecimento da teoria da seleção por parentesco (kin-selection theory) proposta por Hamilton (1963; 1964 a, b), pois, aparentemente, a poliginia contrariava alguns dos pressupostos da proposta desse autor (V. porém, as implicações ref. oligoginia cíclica rev., in Turillazi & West- Eberhard, 1996). Mas, após as pesquisas de vários autores, West-Eberhard (1973, 1975, 1978 a, b; 1990); Jeanne (1980); Ross & Matthews (1991); Noll & Zucchi (2002); Nascimento *et al.* (in press), entre vários outros aspectos novos, hoje se sabe que a poliginia dos Epiponini, nem sempre é permanente. Com efeito, em *Metapolybia aztecoides* a poliginia oscila de acordo com o ciclo da colônia, atingindo níveis muito baixos (oligoginia ou monoginia) por ocasião da produção de novas rainhas (West-Eberhard, 1973, 1978a; Gastreich, *et al.*, 1993; Noll & Zucchi, 2000). Desse modo, apenas poucas rainhas transmitem seus genes à nova geração de rainhas-filhas, o que concorda admiravelmente bem com as condições que permitem a aplicação dos pré-requisitos da "kin-selection".

Um dos aspectos mais intrigantes dos Epiponini é, sem dúvida, a presença das chamadas intermediárias (fêmeas não inseminadas com ovários desenvolvidos). Em algumas espécies de vespas Richards (1971, 1978) menciona que algumas intermediárias são, na verdade, um estágio no desenvolvimento de rainhas. Já Simões (1977) e Noll *et al.* (1996) sugerem que as intermediárias de *Protopolybia exigua* são operárias que desenvolvem seus ovários enquanto cuidam da cria, podendo eventualmente realizar postura e posteriormente, com as atividades forrageadoras, os ovários se degeneram. Em geral, estas fêmeas são características em grupos com pouca diferenciação de castas, mas Zucchi *et al.* (1996) consideram-nas de forma abrangente e, desse modo, até mesmo espécies com castas bem diferentes (p. ex. *Agelaia vicina*) contendo fêmeas com síndrome de rainhas e não inseminadas, também são consideradas intermediárias. No entanto, só observações diretas poderão



mostrar qual é realmente a função destas intermediárias nos Epiponini e, se esta é constante durante todo o ciclo colonial.

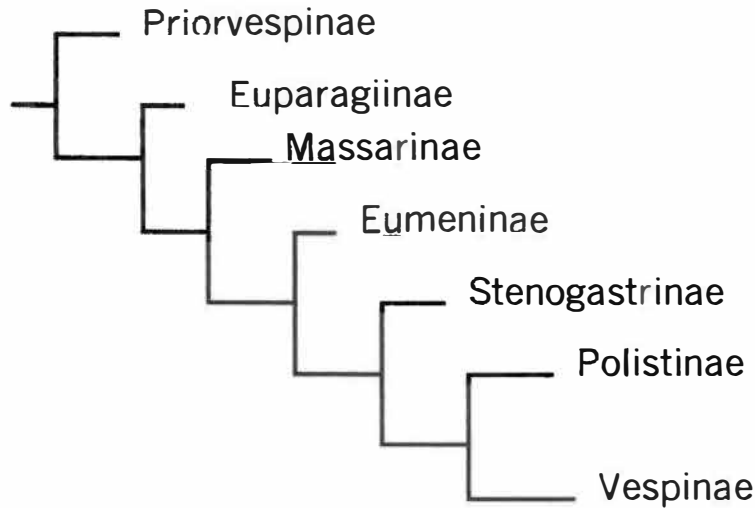


Figura 1 - Cladograma das sub-famílias de Vespidae segundo Carpenter & Rasnitsyn (1990).

Tabela I - Classificação tribal dos Polistinae e principais aspectos de sua distribuição geográfica (ref. Carpenter, 1993:146).

TRIBO	COMPOSIÇÃO	DISTRIBUIÇÃO
Polistini	<i>Polistes</i>	Cosmopolita exceto Nova Zelândia
Mischocyttarini (nova tribo)	<i>Mischocyttarus</i>	Argentina até sudeste e oeste dos Estados Unidos, Columbia Britânica
Ropalidiini	<i>Ropalidia</i> , <i>Parapolybia</i> , <i>Polybioides</i> , <i>Belonogaster</i>	Austrália, África sub-Sahara, Península Arábica, Trópicos Orientais, China, Coréia, Japão, Irã, África Equatorial, Índia
Epiponini (= Polybiini)	<i>Apoica</i> , <i>Agelaia</i> (= <i>Stelopolybia</i> ), <i>Angiopolybia</i> , <i>Pseudopolybia</i> , <i>Parachartergus</i> , <i>Leipomeles</i> , <i>Marimbonda</i> , <i>Chartegellus</i> , <i>Nectarinella</i> , <i>Protopolybia</i> (= <i>Pseudochartergus</i> ), <i>Polybia</i> , <i>Protonectarina</i> , <i>Charterginus</i> , <i>Chartergus</i> , <i>Brachygastra</i> , <i>Synoecoides</i> , <i>Epipona</i> , <i>Synoeca</i> , <i>Asteloeca</i> , <i>Clypearia</i> , <i>Occipitalia</i> , <i>Metapolybia</i>	Argentina até sudeste dos Estados Unidos ( <i>Polybia</i> e <i>Brachygastra</i> ocorrem no Texas e Arizona)

Os estudos do comportamento dos Epiponini esbarram em várias dificuldades: 1) agressividade das vespas; 2) ninhos geralmente cobertos por envelope; e 3) ninhos geralmente em locais de difícil acesso, etc. Por essas razões, salvo casos muito especiais que envolveram observações diretas (Simões, 1977; Naumann, 1970; Forsyth, 1978; Hunt *et al.*, 1995; West-Eberhard, 1978a; Jeanne *et al.*, 1988, Herman *et al.*, 2000; Nascimento *et al.*, in press) as observações do

comportamento dos Epiponini, ainda podem ser consideradas como preliminares, especialmente porque envolvem apenas um exíguo número de espécies e observações bastante concentradas. Além disso, a literatura sobre a bionomia de Epiponini não registra dados quantitativos de comportamentos em função das diferentes fases do ciclo colonial

A despeito das posições críticas de Carpenter & Ross (1984) e Kojima (2000), os estudos de Richards & Richards (1951) demonstram que muitos aspectos da bionomia dos Epiponini podem ser obtidos através da análise de amostragens populacionais coletadas diretamente dos ninhos.

Com relação à diferenciação de castas, propriamente dita, os Epiponini apresentam: a) dimorfismo completo, rainhas maiores e operárias menores, estéreis (*Agelaia vicina*, von Ihering, 1903; Sakagami *et al.*, 1996; Baio *et al.*, 1998; *Agelaia areata*, Jeanne & Fagen, 1974; *Agelaia flavipennis*, Evans & West-Eberhard, 1970; *Protonectarina sylveirae*, Shima *et al.*, 1996b); b) dimorfismo completo, rainhas maiores e operárias menores, com intermediárias (*Protopolybia acutiscutis* citado como *P. pumila*, Naumann, 1970; *Protopolybia exigua*, Simões, 1977; Noll *et al.*, 1996; *Epipona guerini*, Hunt *et al.*, 1996); c) rainhas menores e operárias maiores, estéreis (*Polybia dimidiata*, von Ihering, 1903; Maule-Rodrigues & Santos, 1974; Shima *et al.*, 1996a; *Apoica flavissima*, Shima *et al.*, 1994; *A. pallens*, Pellegrini, 1996 (v. também Jeanne *et al.*, 1995); *Polybia emaciata*, Hebling & Letizio, 1973; *Pseudopolybia difficilis*, Jeanne, 1996) e d) rainhas e operárias morfologicamente semelhantes, com intermediárias: *Pseudopolybia vespiceps* (Shima *et al.*, 1998), *Parachartergus fraternus* *Angiopolybia sp.* (Richards & Richards, 1951; Richards, 1971, 1978) e *Parapolybia varia* (Shima, 1991).

Com relação ao ciclo colonial nos Epiponini, este começa com a fundação da colônia (enxame) que é seguida por uma fase de crescimento, a qual culmina num episódio reprodutivo. Os ciclos coloniais das vespas de zona temperada (Vespinac, Polistini) são geralmente anuais com uma sincronia de eventos que é reforçada pela sazonalidade do clima. Ao final do ciclo o ninho é abandonado e as fêmeas acasalam e dispersam entrando em uma fase solitário-hibernante. Os ninhos não são reutilizados no ano seguinte (Jeanne, 1991).

Já em climas tropicais, a sazonalidade não é tão rigorosa e os componentes do ciclo de muitas populações de vespas enxameadoras torna-se não sincronizado, devido a ausência de fatores limitantes para o desenvolvimento da colônia (Jeanne, 1991). Este fato tem sido demonstrado em *Polistes spp.* (West-Eberhard, 1969), *Protopolybia acutiscutis* (Naumann, 1970), *Polistes versicolor* (Gobbi & Zucchi, 1980), *Polybia paulista* (Simões & Mecchi, 1983), *Mischocyttarus cassununga* (Gobbi & Simões, 1988) e *Polistes lanio lanio* (Giannotti & Letizio-Machado, 1994).

A variabilidade, encontrada no ciclo colonial dos Epiponini, nos obriga a precisar o significado de alguns termos que serão utilizados no decorrer do nosso trabalho.

O termo ninho é simplesmente a estrutura que a colônia constrói para abrigar-se. A colônia é a unidade social que ocupa o ninho, constituindo-se de imaturos e adultos. Um enxame é uma divisão reprodutiva da colônia em fase de produção de indivíduos sexuais. Um absconding (= migração) é o deslocamento forçado de uma colônia induzido por predação ou acidente. Reprodução colonial é a

produção de novos indivíduos reprodutivos - machos e/ou gynes (rainhas) pela colônia, freqüentemente seguido de enxameio. Por último o ciclo colonial é o período de desenvolvimento da colônia que compreende o final de um episódio reprodutivo até o final do próximo.

A dificuldade começa quando se atenta para o fato de que nos Epiponini a congruência entre o ciclo colonial e a duração do ninho é freqüentemente perdida. Além disso, distinguir colônia enxameante de colônia migrante, nem sempre é fácil. Em outras palavras, o ciclo colonial e a duração dos ninhos são “semi-independentes”. Este fato relatado, primeiramente, por Richards & Richards (1951) foi utilizado para distinguir os dois tipos principais de comportamentos relacionados com a duração das colônias nos Epiponini. Espécies de **ciclo curto** produzem algumas gerações de operárias, segue-se a produção de machos e rainhas e abandono do ninho. Espécies de **ciclo longo** ocupam o ninho por mais de um ano, às vezes, muito mais do que isso como, por exemplo, *Epipona tataru* (Versey-Fitzgerald, 1938; in Richards, 1978) que persistiu por mais de dois anos e *Polybia scutellaris* (Lucas, 1867, 1885; in Richards, 1978) durando de 10 a 30 anos.

Graças a estes fatos é possível estabelecer características para determinar algumas fases do ciclo colonial e algumas tentativas já foram feitas neste sentido (Naumann, 1970; Machado, 1972, 1974; Noll, 1996). Utilizaremos em nosso trabalho as seguintes fases:

- 1) Enxame e migração forçada: Ambos os casos precedem a construção do ninho. Quando a população é composta por indivíduos jovens provenientes de fissão reprodutiva trata-se de enxameagem. População mais velha originária de mudança forçada, geralmente motivada pela atuação de predadores, migração forçada;
- 2) Colônia em estabelecimento: mesmas características da fase 1 excetuando-se que nesta fase já existe construção do ninho e apenas ovos e larvas da primeira geração são encontrados nos favos;
- 3) Colônia madura: presença de todos os estágios imaturos (ovos, larvas e pupas) nos favos e pelo menos uma geração produzida (visualizada através dos números de mecônios presentes nas células já utilizadas);
- 4) Pré-enxameagem: características da fase 3 aliada à produção de sexuais (rainhas e machos);
- 5) Pós enxameagem: ninho-mãe funcional, caracteriza-se pelo baixo número de imaturos, número reduzido de rainhas (algumas delas com idade avançada) e presença de machos.

## OBJETIVOS

Objetivamos um estudo da bionomia dos Epiponini, principalmente, visando um melhor conhecimento da diferenciação morfológica de castas, gradação relativa dessa diferenciação, além de aspectos relacionados ao ciclo colonial de várias espécies de vespas. Também forneceremos, em alguns casos, detalhes do comportamento social (caracterização e freqüência de comportamentos das diferentes castas, freqüência de comportamentos de acordo com a idade dos indivíduos, monoginia/poliginia/oligoginia, presença/ausência de intermediárias e seu papel na organização social etc.), em diferentes fases do ciclo colonial.

## MATERIAL

Foram utilizadas, para observação de comportamentos, três colônias de *Propolybia exigua* (de Saussure) e duas colônias de *Metapolybia docilis* (Richards). Já para a diferenciação de castas através de análises morfométricas foram utilizadas quatro colônias de *Brachygrastra augusti* (de Saussure), 5 colônias de *Metapolybia docilis* (Richards), três colônias de *Agelaiia pallipes* (Oliver) quatro colônias de *Brachygrastra lecheguana* (Latreille), 3 colônias de *Pseudopolybia vespiceps* (de Saussure) e duas colônias de *Protonectarina sylveirae* (de Saussure). Após a coleta, os indivíduos foram fixados em Dietrich por 72 horas e conservados em álcool 70% (Outros detalhes, referentes ao material utilizado, estão na Tabela II).

Tabela II – Local, substrato, data de coleta ou período de observação das espécies estudadas.

Espécie	Código da colônia	Local de coleta	Substrato	Data
<i>Propolybia exigua</i>	PE5	Ribeirão Preto – SP	<i>Musa sp</i>	10/02/1998
	PE7	Ribeirão Preto – SP	<i>Musa sp</i>	14/04/1998
	PE8	Ribeirão Preto – SP	<i>Musa sp</i>	14/04/1998
<i>Brachygrastra augusti</i>	Brau1	Pedregulho – SP	-	02/04/1997
	Brau2	Ribeirão Cascalheira - MT	-	04/11/1997
	Brau3	Nova Xavantina – MT	-	06/11/1997
	Brau4	Pedregulho – SP	-	21/08/1996
<i>Metapolybia docilis</i>	Mpd1	Pedregulho – SP	Parede de casa	02/04/1998
	Mpd2	Igaçaba- SP	Madeira de curral	02/04/1998
	Mpd3	Igaçaba- SP	Madeira de curral	02/04/1998
	Mpd5	Nova Xavantina – MT	Parede de casa	24/03/1998
	Mpd7	Ribeirão Preto – SP	-	31/05/1999
	Mpd9e	Ribeirão Preto – SP	<i>Peltophorum sp.</i>	07/04/99 a 05/05/99
	Mpd9m	Ribeirão Preto – SP	<i>Peltophorum sp.</i>	07/05/99 a 18/06/99
	Mpd11e	Ribeirão Preto – SP	<i>Anadenanthera sp.</i>	12/05/99 a 28/06/99
	Mpd11m	Ribeirão Preto – SP	<i>Anadenanthera sp.</i>	15/07/99 a 09/09/99
	Mpd11	Ribeirão Preto – SP	<i>Anadenanthera sp.</i>	14/03/00 a 06/04/00
<i>Agelaiia pallipes</i>	Agpa1	Ribeirão Preto – SP	Bloco concreto	23/08/1999
	Agpa2	Ribeirão Preto – SP	subterrâneo	24/09/1999
	Agpa3	Ribeirão Preto – SP	subterrâneo	16/10/1999
<i>Brachygrastra lecheguana</i>	Brale1	Pedregulho – SP	<i>Brachiaria sp</i>	18/09/1998
	Brale2	Pires do Rio – GO	<i>Brachiaria sp</i>	24/11/1999
	Brale3	Pedregulho – SP	<i>Brachiaria sp</i>	19/04/2001
	Brale4	Pedregulho – SP	<i>Brachiaria sp</i>	19/04/2001
<i>Pseudopolybia vespiceps</i>	Pv2	Pires do Rio - GO	<i>Ficus sp</i>	24/11/1999
	Pv3	Pedregulho – SP	<i>Myrciaria sp</i>	07/07/2000
	Pv4	Pedregulho – SP	-	19/04/2001
<i>Protonectarina sylveirae</i>	Ps1	Pedregulho – SP	<i>Mangifera sp</i>	11/03/1999
	Ps2	Pires do Rio - GO	<i>Mangifera sp</i>	25/11/1999

## MÉTODOS

### 1 - Ciclo Colonial.

#### 1.1 - Idade relativa das colônias

Para determinar a idade relativa das colônias foram estabelecidos padrões de acordo com a presença de imaturos (ovos, larvas e pupas), adultos e sexuais (machos e gynes) e contagem de mecônio (restos fecais deixados pela pré-pupa) nas células. Essa contagem é importante para quantificar o número de gerações já produzidas.

#### 1.2 - Idade relativa dos adultos

Para determinar a idade relativa dos indivíduos, foi utilizado a análise da coloração progressiva do apódema transversal que se encontra na base superior dos estermitos. De acordo com Richards & Richards (1951), Richards (1971) e West-Eberhard (1973) a pigmentação progressiva dessas estruturas está relacionada à idade relativa dos indivíduos adultos.

#### 1.3 - Demografia da colônia

A demografia total da população adulta e imaturos (ovos, larvas e pupas), bem como, o número de células e favos no ninho foi feita por contagem direta.

### 2. - Diferenciação de castas.

#### 2.1 - Análise morfológica

Para analisar a diferenciação das castas, usamos vinte e dois caracteres mensuráveis, mais a contagem do número de hâmulos (inicialmente em 30 rainhas, 30 operárias e 30 intermediárias coletadas ao acaso em uma colônia de cada espécie). Convém citar que a escolha desses caracteres deve-se ao fato de terem sido eles propostos e testados por Sakagami *et al.* (1996) e, posteriormente, utilizados com sucesso por Simões (1977); Shima-Machado (1983, 1991); Shima *et al.* (1994, 1996a e b); Baio (1997); Baio *et al.* (1998); Pellegrini (1996) e Noll (1996).

As medidas foram realizadas sob estereomicroscópio Wild M5. Apresentamos a seguir todos os caracteres medidos (representados na Figura 2) com suas abreviações entre parênteses:

#### Cabeça:

- 1 - largura máxima (LC): obtida na maior largura, em vista frontal, incluindo os olhos compostos.
- 2 - comprimento (CC): do vertex até a extremidade do clipeo, medida em vista frontal.
- 3 - distância máxima interorbital (DMI): medida em vista frontal
- 4 - distância mínima interorbital (dmi): medida em vista frontal
- 5 - largura da gena (LG): largura máxima medida em vista lateral.
- 6 - largura do olho (LO): largura máxima medida em vista lateral.

**Mesossoma:**

- 7 - largura do pronoto (LP): distância entre os ângulos dorsolaterais, medido em vista dorsal.
- 8 - largura do mesoscuto (LM): largura máxima medida em vista dorsal.
- 9 - comprimento do mesoscuto (CM): comprimento máximo, medido em vista dorsal.
- 10 - comprimento do mesoscutelo (CME): comprimento máximo, medido em vista dorsal.
- 11 - comprimento do metanoto (CMt): comprimento máximo, medido em vista dorsal.
- 12 - altura do mesossoma (AME): da base ventral do mesoepisterno ao topo do mesoscutelo, medido em vista lateral.
- 13 - comprimento do mesossoma (CME): da extremidade anterior do mesoscuto até o final posterior do propódeo excluindo o lobo marginal, medido em vista lateral.
- 14 - comprimento do propódeo (CP): comprimento máximo, medido em vista lateral.

**Metassoma:**

- 15 - altura do metassoma (AMS): altura máxima, medida em vista dorsal no tergo II.
- 16 - comprimento do 1º. tergito gastral (Cp. T I): do ápice do lobo marginal do propódeo até o ápice dorsal do tergo I, medido em vista lateral.
- 17 - altura apical do 1º. tergito gastral (A.A.T I): altura máxima, medido em vista lateral.
- 18 - altura basal do 1º. tergito gastral (ABT I): altura máxima, medido em vista lateral.
- 19 - comprimento do 2º. tergito gastral (Cp. T II): comprimento máximo, medido em vista dorsal.
- 20 - largura apical do 2º. tergito gastral (LAT II): largura máxima, medido em vista dorsal.
- 21 - largura basal do 2º. tergito gastral (L.B.T II): largura máxima, medido em vista dorsal.

**Apêndices:**

- 22 - comprimento da asa (CA): da base da "1a. M", até o final da marginal.
- 23 - número de hâmulos (NH).

**2.2 - Análise anatômica interna.**

Após a dissecação das fêmeas analisamos alguns caracteres anatômicos internos descritos nos sub-itens abaixo.

**2.2.1 - Inseminação.**

Esta análise permite afirmar se o acasalamento ocorreu (ou não) e assim, diferenciar rainhas das intermediárias e operárias. A presença de espermatozoides na espermateca foi evidenciada pela coloração amarelada da estrutura e por sua opacidade. Já a ausência de espermatozoides foi identificada pela total transparência da espermateca, revelando que nada havia em seu interior.

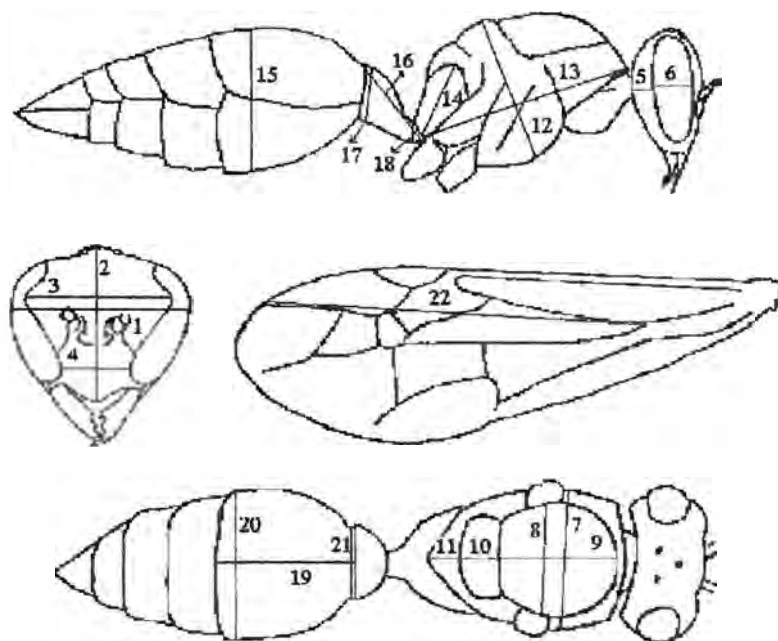


Figura 2 - Esquema contendo as variáveis morfológicas utilizadas (outras explicações no texto). Os números correspondem aos caracteres elencados no item 2.1.

### 2.2.2 - Desenvolvimento ovariano.

Nos insetos eusociais avançados, as rainhas possuem seus ovários bem desenvolvidos e as operárias, não. Associando desenvolvimento ovariano com a presença ou ausência de espermatozoides na espermoteca é possível diferenciar nitidamente as castas. Diante desses fatos, vários ovários foram esquematizados sob estereomicroscópio binocular Wild M5 com câmara clara para o estabelecimento de padrões. Selecionamos então, os tipos de ovários que melhor caracterizaram o desenvolvimento progressivo.

### 3. Estudo e caracterização dos comportamentos.

Em um primeiro momento foi feita a localização das colônias e identificação da espécie (Voucher de todas as colônias foram incorporados à coleção mantida pelo Setor Evolução, Depto. Biologia, FFCLRP – USP). Em seguida o invólucro do ninho era retirado com o auxílio de uma pinça. Indivíduos eram coletados e colocados no congelador até aparecimento de torpor. Inicialmente todos os indivíduos adultos foram marcados com tinta, segundo código de cores que permitisse seu posterior reconhecimento e foram soltos próximos ao ninho. A medida que novos indivíduos foram emergindo eles também foram marcados. Estes casos foram importantes por permitir diferir, com precisão, a idade destes indivíduos.

As observações variaram entre uma e 2,5 horas diárias, três a quatro dias na semana. Foram registrados os comportamentos (e sua frequência) desempenhado durante este intervalo. Foram feitos registros em vídeo das colônias utilizando uma camera filmadora VHS Gradiente mod. GCP-180CR e,

posteriormente, as fitas foram analisadas. Convém citar que nos concentramos apenas nos comportamentos desempenhados no próprio ninho.

#### 4 – Análises Estatísticas

Antes da aplicação dos testes estatísticos, as mensurações feitas em unidades oculares foram convertidas em milímetros e logaritmizadas.

Visando comparações entre os diferentes grupos das diferentes colônias das espécies analisadas os dados morfométricos obtidos a partir das 23 variáveis que correspondem aos 23 caracteres analisados foram tratados segundo quatro análises multivariadas: Análise Discriminante Canônica, Rao (1973) e Stepwise, Análise dos Componentes Principais (PCA) e Distâncias Generalizadas de Mahalanobis (Anderson, 1958), realizadas de acordo com o programa STATISTICA versão 5.0.

A Análise de covariância foi usada para testar a significância das diferenças entre rainhas e operárias+intermediárias para cada variável morfométrica, ajustada para um caráter do tórax. Este carácter é usado porque sua razão rainha - operária+intermediária é próxima à média da razão de todos os caracteres. Em himenópteros alados, o tórax é a peça menos provável para abrigar especializações morfológicas que resultem em crescimento alométrico (Jeanne, 1996). Por esta razão medidas torácicas têm sido usadas em outros estudos de diferenciação de castas em vespas (Yamane *et al.*, 1983; Jeanne *et al.*, 1995; Hunt *et al.*, 1996; Jeanne, 1996)

O teste de Mahalanobis mede a distância generalizada entre dois grupos, o que possibilita saber, em termos numéricos, o quanto as classes se distanciam ou se aproximam umas das outras.

Quanto à análise discriminante canônica, foram calculados os coeficientes (brutos e padronizados) de correlação canônica, que nos permite estudar as diferenças entre dois ou mais grupos em relação às diversas variáveis, simultaneamente.

Os coeficientes padronizados são úteis, porque pode-se usá-los para detectar quais variáveis contribuem mais para determinar os valores na função. Isto é feito pelo exame da magnitude dos coeficientes padronizados (ignorando o sinal); assim, quanto maior for a magnitude, maior é a contribuição daquela variável. Após a obtenção dos coeficientes brutos e padronizados, calculam-se as variáveis canônicas cujo número varia de acordo com o número de classes. O número de variáveis canônicas é sempre o número de classes ( ou grupos) menos 1 (g-1). Os significados dessas variáveis são os seguintes: CAN<sub>1</sub> é a primeira variável canônica ou a maior variabilidade obtida entre as médias dos diferentes grupos, CAN<sub>2</sub> é a segunda e assim por diante (Rao, 1973; Gende, 1976; Klecka, 1980; Dunn & Everitt, 1982).

Os valores de CAN<sub>1</sub> e CAN<sub>2</sub> foram obtidos através das seguintes equações:

$$CAN_1 = \text{Valor do coeficiente bruto do caracter X1}(\text{caracter X1} - \bar{X} \text{ total de X1}) + X2 (\text{caracter X2} - \bar{X} \text{ total de X2})... + X23 (\text{caracter X23} - \bar{X} \text{ total de X23});$$

CAN<sub>2</sub> = idem ao CAN<sub>1</sub>, porém os coeficientes brutos referem-se aos valores da segunda variável canônica.



Ambas variáveis canônicas foram calculadas para cada fêmea.

A próxima etapa compreendeu a colocação dos valores de  $CAN_1$  no eixo X e dos valores de  $CAN_2$  no eixo Y, para a representação gráfica dos valores obtidos das 90 fêmeas mensuradas (ou 60 se a espécie não possuísse intermediárias). Após a plotação dos valores nos dois eixos foi possível evidenciar: a) se os grupos estavam ou não distintamente separados; b) ter uma idéia relativa da distância que separa um grupo do outro em relação às variáveis canônicas; e c) detectar quais foram os caracteres mais discriminantes, entre os 23 utilizados, através dos coeficientes padronizados.

Com relação a este último aspecto convém ressaltar, a escolha dos dez caracteres que mais contribuíram para a diferenciação de castas de cada espécie para a análise morfométrica das outras colônias.

O PCA (análise dos componentes principais) foi utilizado com o intuito de verificar se uma determinada casta varia durante as fases do ciclo colonial. Desta forma as rainhas, intermediárias e operárias são analisadas separadamente. A Análise dos componentes principais é uma análise exploratória que agrupa os indivíduos com base em sua similaridade geral a partir da extração dos fatores principais aplicado à uma matriz de correlação (matriz dos dados originais – no nosso caso as variáveis mensuradas).

No método de extração dos fatores principais é extraída a máxima quantidade de variância possível por um dado número de fatores. O primeiro fator extraído da matriz de correlação consiste da combinação de todas as variáveis que produzirão a mais alta correlação entre as variáveis e o fator sendo esta correlação uma medida da variância quantificada. O segundo fator extraído não é correlacionado com o primeiro. Este fator (2°) maximiza a quantidade de variância extraída da matriz residual, depois do primeiro fator ter sido removido. Cada fator sucessivo (3°, 4°, 5°, ...*n*) é extraído da mesma maneira. Estes fatores são então plotados, originando uma “nuvem” de variação onde podemos observar o quanto cada casta analisada separadamente, difere em função do ciclo colonial.

Os dados de comportamento foram tratados estatisticamente utilizando-se o método de comparações LSD, que é equivalente ao t-test para amostras independentes, baseado no *n* dos grupos envolvidos na comparação. Este método permite-nos saber se grupos (no caso : rainhas, operárias e intermediárias ou as diferentes idades de operárias) são diferentes entre si.

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 1- *Brachygastra augusti*

#### 1.1 - Ciclo Colonial

As Tabelas III e IV apresentam em que estágio do ciclo colonial encontravam-se as colônias de *Brachygastra augusti* analisadas.

A Tabela III mostra que as colônias analisadas encaixam-se em quatro das 6 fases propostas. Brau 1 foi classificada como em fase madura. Brau2 foi classificada como em fase de migração. A Brau 3 foi classificada como em fase de pré-enxameagem. Brau3 apresenta poucos machos mas a alta porcentagem de células vazias inversamente proporcional ao número de células com imaturos, foi importante para a determinação da sua fase (muito provavelmente em estágio inicial de pré-enxameagem já que possuía uma grande quantidade de pupas). Finalmente Brau4 foi classificada como em fase de estabelecimento pela presença de alguns machos (muito provavelmente em estágio final de estabelecimento já que possuía larvas no ninho).

Tabela III - Características gerais dos ninhos de *Brachygastra augusti*.

Fase colonial	numero de favos	n°. e (%) de células vazias	n°. e (%) de células com ovos	n°. e (%) de células com larvas	n°. e (%) de células com pupas	n°. total de células	gerações produzidas por células
Matura (Brau1)	4	824 (69,59)	145 (12,25)	104 (8,78)	111 (9,38)	1184	1
Migração (Brau2)	-	-	-	-	-	-	-
pré-enxameagem (Brau3)	3	523 (38,71)	152 (11,25)	219 (16,21)	457 (33,83)	1351	2
Estabelecimento (Brau4)	6	831 (36,45)	970 (42,54)	326 (14,30)	0	2280	0

Tabela IV - Composição populacional das colônias de *Brachygastra augusti*.

Fase colonial	Fêmeas			n°. e (%) de Machos	Total
	n°. e (%) de Operárias	n°. e (%) de Intermediária	n°. e (%) de Rainhas		
Matura (Brau1)	411 (43,68)	494 (52,50)	36 (3,82)	0	941
Migração (Brau2)	837 (58,99)	540 (38,05)	42 (2,96)	0	1419
pré-enxameagem (Brau3)	1702 (50,46)	1635 (48,47)	12 (0,36)	24 (0,71)	3373
Estabelecimento (Brau4)	208 (18,97)	808 (73,73)	77 (7,03)	3 (0,27)	1096

## 1.2 - Classificação das fêmeas de *Brachygastra augusti*.

### 1.2.1 - Desenvolvimento ovariano e inseminação.

Os resultados obtidos quanto ao desenvolvimento ovariano das fêmeas das colônias de *Brachygastra augusti* analisadas, são mostrados na Figura 3.

Verifica-se pela Figura 3 que os ovários padrão A apresentam ovaríolos atrofiados; os ovários padrão B, ovaríolos com oócitos em desenvolvimento; os ovários padrão C, ovaríolos ligeiramente alargados com oócitos em fase final de vitelogênese e; os ovários padrão D, ovaríolos muito desenvolvidos com oócitos maduros de tamanho suficiente para postura. Desse modo, as fêmeas não inseminadas e que evidenciaram ovários padrão A, foram consideradas operárias; as fêmeas não inseminadas e com padrões ovarianos B e C foram classificadas como intermediárias. Já as inseminadas e que apresentaram ovários padrão D, foram classificadas como rainhas.

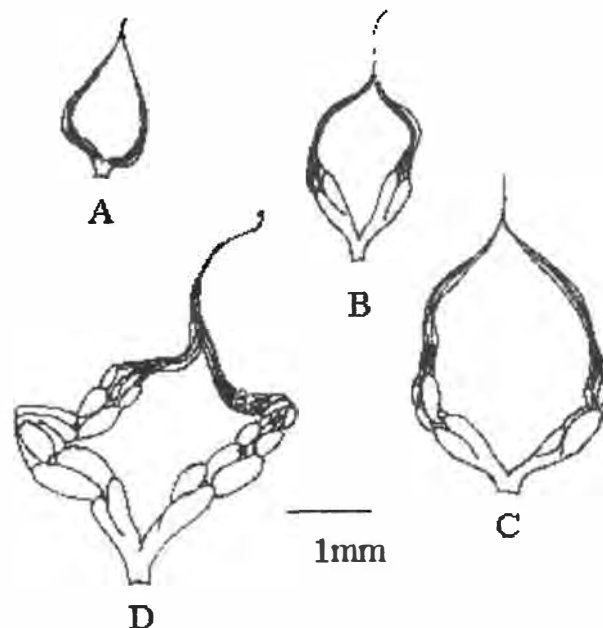


Figura 3 - Representação esquemática dos padrões de desenvolvimento ovariano encontrados em *Brachygastra augusti*. A - Operárias; B, C - Intermediárias e; D - Rainhas.

### 1.3 - Idade relativa dos adultos.

A idade relativa dos indivíduos em *Brachygastra augusti* foi determinada pela pigmentação progressiva do apódema transversal dos esternitos (Figura 4).

Os padrões encontrados quanto à pigmentação progressiva dos apódemas foram: AC (amarelo claro), MC (marrom claro), ME (marrom escuro) e Pr (preto) que, segundo Richards (1971), West-Eberhard (1973) e Forsyth (1978), indicam a idade progressiva, ou seja, desde indivíduos jovens (AC) até os mais idosos (Pr).

Com a finalidade de verificarmos a distribuição das idades das fêmeas inseminadas e não inseminadas (rainhas e operárias + intermediárias, respectivamente) de acordo com a pigmentação progressiva do apódema transverso dos esternitos, construímos a Figura 5.

A análise de cada uma das fases coloniais estudadas separadamente evidenciou as seguintes características:

- Estabelecimento: Brau4, alta porcentagem de rainhas jovens (AC) e maior porcentagem de intermediárias e operárias mais velhas (ME e Pr).
- Madura: Brau1, com alta porcentagem de indivíduos de meia idade (MC e ME).
- Pré-enxameagem: Brau3, com rainhas velhas (ME e Pr), operárias e intermediárias jovens (AC e MC).
- Migração: Brau2, apresentam uma grande variação com relação as intermediárias e operárias. Já as rainhas apresentam maior porcentagem do padrão MC.

De acordo com estes resultados podemos supor que o início do ciclo colonial (enxame e estabelecimento) é caracterizado em *Brachygastra augusti* por rainhas jovens e intermediárias e operárias velhas. Segue-se então uma produção de operárias e intermediárias (fase madura) até uma produção de novas rainhas (pré-enxameagem).

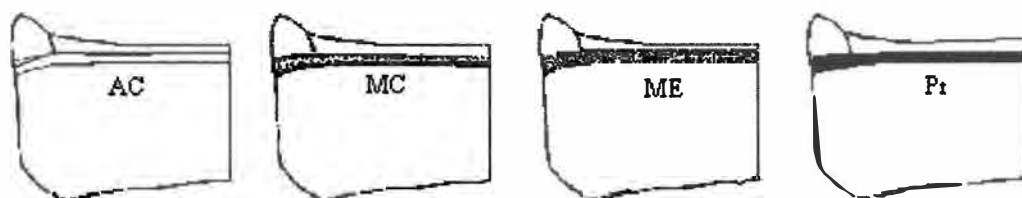


Figura 4 - Padrões de pigmentação progressiva do apódema transverso dos esternitos (representados esquematicamente pelo 4°.) de *Brachygastra augusti*. AC - amarelo claro, MC - marrom claro, ME - marrom escuro e Pr-preto.

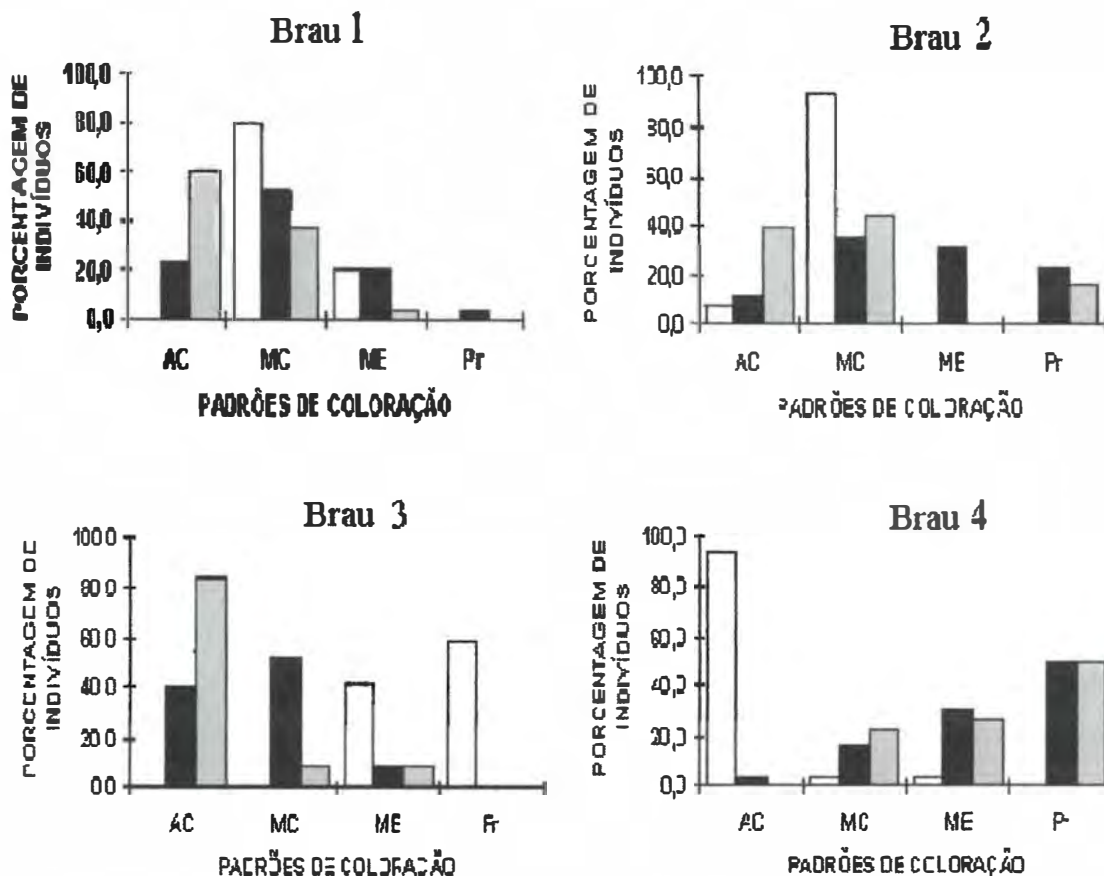


Figura 5 - Frequência de rainhas (barras brancas), operárias (barras pretas) e intermediárias (barras cinzas) de acordo com os padrões de coloração do apódema transversal do 4º esternito gastral observados em *Brachygastra augusti* nas diferentes fases do ciclo colonial. AC - amarelo claro, MC - marrom claro, ME - marrom escuro e Pr - preto.

#### 1.4 - Diferenciação de castas.

##### 1.4.1 Análise Discriminante Canônica

**Colônia em fase matura (Brau1):** as duas variáveis canônicas (número de grupos estabelecidos menos 1) podem ser calculadas (V. Material e Métodos), a partir dos resultados apresentados na Tabela V com as seguintes equações:

$$CAN_1: -0,197 (CC - 2,12) -17,421 (LC - 2,39) +3,844 (DMI - 1,97) +0,152 (DmI - 1,07) +3,361 (LG - 0,52) - 0,933 (LO - 0,46) +1,620 (LP - 2,29) +0,902 (LM - 2,00) -0,659 (CM - 1,53) -1,650 (CMe - 0,43) +2,113 (CMt - 0,43) -2,677 (AME - 2,51) +9,242 (CME - 3,09) -4,546 (CP - 1,23) +19,804 (AMS - 2,18) +4,333 (CpTI - 1,16) +2,165 (AATI - 0,46) +2,225 (ABTI - 0,95) +0,145 (CpTII - 2,09) +21,285 (LATII - 2,57) +0,885 (LBTII - 1,31) +27,576 (CA - 4,30) +0,140 (NH - 0,67)$$

$$CAN_2: 3,310 (CC - 2,12) -24,912 (LC - 2,39) -16,989 (DMI - 1,97) +1,135 (DmI - 1,07) -1,285 (LG - 0,52) - 1,866 (LO - 0,46) -2,057 (LP - 2,29) +3,124 (LM - 2,00) +0,774 (CM - 1,53) -0,134 (CMe - 0,43) - 4,394 (CMt - 0,43) +21,798 (AME - 2,51) +11,063 (CME - 3,09) -0,613 (CP - 1,23) +1,458 (AMS - 2,18) -13,161 (CpTI - 1,16) +5,382 (AATI - 0,46) -0,796 (ABTI - 0,95) -3,541 (CpTII - 2,09) -4,101 (LATII - 2,57) +1,191 (LBTII - 1,31) -0,311 (CA - 4,30) -0,745 (NH - 0,67)$$

Pela análise da Tabela V, observamos que o altura do mesossoma (AME), comprimento alar (CA) e, principalmente, a altura do metassoma (AMS) são importantes para a determinação da primeira variável canônica ( $CAN_1$ ); enquanto que a altura basal do tergo I (ABTI), altura do mesossoma (AME), e, principalmente, o comprimento do tergo I (CpTI) são importantes para a

determinação da segunda variável canônica (CAN<sub>2</sub>). Assim sendo, esses caracteres com maior poder de discriminação, são aqueles cujos coeficientes padronizados apresentam maior magnitude, ou seja, o maior valor em módulo, Rao (1973); Gendre (1976); Klecka (1980); Dunn & Everitt (1982).

Ainda com relação aos resultados encontrados em CAN<sub>1</sub> e CAN<sub>2</sub> escolhemos os 10 caracteres mais discriminantes para análise das outras colônias de *Brachygastra augusti*.

Podemos notar pela Figura 6(A) que as rainhas encontram-se distribuídas nos valores mais altos de CAN<sub>1</sub> e as operárias e intermediárias nos valores mais baixos. Com relação à segunda variável (CAN<sub>2</sub>) todas as fêmeas tem uma ampla distribuição.

A razão das médias desses caracteres entre rainhas/operárias, rainhas/intermediárias e intermediárias/operárias observadas na Tabela V, mostram que as rainhas apresentam 20 caracteres, com razão média maior que 1,00 indicando que estas medidas são maiores em rainhas que em operárias e intermediárias; três caracteres com razão média igual a 1,00 indicando que estas medidas são iguais entre rainhas e operárias (LO e NH) e entre rainhas e intermediárias (CMe) e um (LO) com razão média menor que 1,00 indicando que essa medida é menor em rainhas que em intermediárias. Já a razão das médias entre intermediárias e operárias mostra que as primeiras possuíram 12 caracteres de medidas maiores, 9 iguais (1,00) e dois (NH e AATI) menor que as operárias.

**Colônia em fase de migração (Braú2):** de acordo com os dados da Tabela VI, as duas variáveis canônicas podem ser calculadas com as seguintes equações:

$$\begin{aligned} \text{CAN}_1: & 5,778 (\text{CC} - 2,11) + 11,772 (\text{LM} - 2,01) - 2,913 (\text{CM} - 1,53) + 10,576 (\text{AME} - 2,54) + 2,998 (\text{CME} - 3,09) \\ & + 5,588 (\text{AMS} - 2,23) + 1,082 (\text{CpTI} - 1,16) + 3,759 (\text{ABTI} - 0,45) + 0,388 (\text{LATII} - 2,59) + 7,189 (\text{CA} - 4,15) \\ \text{CAN}_2: & -36,099 (\text{CC} - 2,11) + 12,482 (\text{LM} - 2,01) + 2,494 (\text{CM} - 1,53) + 16,000 (\text{AME} - 2,54) - 42,978 (\text{CME} - 3,09) \\ & + 2,133 (\text{AMS} - 2,23) + 2,700 (\text{CpTI} - 1,16) + 6,247 (\text{ABTI} - 0,45) + 1,842 (\text{LATII} - 2,59) + 8,164 (\text{CA} - 4,15) \end{aligned}$$

Pela análise da Tabela VI, observamos que a altura basal do primeiro tergito gastral (ABTI), a altura do mesossoma (AME) e, principalmente, a largura do mesoscuto (LM) são importantes para a determinação tanto a primeira variável canônica (CAN<sub>1</sub>) enquanto a largura apical do segundo tergito gastral (LATII), o comprimento da cabeça (CC) e, principalmente o comprimento do mesossoma (CME) são importantes para a determinação da segunda variável canônica (CAN<sub>2</sub>).

Podemos notar através da Figura 6(B) que as rainhas encontram-se distribuídas nos valores mais altos de CAN<sub>1</sub> e as operárias e intermediárias encontram-se nos valores mais baixos. Com relação à segunda variável (CAN<sub>2</sub>) todas as fêmeas tem uma ampla distribuição.

A razão das médias entre os 3 grupos representadas na Tabela VI, mostra que todos os caracteres são maiores em rainhas que nos dois outros grupos. Já as intermediárias possuíram 5 caracteres de medidas iguais, 4 maiores e 1 (ABTI) menor em relação aos das operárias.

**Colônia em fase de pré-enxameagem (Braú3):** as duas variáveis canônicas (número de grupos estabelecidos menos 1) podem ser calculados a partir dos resultados apresentados na Tabela VII com as seguintes equações:

$$\begin{aligned} \text{CAN}_1: & 10,099 (\text{CC} - 2,11) + 1,681 (\text{LM} - 2,00) - 10,364 (\text{CM} - 1,49) - 8,152 (\text{AME} - 2,51) - 3,596 (\text{CME} - 3,04) - \\ & 7,608 (\text{AMS} - 2,26) + 1,836 (\text{CpTI} - 1,12) - 0,872 (\text{ABTI} - 0,45) + 13,021 (\text{LATII} - 2,60) - 31,596 (\text{CA} - 4,17) \end{aligned}$$

$$\text{CAN}_2: 3,562 (\text{CC} - 2,11) + 3,394 (\text{LM} - 2,00) + 5,008 (\text{CM} - 1,49) - 28,559 (\text{AME} - 2,51) - 16,487 (\text{CME} - 3,04) \\ + 2,445 (\text{AMS} - 2,26) + 15,808 (\text{CpTI} - 1,12) - 5,662 (\text{ABTI} - 0,45) + 10,173 (\text{LATII} - 2,60) + 15,462 \\ (\text{CA} - 4,17)$$

Pela análise da Tabela VII, observamos que o comprimento do mesossoma (CME), a largura apical do terço II (LATII) e, principalmente o comprimento alar (CA) são importantes para a determinação da primeira variável canônica ( $\text{CAN}_1$ ), enquanto que o comprimento do mesossoma (CME), altura basal do terço I (ABTI) e, principalmente, a altura do mesossoma (AME) e o comprimento do terço I (CpTI) são importantes para a determinação da segunda variável canônica ( $\text{CAN}_2$ ).

Podemos notar através da Figura 6(C) que as rainhas encontram-se distribuídas nos valores mais baixos de  $\text{CAN}_1$  e as operárias e intermediárias encontram-se nos valores mais altos. Com relação à segunda variável ( $\text{CAN}_2$ ) todas as fêmeas tem uma ampla distribuição.

Observa-se através das Tabela VII, que as rainhas apresentam todos os caracteres maiores que operárias e intermediárias. Já a razão das médias entre intermediárias e operárias mostra que as primeiras possuíram 3 caracteres de medidas maiores que as operárias, 5 iguais e 2 menores.

**Colônia em fase de estabelecimento (Braú4):** de acordo com os dados da Tabela VIII as duas variáveis canônicas podem ser calculadas com as seguintes equações:

$$\text{CAN}_1: -16,609 (\text{CC} - 2,05) - 2,355 (\text{LM} - 1,93) + 9,957 (\text{CM} - 1,50) + 1,686 (\text{AME} - 2,46) - 6,469 (\text{CME} - 3,04) \\ + 13,986 (\text{AMS} - 2,22) + 2,245 (\text{CpTI} - 1,15) + 3,970 (\text{ABTI} - 0,45) + 8,063 (\text{LATII} - 2,56) + 24,577 \\ (\text{CA} - 4,27)$$

$$\text{CAN}_2: -26,920 (\text{CC} - 2,05) - 7,263 (\text{LM} - 1,93) - 8,149 (\text{CM} - 1,50) + 6,834 (\text{AME} - 2,46) + 3,069 (\text{CME} - 3,04) \\ - 20,502 (\text{AMS} - 2,22) - 8,899 (\text{CpTI} - 1,15) + 4,385 (\text{ABTI} - 0,45) + 13,929 (\text{LATII} - 2,56) + 37,718 \\ (\text{CA} - 4,27)$$

Pela análise da Tabela VIII, observamos que a altura basal do terço I (ABTI), a altura do mesossoma (AME) e, principalmente a largura do mesoscuto (LM) são importantes para a determinação da primeira variável canônica ( $\text{CAN}_1$ ); enquanto que ), a altura do mesossoma (AME), a largura apical do terço II (LATII) e, principalmente o comprimento da cabeça (CC) são importantes para a determinação da segunda variável canônica ( $\text{CAN}_2$ ).

A Figura 6(D) mostra que as rainhas encontram-se distribuídas nos valores mais altos de  $\text{CAN}_1$ . Já as operárias e intermediárias estão distribuídas nos valores mais baixos de  $\text{CAN}_1$  e os três grupos têm ampla distribuição em  $\text{CAN}_2$ .

A razão das médias entre rainhas e operárias + intermediárias (Tabela VIII) mostra que todos os caracteres são maiores em rainhas que nos dois outros grupos. Já a razão das médias entre operárias e intermediárias, mostra que as intermediárias, em relação às operárias, possuíram 7 caracteres de medidas maiores e 3 iguais.

Tabela V- Médias, razão das médias entre rainhas, intermediárias e operárias, média total e valores de CAN<sub>1</sub> e CAN<sub>2</sub> de 23 caracteres usados para a discriminação das castas de *Brachygastra augusti* em fase adulta (Braul).

Caracter	Médias (mm)				Razão			CAN <sub>1</sub>		CAN <sub>2</sub>	
	Rainhas (n = 30)	Operárias (n = 30)	Intermediária (n = 30)	Total (n = 90)	Rainha / Operária	Rainha / Intermed.	Intermed./O perária	Padroni- zado	Bruto	Padroni- zado	Bruto
CC <sup>+</sup>	2,17±0,03	2,09±0,03	2,09±0,03	2,12±0,05	1,04*	1,03*	1,00	0,331	-0,197	-0,114	3,310
LC	2,43±0,03	2,37±0,04	2,38±0,03	2,39±0,04	1,03*	1,02*	1,00	0,263	-17,421	0,181	-24,912
DMI	2,01±0,05	1,94±0,04	1,96±0,04	1,97±0,05	1,04*	1,03*	1,01	0,211	3,844	0,170	-16,989
dmi	1,11±0,03	1,05±0,03	1,05±0,03	1,07±0,04	1,06*	1,06*	1,00	0,283	0,152	-0,018	1,135
LG	0,54±0,04	0,50±0,03	0,51±0,03	0,52±0,04	1,08*	1,06*	1,02	0,144	3,361	0,109	-1,285
LO	0,46±0,03	0,46±0,05	0,47±0,04	0,46±0,04	1,00	0,98	1,02	0,010	-0,933	0,110	-1,866
LP	2,38±0,11	2,25±0,04	2,25±0,03	2,29±0,09	1,06*	1,06*	1,00	0,273	-1,620	-0,072	-2,057
LM <sup>+</sup>	2,09±0,05	1,96±0,05	1,96±0,04	2,00±0,08	1,07*	1,07*	1,00	0,429	0,902	-0,084	3,124
CM <sup>+</sup>	1,60±0,04	1,48±0,05	1,50±0,05	1,53±0,07	1,08*	1,07*	1,01	0,367	-0,6598	0,087	0,774
CMe	0,43±0,03	0,42±0,05	0,43±0,04	0,43±0,04	1,02	1,00	1,02	0,010	-1,650	0,179	-0,134
CMt	0,44±0,04	0,42±0,03	0,42±0,03	0,43±0,03	1,05*	1,05*	1,00	0,084	2,113	0,096	-4,394
AME <sup>+</sup>	2,63±0,07	2,45±0,06	2,44±0,05	2,51±0,10	1,07*	1,08*	1,00	0,461	-2,677	-0,270	21,798
CME <sup>+</sup>	3,24±0,08	3,02±0,07	3,02±0,08	3,09±0,13	1,07*	1,07*	1,00	0,441	9,242	-0,115	11,063
CP	1,28±0,06	1,19±0,08	1,22±0,11	1,23±0,09	1,08*	1,05*	1,03	0,134	-4,546	0,201	-0,613
AMS <sup>+</sup>	2,32±0,06	2,10±0,06	2,13±0,05	2,18±0,11	1,11*	1,09*	1,01	0,542	19,804	0,179	1,458
CpTI <sup>+</sup>	1,25±0,06	1,09±0,07	1,15±0,06	1,16±0,09	1,15*	1,09*	1,06*	0,325	4,333	0,492	-13,161
AATI	0,50±0,03	0,44±0,03	0,43±0,03	0,46±0,04	1,14*	1,16*	0,98	0,319	2,165	0,078	5,382
ABTI <sup>+</sup>	1,05±0,06	0,89±0,06	0,91±0,05	0,95±0,09	1,18*	1,15*	1,02	0,390	2,225	-0,229	-0,796
CpTII	2,22±0,07	2,02±0,12	2,04±0,08	2,09±0,13	1,10*	1,09*	1,01	0,312	0,145	0,073	-3,541
LATII <sup>+</sup>	2,69±0,05	2,50±0,07	2,52±0,06	2,57±0,10	1,08*	1,07*	1,01	0,446	21,285	0,007	-4,101
LBTII	1,40±0,06	1,26±0,09	1,27±0,08	1,31±0,10	1,11*	1,10*	1,01	0,260	0,885	0,060	1,191
CA <sup>+</sup>	4,48±0,06	4,21±0,07	4,22±0,10	4,30±0,15	1,06*	1,06*	1,00	0,521	27,576	-0,146	-0,3114
NH	7,20±0,45	7,23±0,56	6,93±0,69	7,12±0,59	1,00	1,03	0,96	0,052	0,140	-0,114	-0,745

\* comparação entre as medianas são estatisticamente significantes (p<0,05).

<sup>+</sup> caracteres mais discriminantes escolhidos para a análise das outras colônias.



Tabela VI- Médias, razão das médias entre rainhas, intermediárias e operárias, média total e valores de CAN<sub>1</sub> e CAN<sub>2</sub> de 10 caracteres usados para a discriminação das castas de *Brachygastra augusti* em fase de migração (Brau2).

Caracter	Médias (mm)				Razão			CAN <sub>1</sub>		CAN <sub>2</sub>	
	Rainhas (n = 30)	Operárias (n = 30)	Intermediária (n = 30)	Total (n = 90)	Rainha / Operária	Rainha / Intermed.	Intermed./ Operária	Padroni- zado	Bruto	Padroni- zado	Bruto
CC	2,19±0,03	2,06±0,04	2,09±0,05	2,11±0,07	1,06*	1,05*	1,02*	0,122	5,778	0,767	-36,099
LM	2,16±0,06	1,93±0,07	1,93±0,06	2,01±0,12	1,12*	1,12*	1,00	0,391	11,772	0,414	12,482
CM	1,62±0,04	1,47±0,06	1,48±0,05	1,53±0,08	1,10*	1,10*	1,01	-0,105	-2,913	0,089	2,494
AME	2,71±0,04	2,45±0,08	2,46±0,07	2,54±0,13	1,11*	1,10*	1,00	0,304	10,576	0,461	16,000
CME	3,26±0,04	2,98±0,08	3,03±0,09	3,09±0,14	1,09*	1,08*	1,02*	0,076	2,998	-1,100	-42,978
AMS	2,38±0,06	2,15±0,07	2,16±0,07	2,23±0,12	1,11*	1,10*	1,01	0,181	5,588	0,414	2,133
CpTI	1,27±0,05	1,10±0,07	1,10±0,06	1,16±0,10	1,16*	1,15*	1,00	0,058	1,082	0,146	2,700
ABTI	0,50±0,02	0,44±0,02	0,43±0,02	0,45±0,41	1,14*	1,16*	0,98	0,228	3,759	0,379	6,247
LATII	2,71±0,07	2,52±0,07	2,53±0,08	2,59±0,11	1,08*	1,07*	1,00	0,011	0,388	0,565	1,842
CA	4,38±0,07	4,03±0,10	4,04±0,10	4,15±0,19	1,09*	1,08*	1,00	0,172	7,189	0,195	8,164

\*comparação entre as medianas são estatisticamente significantes (p<0,05).

Tabela VII - Médias, razão das médias entre rainhas, intermediárias e operárias, média total e valores de CAN<sub>1</sub> e CAN<sub>2</sub> de 10 caracteres usados para a discriminação das castas de *Brachygastra augusti* em fase de pré-enxameagem (Brau3).

Caracter	Médias (mm)				Razão			CAN <sub>1</sub>		CAN <sub>2</sub>	
	Rainhas (n = 12)	Operárias (n = 30)	Intermediária (n = 30)	Total (n = 72)	Rainha / Operária	Rainha / Intermed.	Intermed./ Operária	Padroni- zado	Bruto	Padroni- zado	Bruto
CC	2,15±0,04	2,10±0,05	2,10±0,04	2,11±0,05	1,02*	1,02*	1,00	0,228	10,099	0,080	3,562
LM	2,09±0,05	1,97±0,06	1,98±0,06	2,00±0,07	1,06*	1,06*	1,01	0,054	1,681	0,109	3,394
CM	1,58±0,03	1,47±0,04	1,47±0,05	1,49±0,06	1,08*	1,08*	1,00	-0,325	-10,364	0,157	5,008
AME	2,63±0,07	2,50±0,06	2,48±0,08	2,51±0,09	1,05*	1,06*	0,99	-0,239	-8,152	-0,838	-28,559
CME	3,20±0,07	3,01±0,07	3,01±0,09	3,04±0,10	1,06*	1,06*	1,00	-0,239	-3,596	-0,444	-16,487
AMS	2,41±0,07	2,23±0,09	2,24±0,07	2,26±0,10	1,08*	1,08*	1,00	-0,288	-7,608	0,092	2,445
CpTI	1,18±0,05	1,11±0,06	1,12±0,05	1,12±0,06	1,06*	1,05*	1,01	-0,097	1,836	0,840	15,808
ABTI	0,48±0,03	0,44±0,03	0,43±0,03	0,45±0,03	1,09*	1,12*	0,98	-0,068	-0,872	-0,444	-5,662
LATII	2,65±0,04	2,58±0,11	2,61±0,07	2,60±0,09	1,03*	1,02	1,01	0,450	13,021	0,352	10,173
CA	4,42±0,05	4,11±0,11	4,12±0,09	4,17±0,14	1,08*	1,07*	1,00	-0,754	-31,596	0,369	15,462

\*comparação entre as medianas são estatisticamente significantes (p<0,05).

Tabela VIII - Médias, razão das médias entre rainhas, intermediárias e operárias, média total e valores de CAN<sub>1</sub> e CAN<sub>2</sub> de 10 caracteres usados para a discriminação das castas de *Brachygastra augusti* em fase de estabelecimento (Brau4).

Caracter	Médias (mm)				Razão			CAN <sub>1</sub>		CAN <sub>2</sub>	
	Rainhas (n = 30)	Operárias (n = 30)	Intermediária (n = 30)	Total (n = 90)	Rainha / Operária	Rainha / Intermed.	Intermed./ Operária	Padroni- zado	Bruto	Padroni- zado	Bruto
CC	2,08±0,03	2,03±0,06	2,05±0,03	2,05±0,04	1,03*	1,02*	1,01*	-0,358	-16,609	-0,581	-26,920
LM	1,97±0,05	1,90±0,07	1,92±0,05	1,93±0,06	1,04*	1,03*	1,01	-0,073	-2,355	-0,225	-7,263
CM	1,56±0,03	1,47±0,04	1,49±0,05	1,50±0,05	1,06*	1,05*	1,01	0,308	9,957	-0,252	-8,149
AME	2,52±0,07	2,42±0,09	2,44±0,05	2,46±0,08	1,04*	1,03*	1,01	0,052	1,686	0,213	6,834
CME	3,13±0,07	2,99±0,10	3,01±0,08	3,04±0,10	1,05*	1,04*	1,01	-0,189	-6,469	0,089	3,069
AMS	2,35±0,06	2,13±0,07	2,19±0,07	2,22±0,12	1,10*	1,07*	1,03*	0,465	13,986	-0,683	-20,502
CpTI	1,22±0,06	1,09±0,07	1,13±0,05	1,15±0,08	1,12*	1,08*	1,04*	0,125	2,245	-0,496	-8,899
ABTI	0,50±0,02	0,43±0,03	0,43±0,03	0,45±0,04	1,16*	1,16*	1,00	0,290	3,970	0,320	4,385
LATII	2,63±0,05	2,53±0,07	2,52±0,06	2,56±0,08	1,04*	1,04*	1,00	0,211	8,063	0,365	13,929
CA	4,44±0,07	4,19±0,11	4,19±0,10	4,27±0,15	1,06*	1,06*	1,00	0,595	24,577	0,913	37,718

\* comparação entre as medianas são estatisticamente significantes (p<0,05).

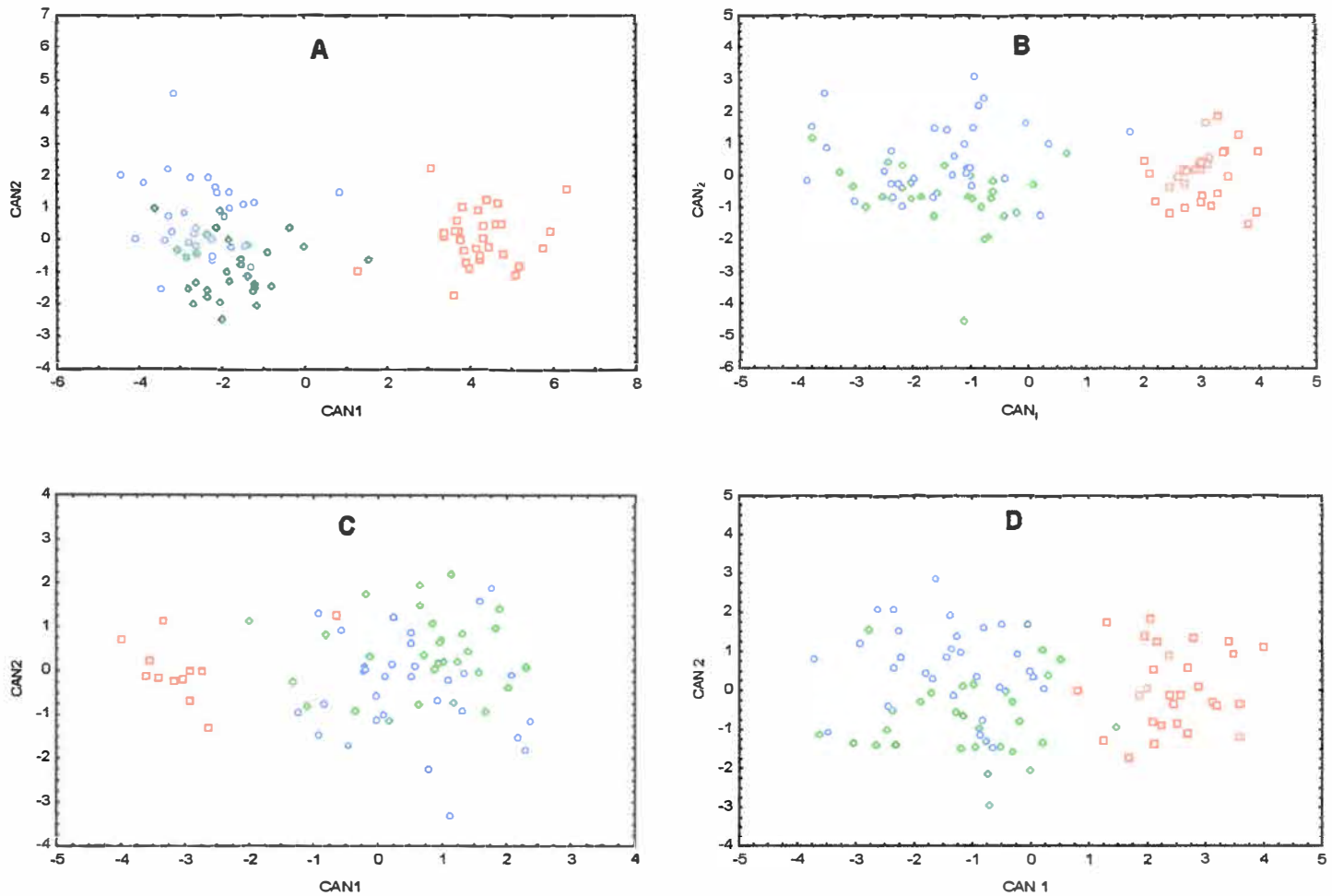


Figura 6 - Distribuição de rainhas (□), operárias (○) e intermediárias (●) de *Brachygastra augusti*, em fase matura (A), migração (B), pré-enxameagem (C) e estabelecimento (D), através da análise discriminante canônica, aplicada em 10 caracteres morfológicos.

#### 1.4.2 - Análise discriminante Stepwise

**Colônia em fase matura (Colônia Brau1):** após a análise discriminante stepwise (Tabela IX) observamos que quatro, dos 10 caracteres analisados, contribuíram significativamente ( $p < 0,05$ ) para o total de variância entre rainhas, operárias e intermediárias de *Brachygastra augusti* da colônia Brau1: o comprimento do primeiro tergito gastral (CpTI), a largura apical do segundo tegito gastral (LATII), o comprimento alar (CA) e altura do metassoma (AMS). De acordo com os dados encontrados na literatura (Jeanne & Fagen, 1974, Yamane *et al.*, 1983; Kojima & Kojima, 1994; Jeanne *et al.*, 1995;

Hunt *et al.*, 1996; Jeanne, 1996) estas quatro variáveis foram testadas independentemente usando a análise de covariância; rainhas e operárias+intermediárias diferiram significativamente com o comprimento do mesoscutelo (CMe) como variável independente, sendo que o mais discriminante deles (AMS) foi plotado com esta variável (Tabela X, Figura 7(A)).

**Colônia em fase de migração (Colônia Brau2):** após a análise discriminante stepwise (Tabela IX) observamos que cinco, dos 10 caracteres analisados, contribuíram significativamente ( $p < 0,05$ ) para o total de variância entre rainhas, operárias e intermediárias de *Brachygrastru augusti* da colônia Brau1: o comprimento da cabeça (CC), a largura do mesossoma, a altura basal do primeiro tergito gastral (ABTI) a altura do mesossoma (AME) e o comprimento alar (CA). Estas cinco variáveis foram, então, testadas independentemente usando a análise de covariância; onde rainhas e operárias+intermediárias diferiram significativamente com o comprimento do mesoscutelo (CMe) como variável independente, sendo AMS plotado com esta variável (Tabela X, Figura 7(B)).

**Colônia em fase de pré-enxameagem (Brau3):** após a análise discriminante stepwise (Tabela IX) observamos que dois, dos 10 caracteres analisados, contribuíram significativamente ( $p < 0,05$ ) para o total de variância entre rainhas, operárias e intermediárias de *Brachygrastru augusti* da colônia Brau3: largura apical do segundo tergito gastral (LATII) e o comprimento alar (CA). Estas duas variáveis foram testadas independentemente usando a análise de covariância; rainhas e operárias+intermediárias e apenas uma (CA) diferiu significativamente com o comprimento do mesoscutelo (CMe) como variável independente, sendo que (AMS) foi plotado com esta variável (Tabela X, Figura 7(C)).

**Colônia em fase de estabelecimento (colônia Brau4):** após a análise discriminante stepwise (Tabela IX) observamos que cinco, dos 10 caracteres analisados, contribuíram significativamente ( $p < 0,05$ ) para o total de variância entre rainhas, operárias e intermediárias de *Brachygrastru augusti* da colônia Brau4: largura apical do segundo tergito gastral (LATII) altura basal do primeiro tergito gastral (ABTI), comprimento da cabeça (CC), comprimento alar (CA) e principalmente, altura do metassoma (AMS). Estas cinco variáveis foram testadas independentemente usando a análise de covariância; rainhas e operárias+intermediárias diferiram significativamente com o comprimento do mesoscutelo (CMe) como variável independente, sendo que o mais discriminante deles (AMS) foi plotado com esta variável (Tabela X, Figura 7(D)).

Tabela IX – Dimorfismo entre rainhas, operárias e intermediárias em quatro colônias de *Brachygrastra augusti* baseada em 10 caracteres morfométricos utilizados na análise discriminante de regressão Stepwise.

<i>Fase colonial</i>	<i>Variável</i>	<i>Step</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Matura (Brau1)	AMS*	1	113,3902	<0,000001
	CA*	2	26,8868	<0,000001
	LATII*	3	14,2869	0,000004
	CPTI*	4	4,4526	0,014523
	AME	5	1,6734	0,193880
Migração (Brau2)	CA*	1	128,9590	<0,000001
	AME*	2	10,7202	0,000070
	ABTI*	4	4,6355	0,012313
	LM*	5	4,3229	0,016370
	CC*	6	3,8029	0,026339
Pré- enxameagem (Brau3)	CA*	1	46,82367	<0,000001
	LATII*	2	3,46481	0,036905
	CM	3	2,41443	0,097161
	AME	4	1,68614	0,193114
	AMS	5	1,33409	,270514
Estabelecimento (Brau4)	AMS*	1	75,59972	<0,000001
	CA*	2	14,97688	0,000003
	CC*	3	5,45443	0,005906
	ABTI*	4	5,90062	0,004001
	LATII*	5	3,10998	0,049839
	CM	6	2,71968	0,071842
	CPTI	7	1,61341	0,205542

\* estatisticamente significantes ( $p < 0,05$ ).

Tabela X – Valores de F para a análise de covariância das variáveis morfométricas (ver texto) em *Brachygrastra augusti* usando CMe como variável independente.

<i>Fase colonial</i>	<i>Variável</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Matura (Brau1)	AMS*	24,79706	<0,000001
	LATII*	23,52001	<0,000001
	CA*	23,24052	<0,000001
	CPTI*	14,93743	0,000003
Migração (Brau2)	LM*	18,40515	<0,000001
	CA*	16,06058	0,000001
	AME*	13,43703	0,000008
	ABTI*	12,68239	0,000015
	CC*	9,53991	0,000181
Pré-enxameagem (Brau3)	CA*	12,65098	0,000021
	LATII	1,64369	0,200851
Estabelecimento (Brau4)	AMS*	38,01083	<0,000001
	CA*	26,54497	<0,000001
	ABTI*	18,47468	<0,000001
	LATII*	13,49438	0,000008
	CC	1,83611	0,165631

\* estatisticamente significantes ( $p < 0,05$ ).

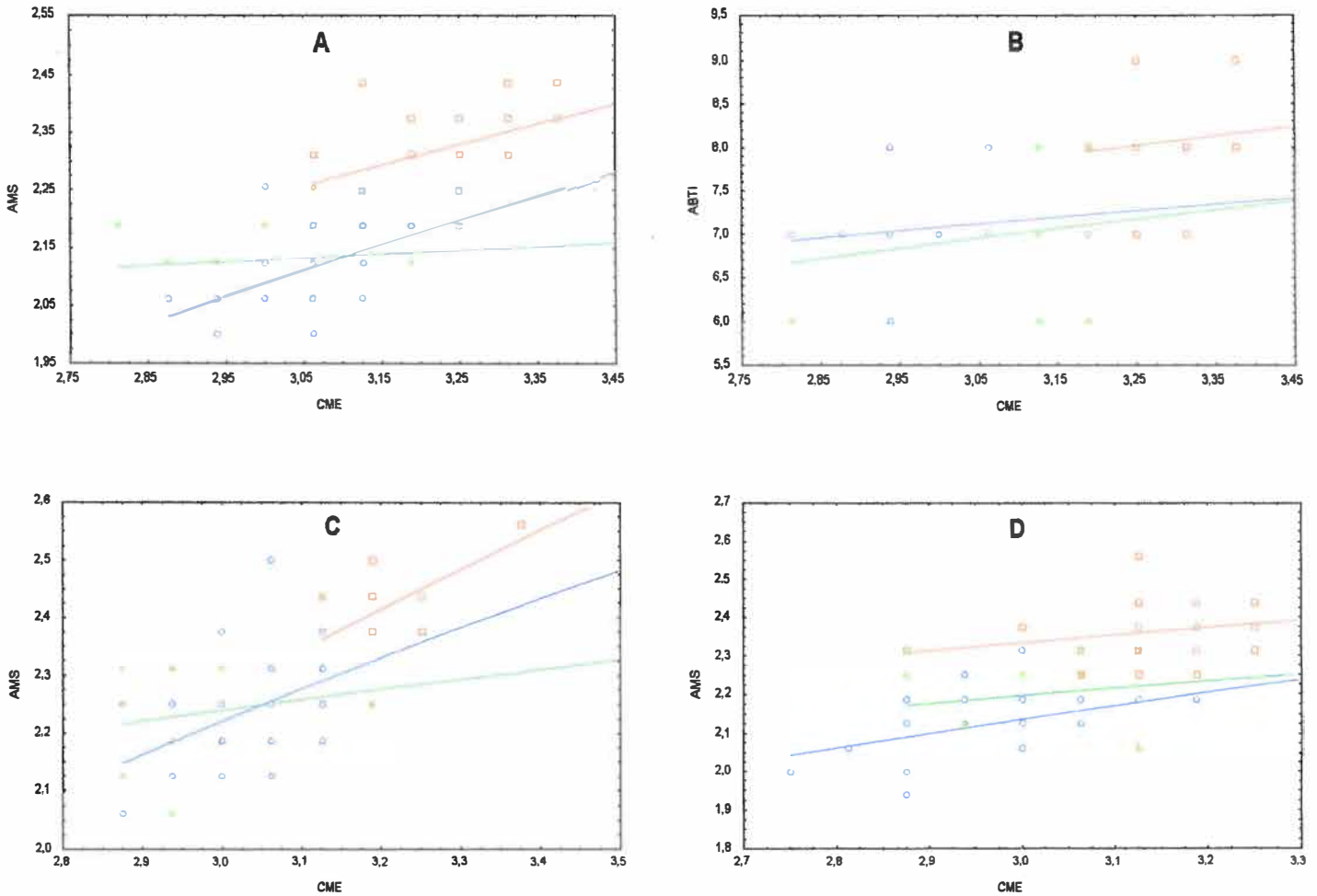


Figura 7 - Discriminação entre rainhas (□), operárias (○) e intermediárias (◇) de *Brachygastra augusti*, em fase madura (A), migração (B), pré-enxameagem (C) e estabelecimento (D), baseado em dois caracteres morfométricos.

#### 1.4.3 - Análise dos Componentes Principais (PCA): rainhas, operárias e intermediárias.

Utilizando-se dos dados referentes à todas as operárias estudadas, a partir da análise dos componentes principais (PCA), extraíram-se 3 fatores, sendo que o primeiro abrangeu 41,7% da variância dos dados, o segundo 15,3% e o terceiro 8,7%. Portanto, com esta análise, avaliou-se 65,2% da variância total encontrada nas operárias de diferentes fases do ciclo colonial de *Brachygastra augusti*. Verifica-se a ocorrência de sobreposição nos grupos analisados, (colônias Brau2, Brau3, e Brau4) sugerindo que não ocorre variação morfológica significativa das operárias nessas respectivas fases analisadas (Tabela XI, Figura 8). Porém, observamos que as operárias da colônia Brau1

distinguem-se das outras colônias sugerindo que ocorre variação morfológica significativa das operárias da fase matura para as outras fases analisadas.

No caso das intermediárias a partir da análise dos componentes principais avaliou-se 63,5% da variância total encontradas neste grupo (36,1% abrangida pelo primeiro fator, 16,0% pelo segundo e 11,4% pelo terceiro). Verifica-se a ocorrência de sobreposição nos grupos analisados, (colônias Brau2, 3, e 4) sugerindo que não ocorre variação morfológica significativa das intermediárias nas respectivas fases analisadas (Tabela XI, Figura 8). Porém, observamos que as intermediárias da colônia 1 distinguem-se das outras colônias sugerindo que ocorre variação morfológica significativa das intermediárias da fase matura para as outras fases analisadas.

Nas rainhas, a partir da análise dos componentes principais, avaliou-se 66,8% da variância total encontradas neste grupo (40,5% abrangida pelo primeiro fator, 15,5% pelo segundo e 10,8% pelo terceiro). Nas rainhas de *Brachygastra augusti* ocorre apenas uma pequena sobreposição nos grupos analisados, sugerindo a ocorrência de uma grande variação morfológica nas rainhas de diferentes fases do ciclo colonial (Tabela XI, Figura 8).

Tabela XI - Correlação entre os componentes principais extraídos (1, 2 e 3) a partir dos dados logaritimizados das operárias de *Brachygastra augusti*.

Caráter	Componentes Principais Extraídos								
	Operárias			Intermediárias			Rainhas		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
CC	0,735	0,217	0,054	0,577	0,122	-0,591	0,852	-0,036	0,151
LM	0,789	0,015	-0,208	0,719	0,070	-0,438	0,840	-0,191	0,250
CM	0,635	0,177	-0,399	0,653	-0,247	0,287	0,722	-0,002	-0,062
AME	0,811	-0,113	-0,059	0,724	0,211	0,106	0,817	-0,230	0,035
CME	0,805	0,036	0,003	0,686	-0,101	0,279	0,823	0,057	-0,099
AMS	0,538	-0,616	0,170	0,504	0,484	0,370	0,304	-0,489	-0,672
CpTI	0,540	-0,193	0,696	0,561	-0,265	0,297	0,480	0,201	-0,363
ABTI	0,220	0,810	0,255	0,165	-0,838	-0,328	0,273	0,828	0,187
LATII	0,546	-0,417	-0,198	0,582	0,497	-0,292	0,577	0,083	0,293
CA	0,605	0,435	0,012	0,632	-0,458	0,112	0,159	0,700	-0,525

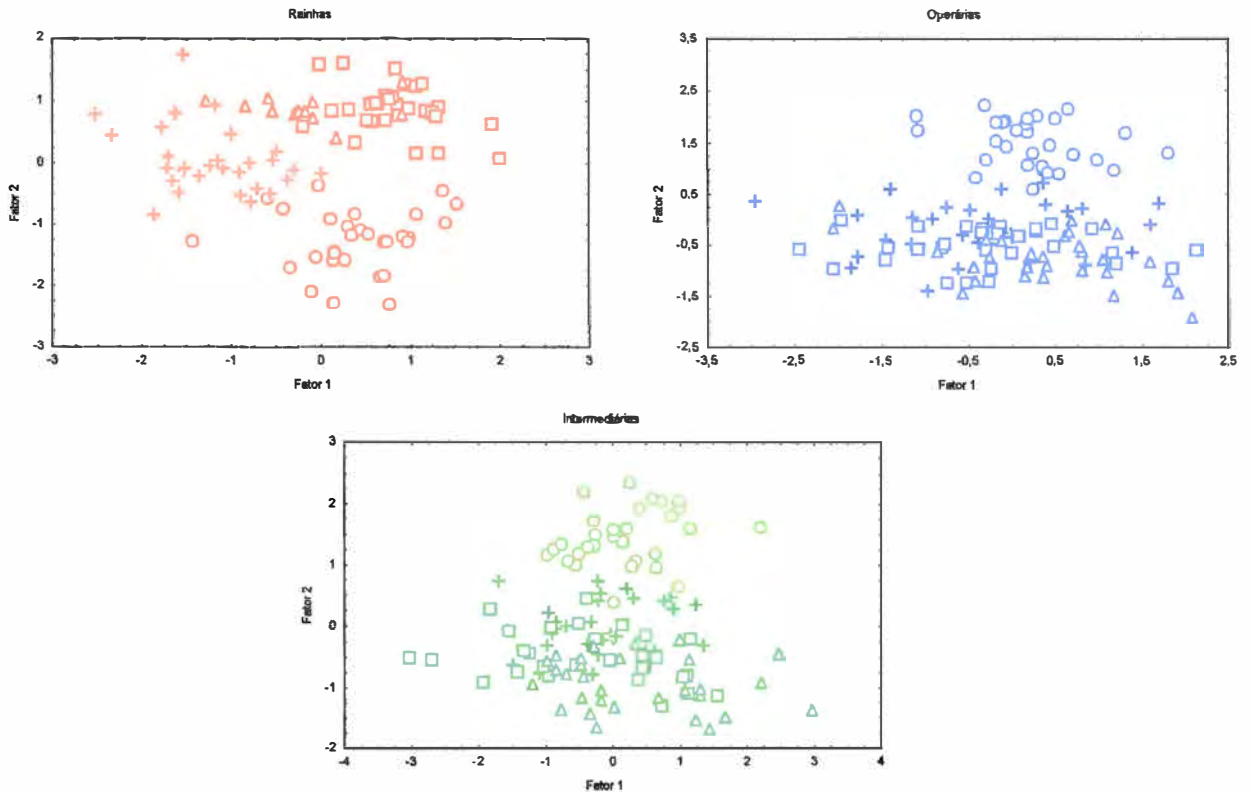


Figura 8 - Esquematização gráfica da distribuição dos valores dos componentes principais para rainhas (vermelhos), operárias (azuis) e intermediárias (verdes) de *Brachygastra augusti*: colônia 1 (o); colônia 2 (□); colônia 3 (△); colônia 4 (+).

#### 1.4.4 Distância Generalizada de Mahalanobis

As distâncias generalizadas de Mahalanobis ( $D^2$ ) de *Brachygastra augusti* podem ser vistas na Tabela XII.

Podemos observar que, de um modo geral, as maiores distâncias generalizadas de Mahalanobis são encontradas entre rainhas e operárias (salvo Brau3). Este fato também foi encontrado por Noll (1996) em *Polybia occidentalis* e *Polybia paulista*, por Shima (1991) em *Brachygastra lecheguana* e *Polybia ignobilis*., por Baio (1998) em *Protopolybia sedula*. Além disso podemos observar em *Brachygastra augusti*, que as menores distâncias ocorrem em colônias do início e do final do ciclo colonial. Estes resultados indicam que as maiores rainhas estão presentes em maior frequência na fase matura, ao contrário do observado por Noll & Zucchi (2000) em *Polybia occidentalis* e *P. scutellaris* onde as maiores rainhas estavam concentradas nas fases finais do ciclo.

Tabela XII - Distância generalizada de Mahalanobis encontradas nas colônias de *Brachygastra augusti*.

Fase colonial	Código da colônia	Rainha - Operária	Rainha - Intermediária	Operária - Intermediária
matura	Brau1	46,343*	37,578*	3,147*
migração	Brau2	21,905*	21,281*	1,473*
pré-enxameagem	Brau3	13,289*	14,106*	0,602
estabelecimento	Brau4	16,030*	13,637*	2,309*

\* valor significativo ao nível de  $p < 0,05$



2 – *Metapolybia docilis*

## 2.1 - Ciclo Colonial

As Tabelas XIII e XIV mostram o estágio do ciclo colonial em que se encontravam as colônias de *Metapolybia docilis* analisadas.

A Tabela XIII mostra que as colônias analisadas encaixam-se em 5 das 6 fases propostas. Mpd1 foi classificada como em fase matura. Mpd2 foi classificada como em fase pré-enxameagem. Mpd3 foi classificada como em fase de estabelecimento. Mpd5 foi classificada como em fase de migração pela ausência de machos. Finalmente Mpd7 foi classificada como em fase de enxameagem pela presença de algumas rainhas novas, apesar da ausência de machos.

Tabela XIII - Características gerais dos ninhos de *Metapolybia docilis* estudados.

Fase colonial	numero de favos	n°. e (%) de células vazias	n°. e (%) de células com ovos	n°. e (%) de células com larvas	n°. e (%) de células com pupas	n°. total de células	gerações produzidas por células
Matura (Mpd1)	1	123 (15,00)	108 (13,17)	268 (32,68)	321 (39,15)	820	1
Pré-enxameagem (Mpd2)	1	313 (79,89)	42 (10,85)	26 (6,72)	6 (1,55)	387	2
Estabele-cimento (Mpd3)	1	41 (68,33)	19 (31,67)	0	0	60	0
Migração (Mpd5)	-	-	-	-	-	-	-
Enxameagem (Mpd7)	-	-	-	-	-	-	-

Tabela XIV - Composição populacional das colônias de *Metapolybia docilis*.

Fase colonial	Fêmeas		n°. e (%) de Machos	Total
	n°. e (%) de Operárias	n°. e (%) de Rainhas		
Matura (Mpd1)	197 (89,55)	23 (10,45)	0	220
Pré-enxameagem (Mpd2)	165 (93,75)	4 (2,27)	7 (3,98)	176
Estabele-cimento (Mpd3)	64 (87,67)	9 (12,33)		73
Migração (Mpd5)	44 (97,78)	1 (2,22)	0	45
Enxameagem (Mpd7)	11 (61,11)	7 (38,89)	0	18

## 2.2 - Classificação das fêmeas de *Metapolybia docilis*.

### 2.2.1 - Desenvolvimento ovariano e inseminação.

Os resultados obtidos quanto ao desenvolvimento ovariano encontrados nas fêmeas das colônias de *Metapolybia docilis* analisadas, são mostrados na Figura 9.

Verifica-se pela Figura 9 que os ovários padrão A apresentam ovários atrofiados e os ovários padrão B, ovários muito desenvolvidos com oócitos maduros de tamanho suficiente para postura.

As fêmeas que não apresentaram espermatozóides na espermateca e evidenciaram ovários padrão A, foram consideradas operárias. As fêmeas que continham espermatozóides na espermateca e ovários padrão B, foram classificadas como rainhas.

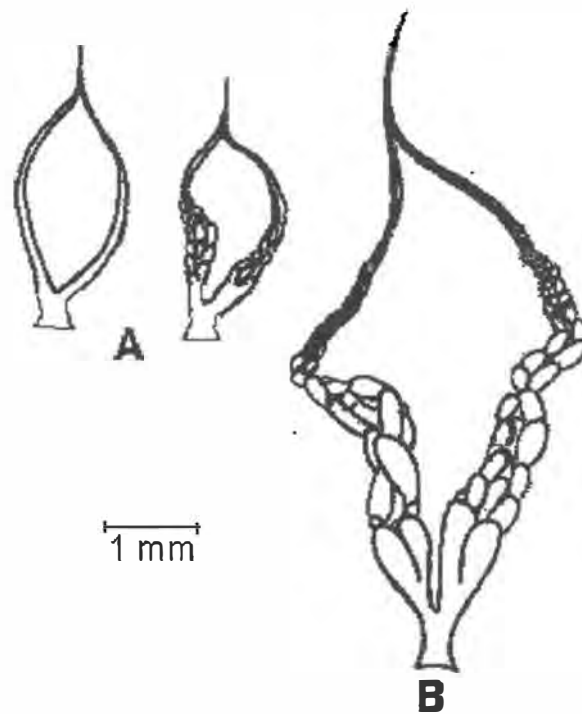


Figura 9 - Representação esquemática dos padrões de desenvolvimento ovariano encontrados em *Metapolybia docilis*. A - Operárias; B - Rainhas.

### 2.3 - Idade relativa dos indivíduos.

Os padrões encontrados quanto à pigmentação progressiva dos apódemas foram: AC (amarelo claro), MC (marrom claro), ME (marrom escuro) e Pr (preto) que, segundo Richards (1971), West-Eberhard (1973) e Forsyth (1978), indicam a idade progressiva, ou seja, desde indivíduos jovens (AC) até os mais idosos (Pr) (Ver Figura 4).

Com a finalidade de verificarmos a distribuição das idades das fêmeas inseminadas e não inseminadas (rainhas e operárias, respectivamente) de acordo com a pigmentação progressiva do apódema transversal dos esternitos, construímos a Figura 10.

A análise de cada uma das fases coloniais estudadas separadamente evidenciou as seguintes características:

- Estabelecimento: Mpd3, apresentam uma grande variação com relação às idades das rainhas e operárias.
- Madura: Mpd1, com alta porcentagem de indivíduos idosos (rainhas) e jovens (operárias).
- Pré-enxameagem: Mpd2, com rainhas velhas (Pr), operárias jovens (AC e MC).
- Migração: Mpd5, apresentam uma grande variação com relação as idades de rainhas e operárias.
- Enxameagem: Mpd7, rainha e operárias ocupando os extremos com relação à idade, ou seja, AC e Pr.

De acordo com estes resultados podemos supor que o ciclo colonial em *Metapolybia docilis* é caracterizado por uma grande variação com relação à idade dos indivíduos adultos durante todo o ciclo.

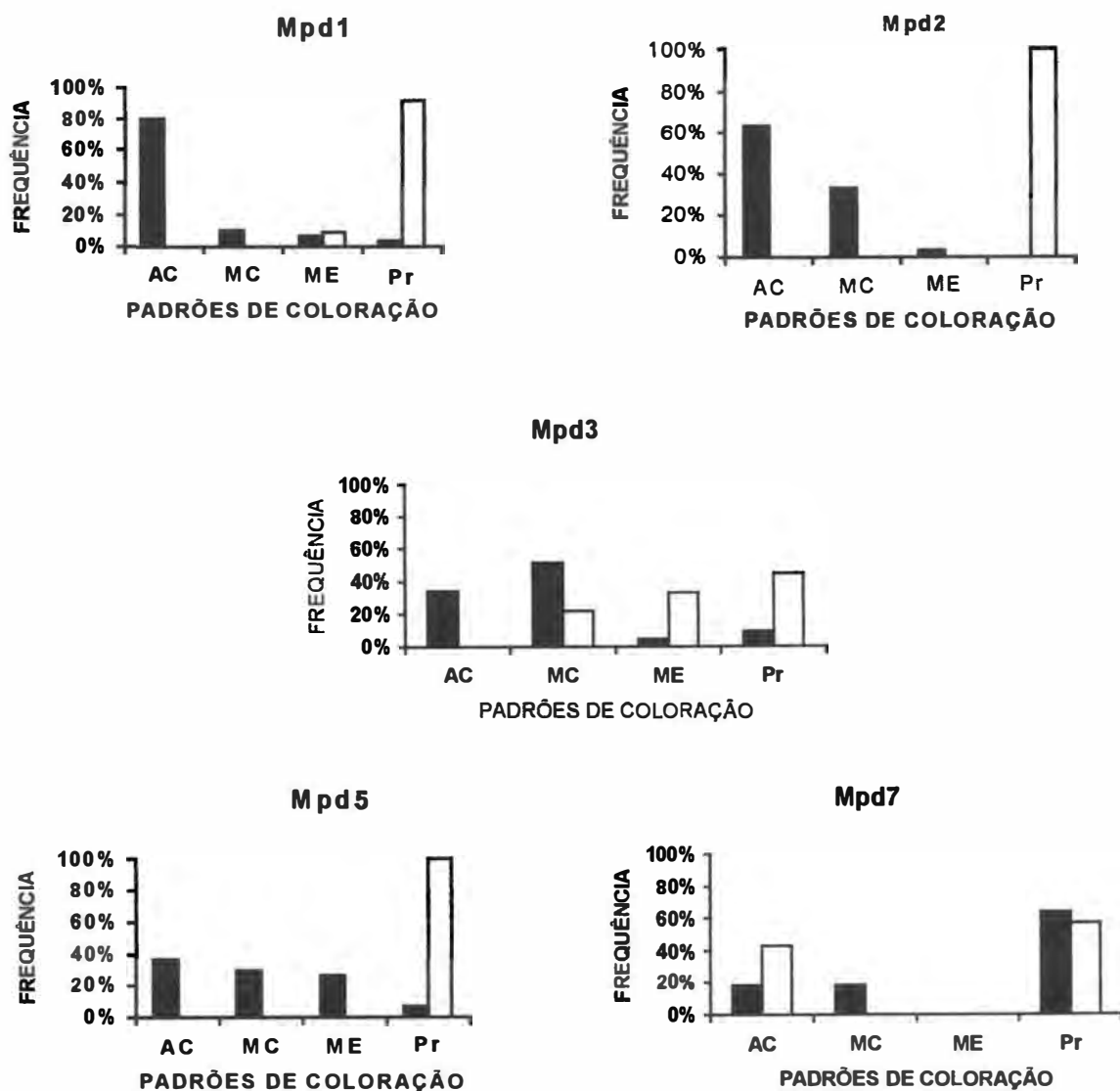


Figura 10 - Frequência de rainhas (barras brancas) e operárias (barras pretas) de acordo com os padrões de coloração do apódema transversal do 4º esternito gastral observados em *Metapolybia docilis* nas diferentes fases do ciclo colonial. AC - amarelo claro, MC - marrom claro, ME - marrom escuro e Pr - preto.

## 2.4 - Diferenciação de castas.

### 2.4.1 - Análise Discriminante Canônica

**Colônia em fase de estabelecimento (Colônia Mpd3):** A variável canônica (número de grupos estabelecidos menos 1) pode ser calculada (V. Material e Métodos) a partir dos resultados apresentados na Tabela XV com a seguinte equação:

$$\text{CAN}_1: -44,466 (\text{CC} - 1,95) + 100,729 (\text{LC} - 2,40) - 18,544 (\text{DMI} - 1,83) + 41,987 (\text{DmI} - 0,99) + 9,103 (\text{LG} - 0,39) + 15,182 (\text{LO} - 0,60) + 4,686 (\text{LP} - 1,84) + 2,495 (\text{LM} - 1,58) - 1,913 (\text{CM} - 1,33) + 15,768 (\text{CMe} - 0,47) - 0,084 (\text{CMt} - 0,34) + 17,096 (\text{AME} - 2,12) - 24,952 (\text{CME} - 2,91) - 20,178 (\text{CP} - 1,19) - 60,511 (\text{AMS} - 1,92) - 32,200 (\text{CpTI} - 2,17) - 5,417 (\text{AATI} - 0,27) + 0,291 (\text{ABTI} - 0,44) + 8,179 (\text{CpTII} - 1,66) + 13,042 (\text{LATII} - 2,01) + 16,744 (\text{LBTII} - 0,49) - 32,971 (\text{CA} - 4,41) - 0,517 (\text{NH} - 6,91)$$

Pela análise da Tabela XV, observamos que o comprimento da cabeça (CC), largura da cabeça (LC) e, principalmente, a altura do metassoma (AMS) são importantes para a determinação da primeira variável canônica ( $\text{CAN}_1$ ). Assim sendo, esses caracteres com maior poder de discriminação, são aqueles cujos coeficientes padronizados apresentam maior magnitude, ou seja, o maior valor em módulo, Rao (1973); Gendre (1976); Klecka (1980); Dunn & Everitt (1982).

Ainda com relação aos resultados encontrados em  $\text{CAN}_1$  escolhemos os 10 caracteres mais discriminantes para análise das outras colônias.

Podemos notar através da Figura 11(A) que as rainhas encontram-se distribuídas nos valores mais baixos de  $\text{CAN}_1$  e as operárias nos valores mais altos.

Observa-se ainda pela Tabela XV, que as rainhas apresentam 22 caracteres com razão média maior que 1,00 indicando que estas medidas são maiores em rainhas que em operárias; e um caracter com razão média igual a 1,00 (CME) indicando que esta medida é igual entre rainhas e operárias.

**Colônia em fase de pré-enxameagem (Colônia Mpd2):** de acordo com os dados da Tabela XVI, a variável canônica pode ser calculada com a seguinte equação:

$$\text{CAN}_1: -40,605 (\text{CC} - 1,99) - 51,089 (\text{LC} - 2,45) + 28,065 (\text{DmI} - 1,03) + 71,422 (\text{LP} - 1,29) + 3,123 (\text{CMe} - 0,53) - 28,735 (\text{CME} - 3,14) - 4,332 (\text{AMS} - 2,01) - 19,407 (\text{CpTI} - 2,23) + 24,842 (\text{LBTII} - 0,49) - 9,051 (\text{CA} - 4,55)$$

Pela análise da Tabela XVI, observamos que o comprimento da cabeça (CC), a largura basal do terço II (LBTII) e, principalmente, a largura do pronoto (LP) são importantes para a determinação da primeira variável canônica ( $\text{CAN}_1$ ).

Podemos notar através da Figura 11(B) que as rainhas encontram-se distribuídas nos valores mais altos de  $\text{CAN}_1$  e as operárias encontram-se nos valores mais baixos.

A razão das médias entre os 2 grupos representadas na Tabela XVI, mostra que três caracteres são maiores em rainhas que em operárias. Já as operárias possuíram 6 caracteres de medidas maiores e 1 (dmi) igual em relação aos das rainhas.

**Colônia em fase matura (Colônia Mpd1):** a variável canônica pode ser calculada a partir dos resultados apresentados na Tabela XVII com a seguinte equação:

$$\text{CAN}_1: 53,825 (\text{CC} - 2,02) - 64,201 (\text{LC} - 2,45) + 34,420 (\text{DmI} - 1,04) - 5,263 (\text{LP} - 1,28) - 11,002 (\text{CMe} - 0,52) - 17,485 (\text{CME} - 3,25) + 62,332 (\text{AMS} - 2,02) - 27,265 (\text{CpTI} - 2,23) - 2,353 (\text{LBTII} - 0,50) + 20,430 (\text{CA} - 4,55)$$

Pela análise da Tabela XVII, observamos que a distância mínima interorbital (dmi), o comprimento da cabeça (CC) e, principalmente a largura da cabeça (LC) são importantes para a determinação da primeira variável canônica ( $CAN_1$ ).

Podemos notar através da Figura 11(C) que as rainhas encontram-se distribuídas nos valores mais altos de  $CAN_1$  e as operárias encontram-se nos valores mais baixos.

Observa-se através das Tabela XVII, que as rainhas apresentam 4 caracteres com razão média maior que 1,00 indicando que estas medidas são maiores em rainhas que em operárias. Já as operárias possuíam 2 caracteres de medidas maiores que as rainhas e 3 iguais.

**Colônia em fase de migração (Colônia Mpd5):** de acordo com os dados da Tabela XVIII a variável canônica pode ser calculada com as seguinte equação:

$$CAN_1: -159,485 (CC - 1,94) + 165,215 (LC - 2,40) - 62,744 (DmI - 1,02) + 5,157 (LP - 1,24) - 9,139 (CMe - 0,48) - 20,730 (CME - 3,06) - 25,433 (AMS - 1,95) + 29,214 (CpTI - 2,15) + 15,573 (LBTII - 0,49) + 107,559 (CA - 4,31)$$

Pela análise da Tabela XVIII, observamos que o comprimento alar(CA), a largura da cabeça (LC) e, principalmente o comprimento da cabeça(CC) são importantes para a determinação da primeira variável canônica ( $CAN_1$ ).

A Figura 11(D) mostra que as rainhas encontram-se distribuídas nos valores mais baixos de  $CAN_1$ . Já as operárias estão distribuídas nos valores mais altos de  $CAN_1$ .

A razão das médias entre rainhas e operárias (Tabela XVIII), mostra que 6 caracteres são maiores em rainhas que em operárias. Já as operárias possuíam 2 caracteres de medidas maiores e 1 (CME) igual em relação às rainhas.

**Colônia em fase de enxameagem (Colônia Mpd7):** de acordo com os dados da Tabela XIX a variável canônica pode ser calculada com as seguinte equação:

$$CAN_1: -160,285 (CC - 1,93) + 154,302 (LC - 2,35) - 34,259 (DmI - 0,99) + 70,509 (LP - 1,19) - 0,696 (CMe - 0,49) - 2,453 (CME - 2,97) - 69,952 (AMS - 1,87) + 82,198 (CpTI - 2,14) + 1,732 (LBTII - 0,47) - 186,623 (CA - 4,32)$$

Pela análise da Tabela XIX, observamos que a largura do pronoto (LP), comprimento do mesoscutelo (CMe) o comprimento da cabeça (CC) e, principalmente a largura da cabeça (LC) são importantes para a determinação da primeira variável canônica ( $CAN_1$ ).

A Figura 11(E) mostra que as rainhas encontram-se distribuídas nos valores mais baixos de  $CAN_1$ . Já as operárias estão distribuídas nos valores mais altos de  $CAN_1$ .

A razão das médias entre rainhas e operárias (Tabela XIX), mostra que todos os caracteres são maiores em rainhas que em operárias.

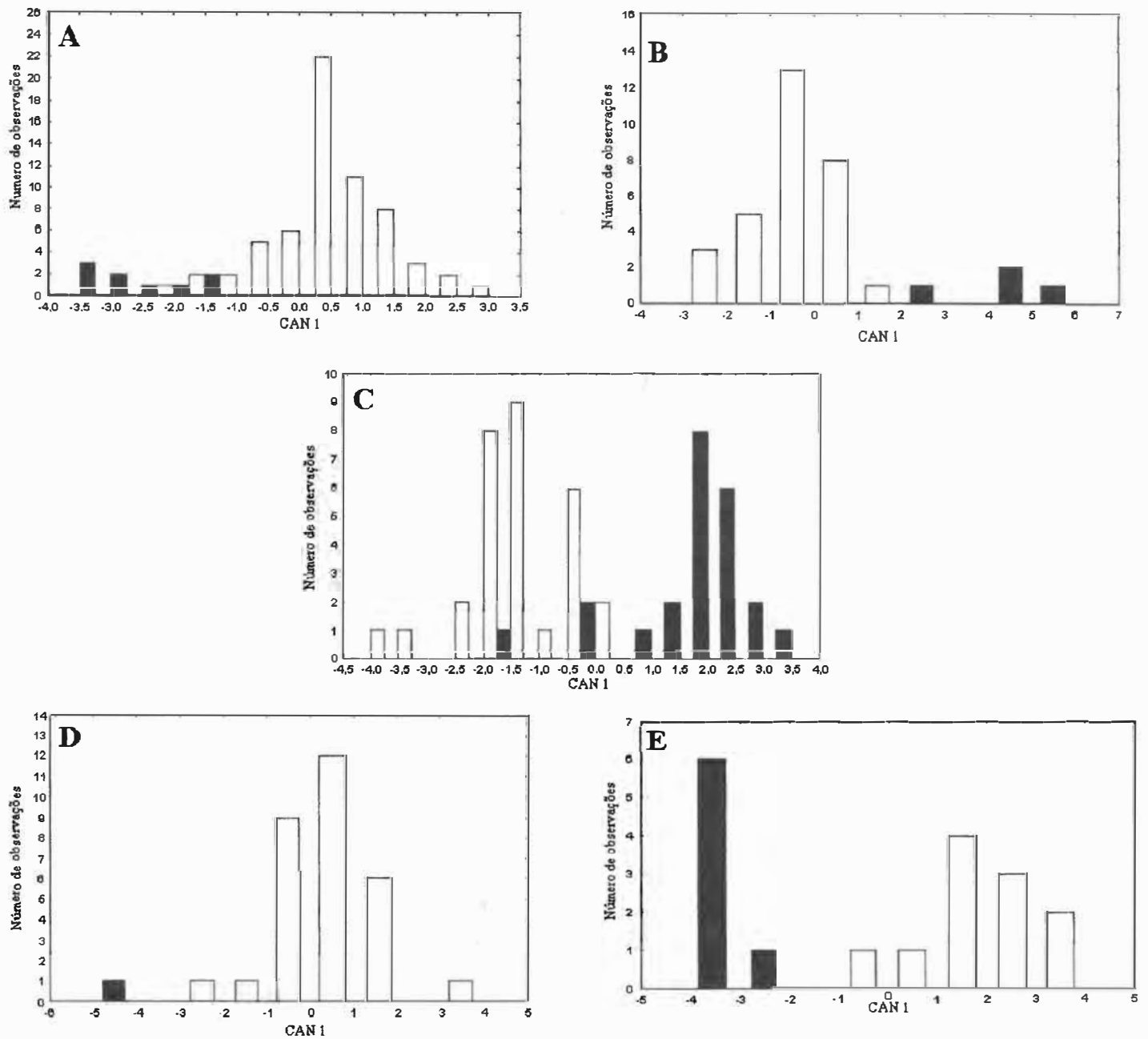


Figura 11 - Distribuição de rainhas (■) e operárias (□) de *Metapolybia docilis*, em fase de estabelecimento(A), pré-enxameagem(B), madura(C), migração(D) e enxameagem(E), através da análise discriminante canônica.

Tabela XV - Médias, razão das médias entre rainhas e operárias, média total e valor de  $CAN_1$  de 23 caracteres usados para a discriminação das castas de *Metapolybia docilis* em fase de estabelecimento (Mpd3).

Caracter	Médias (mm)			Razão Rainha / Operária	$CAN_1$	
	Rainhas (n = 9)	Operárias (n = 30)	Total (n = 39)		Padroni -zado	Bruto
CC <sup>+</sup>	2,00±0,06	1,95±0,07	1,95±0,07	1,03	-0,686	-44,466
LC	2,42±0,06	2,40±0,07	2,40±0,07	1,01	1,330	100,72
DMI	1,86±0,06	1,83±0,06	1,83±0,06	1,02	-0,265	-18,544
Dmi <sup>+</sup>	1,00±0,04	0,99±0,04	0,99±0,04	1,01	0,788	41,987
LG	0,40±0,03	0,39±0,03	0,39±0,03	1,03	0,316	9,103
LO	0,61±0,03	0,60±0,03	0,60±0,03	1,02	0,395	15,182
LP <sup>+</sup>	1,86±0,07	1,83±0,06	1,84±0,06	1,02	-0,574	4,686
LM	1,61±0,08	1,57±0,07	1,58±0,07	1,03	0,050	2,495
CM	1,36±0,07	1,33±0,06	1,33±0,06	1,02	-0,039	-1,913
CMe <sup>+</sup>	0,48±0,03	0,47±0,03	0,47±0,03	1,04	0,480	15,768
CMt	0,34±0,03	0,34±0,03	0,34±0,03	1,00	-0,003	-0,084
AME	2,15±0,09	2,12±0,08	2,12±0,08	1,01	0,315	17,096
CME <sup>+</sup>	2,97±0,12	2,90±0,14	2,91±0,14	1,02	-0,532	-24,952
CP	1,23±0,06	1,18±0,07	1,19±0,07	1,04	-0,274	-20,178
AMS <sup>+</sup>	2,02±0,06	1,90±0,10	1,92±0,10	1,06*	-1,375	-60,511
CpTI <sup>+</sup>	2,22±0,04	2,16±0,08	2,17±0,08	1,03*	-0,556	-32,200
AATI	0,30±0,03	0,27±0,03	0,27±0,03	1,11*	0,302	-5,417
ABTI	0,46±0,04	0,44±0,04	0,44±0,04	1,05	0,009	0,291
CpTII	1,65±0,08	1,65±0,13	1,66±0,13	1,01	0,289	8,179
LATII	2,04±0,13	2,01±0,09	2,01±0,09	1,02	0,280	13,042
LBTII <sup>+</sup>	0,50±0,02	0,49±0,04	0,49±0,04	1,02	0,576	16,744
CA <sup>+</sup>	4,48±0,10	4,40±0,13	4,41±0,13	1,02	-0,419	-32,971
NH	7,11±0,33	6,89±0,50	6,91±0,50	1,03	-0,254	-0,517

\* comparação entre as medianas são estatisticamente significantes ( $p < 0,05$ ).

<sup>+</sup> caracteres mais discriminantes escolhidos para a análise das outras colônias.

Tabela XVI- Médias, razão das médias entre rainhas e operárias, média total e valor de  $CAN_1$  de 10 caracteres usados para a discriminação das castas de *Metapolybia docilis* em fase de pré-ensajagem (Mpd2).

Caracter	Médias (mm)			Razão Rainha / Operária	$CAN_1$	
	Rainhas (n = 4)	Operárias (n = 30)	Total (n = 34)		Padroni -zado	Bruto
CC	1,95±0,05	2,00±0,04	1,99±0,04	0,98	-0,412	-40,605
LC	2,43±0,07	2,45±0,03	2,45±0,03	0,99	-0,344	-51,089
dmi	1,03±0,03	1,03±0,03	1,03±0,03	1,00	0,380	28,065
LP	1,42±0,05	1,27±0,04	1,29±0,06	1,12*	1,125	71,422
CMe	0,54±0,03	0,53±0,03	0,53±0,03	1,02	0,080	3,123
CME	3,06±0,15	3,15±0,09	3,14±0,10	0,97	-0,404	-28,735
AMS	1,98±0,07	2,02±0,11	2,01±0,11	0,98	-0,104	-4,332
CpTI	2,20±0,12	2,23±0,05	2,23±0,06	0,99	-0,255	-19,407
LBTII	0,50±0,00	0,48±0,02	0,49±0,02	1,04	0,519	24,842
CA	4,53±0,16	4,55±0,09	4,55±0,10	0,99	-0,092	-9,051

\* comparação entre as medianas são estatisticamente significantes ( $p < 0,05$ ).

Tabela XVII- Médias, razão das médias entre rainhas e operárias, média total e valor de  $CAN_1$  de 10 caracteres usados para a discriminação de *Metapolybia docilis* em fase matura (Mpd1).

Caracter	Médias (mm)			Razão Rainha / Operária	$CAN_1$	
	Rainhas (n = 23)	Operárias (n = 30)	Total (n = 53)		Padroni -zado	Bruto
CC	2,03±0,04	2,01±0,03	2,02±0,04	1,01	0,468	53,825
LC	2,44±0,04	2,46±0,05	2,45±0,05	0,99	-0,570	-64,201
dmi	1,04±0,02	1,04±0,03	1,04±0,03	1,00	0,437	34,420
LP	1,28±0,04	1,29±0,07	1,28±0,06	0,99	-0,109	-5,263
CMe	0,50±0,02	0,53±0,03	0,52±0,02	0,94*	-0,250	-11,002
CME	3,25±0,07	3,24±0,09	3,25±0,08	1,00	-0,204	-17,485
AMS	2,11±0,08	1,95±0,07	2,02±0,11	1,08*	1,023	62,332
CpTI	2,25±0,04	2,22±0,06	2,23±0,05	1,01	-0,304	-27,265
LBTII	0,51±0,02	0,50±0,02	0,50±0,02	1,02	-0,049	-2,353
CA	4,56±0,08	4,54±0,10	4,55±0,09	1,00	0,190	20,430

\* comparação entre as medianas são estatisticamente significantes ( $p < 0,05$ ).

Tabela XVIII - Médias, razão das médias entre rainhas e operárias, média total e valor de  $CAN_1$  de 10 caracteres usados para a discriminação *Metapolybia docilis* em fase de migração ( Mpd5).

Caracter	Médias (mm)			Razão Rainha / Operária	$CAN_1$	
	Rainhas (n = 1)	Operárias (n = 30)	Total (n = 31)		Padroni -zado	Bruto
CC	2,00	1,94±0,03	1,94±0,03	1,03	-1,628	-159,48
LC	2,37	2,40±0,03	2,40±0,03	0,99	1,347	165,21
dmi	1,06	1,02±0,03	1,02±0,04	1,04	-1,180	-62,744
LP	1,25	1,24±0,05	1,24±0,05	1,01	0,131	5,157
CMe	0,56	0,47±0,03	0,48±0,04	1,19*	-0,323	-9,139
CME	3,06	3,06±0,09	3,06±0,09	1,00	-0,319	-20,730
AMS	2,00	1,95±0,03	1,95±0,03	1,03	-0,542	-25,433
CpTI	2,18	2,15±0,07	2,15±0,07	1,01	0,427	29,214
LBTII	0,50	0,49±0,02	0,49±0,03	1,02	0,440	15,573
CA	4,25	4,31±0,11	4,31±0,12	0,99	1,192	107,55

\* comparação entre as medianas são estatisticamente significantes ( $p < 0,05$ ).

Tabela XIX - Médias, razão das médias entre rainhas e operárias, média total e valor de  $CAN_1$  de 10 caracteres usados para a discriminação de *Metapolybia docilis* em enxameagem (Mpd7).

Caracter	Médias (mm)			Razão Rainha / Operária	$CAN_1$	
	Rainhas (n = 7)	Operárias (n = 11)	Total (n = 18)		Padroni -zado	Bruto
CC	1,94±0,05	1,92±0,04	1,93±0,04	1,01	-1,883	-160,28
LC	2,37±0,06	2,34±0,04	2,35±0,03	1,01	1,946	154,30
dmi	1,01±0,03	0,97±0,03	0,99±0,04	1,04*	-0,468	-34,259
LP	1,19±0,04	1,18±0,03	1,19±0,05	1,01	1,657	70,509
CMe	0,50±0,03	0,48±0,03	0,49±0,03	1,04	1,657	-0,696
CME	3,00±0,09	2,96±0,09	2,97±0,10	1,01	-0,051	-2,453
AMS	1,94±0,07	1,82±0,09	1,97±0,10	1,07*	-1,265	-69,952
CpTI	2,15±0,12	2,14±0,05	2,14±0,06	1,01	1,212	82,198
LBTII	0,48±0,01	0,47±0,01	0,47±0,01	1,02	0,051	1,732
CA	4,41±0,14	4,26±0,10	4,32±0,09	1,04*	-2,299	-186,6

\* comparação entre as medianas são estatisticamente significantes ( $p < 0,05$ ).



#### 2.4.2 - Análise discriminante Stepwise

**Colônia em fase madura (Colônia Mpd1):** após a análise discriminante stepwise (Tabela XX) observamos que quatro, dos 10 caracteres analisados, contribuíram significativamente ( $p < 0,05$ ) para o total de variância entre rainhas, operárias e intermediárias de *Metapolybia docilis* da colônia Mpd1: comprimento alar (CA), altura do metassoma (AMS) e principalmente, largura do mesossoma (LM). De acordo com os dados encontrados na literatura (Jeanne & Fagen, 1974, Yamane *et al.*, 1983; Kojima & Kojima, 1994; Jeanne *et al.*, 1995; Hunt *et al.*, 1996; Jeanne, 1996) estas quatro variáveis foram testadas independentemente usando a análise de covariância; rainhas e operárias+intermediárias diferiram significativamente com o comprimento do mesoscutelo (CMe) como variável independente, sendo que o mais discriminante deles (AMS) foi plotado com esta variável (Tabela XXI, Figura 12(A)).

**Colônia em fase de pré-enxameagem (Colônia Mpd2):** após a análise discriminante stepwise (Tabela XX) observamos que quatro, dos 10 caracteres analisados, contribuíram significativamente ( $p < 0,05$ ) para o total de variância entre rainhas, operárias e intermediárias de *Metapolybia docilis* da colônia Mpd2: comprimento alar (CA), altura do metassoma (AMS) e principalmente, largura do mesossoma (LM). De acordo com os dados encontrados na literatura (Jeanne & Fagen, 1974, Yamane *et al.*, 1983; Kojima & Kojima, 1994; Jeanne *et al.*, 1995; Hunt *et al.*, 1996; Jeanne, 1996) estas quatro variáveis foram testadas independentemente usando a análise de covariância; rainhas e operárias+intermediárias diferiram significativamente com o comprimento do mesoscutelo (CMe) como variável independente, sendo que o mais discriminante deles (AMS) foi plotado com esta variável (Tabela XXI, Figura 12(B)).

**Colônia em fase de estabelecimento (Mpd3):** após a análise discriminante stepwise (Tabela XX) observamos que três, dos 10 caracteres analisados, contribuíram significativamente ( $p < 0,05$ ) para o total de variância entre rainhas, operárias e intermediárias de *Metapolybia docilis* da colônia Brale3: largura da cabeça (LC), largura do pronoto (LP) e principalmente, altura do metassoma (AMS). Estas três variáveis foram testadas independentemente usando a análise de covariância; rainhas e operárias+intermediárias e apenas duas (AMS e LP) diferiram significativamente com o comprimento do mesoscutelo (CMe) como variável independente, sendo que o mais discriminante deles (AMS) foi plotado com esta variável (Tabela XXI, Figura 12(C)).

**Colônia em fase de migração (colônia Mpd5):** após a análise discriminante stepwise (Tabela XX) observamos que dois, dos 10 caracteres analisados, contribuíram significativamente ( $p < 0,05$ ) para o total de variância entre rainhas, operárias e intermediárias de *Metapolybia docilis* da colônia Brale4: largura da cabeça (LC), largura do pronoto (LP) e principalmente, altura do metassoma (AMS). Estas duas variáveis foram testadas independentemente usando a análise de covariância; rainhas e operárias+intermediárias diferiram significativamente com o comprimento do mesoscutelo (CMe) como variável independente, sendo que o mais discriminante deles (AMS) foi plotado com esta variável (Tabela XXI, Figura 12(D)).

**Colônia em fase de enxameagem (colônia Mpd7):** após a análise discriminante stepwise (Tabela XX) observamos que dois, dos 10 caracteres analisados, contribuíram significativamente ( $p < 0,05$ ) para o total de variância entre rainhas, operárias e intermediárias de *Metapolybia docilis* da colônia Brale4: largura da cabeça (LC), largura do pronoto (LP) e principalmente, altura do metassoma (AMS). Estas duas variáveis foram testadas independentemente usando a análise de covariância; rainhas e operárias+intermediárias diferiram significativamente com o comprimento do mesoscutelo (CMe) como variável independente, sendo que o mais discriminante deles (AMS) foi plotado com esta variável (Tabela XXI, Figura 12(E)).

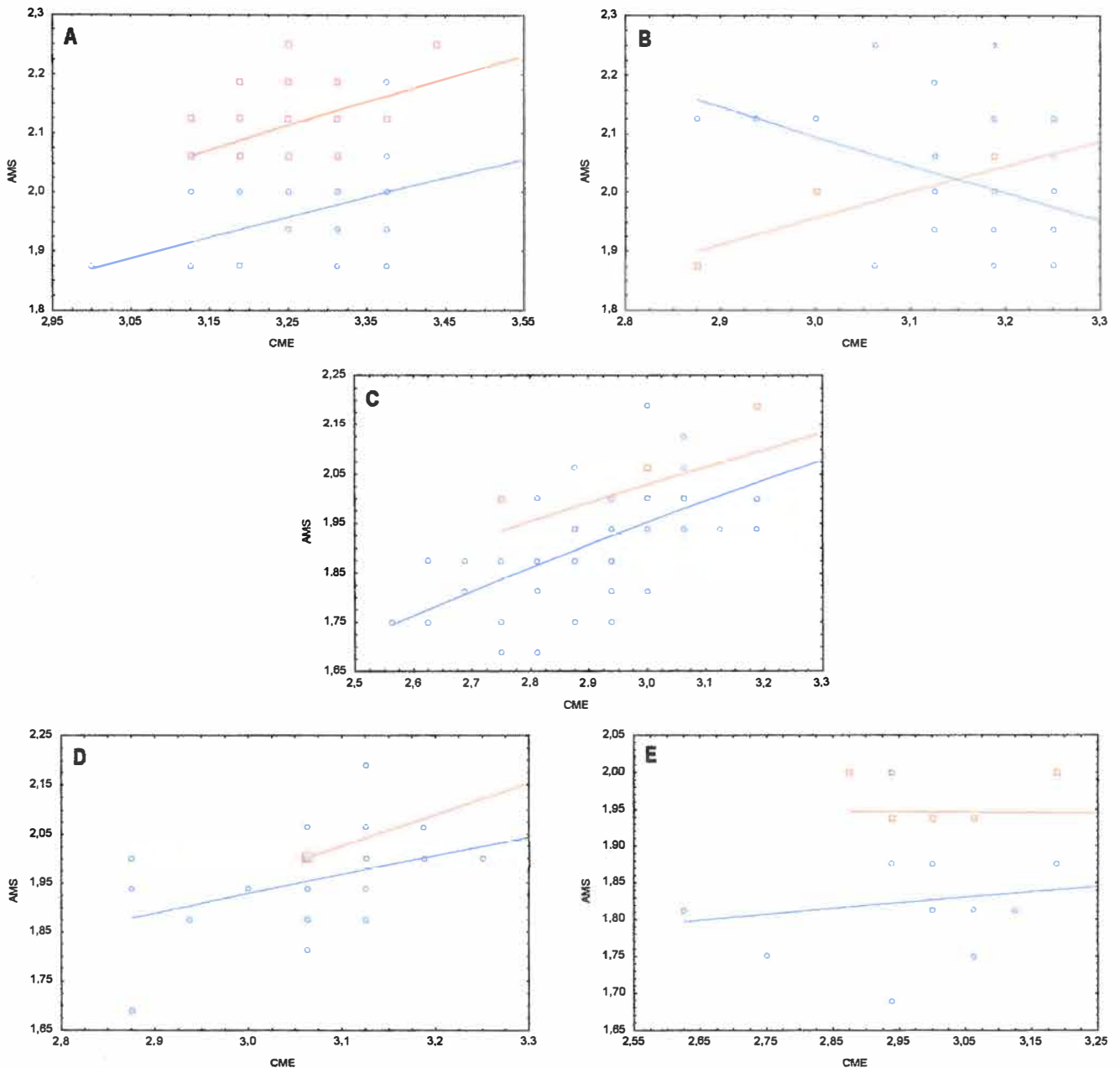


Figura 12 - Discriminação entre rainhas (□) e operárias (○) de *Metapolybia docilis*, em fase madura (A), pré-enxameagem (B), estabelecimento (C), migração (D) e enxameagem (E), baseado em dois caracteres morfométricos.

Tabela XX – Dimorfismo entre rainhas, operárias e intermediárias de *Metapolybia docilisi* baseada em 10 caracteres morfométricos utilizados na análise discriminante de regressão Stepwise (usando CME como variável independente).

Fase colonial	Variável	Step	F	p
Matura Mpd1	AMS*	1	57,00163	0,000001
	LC*	2	6,25126	0,015735
	CC	3	3,60987	0,063331
	CMe	4	3,03165	0,088061
	DMI	5	1,70819	0,197579
	CPTI	6	2,39788	0,128353
Pré-enxameagem Mpd2	LP*	1	32,32377	0,000003
	CPTI*	2	9,00223	0,005284
	CC	3	2,75500	0,107370
	LBTII	4	2,74375	0,108418
Estabelecimento Mpd3	AMS*	1	10,17120	0,002124
	LC*	2	5,69636	0,019706
	CP	3	3,49657	0,065739
	LBTII	4	3,52704	0,064664
	CPTI	5	2,88322	0,094147
	CMe	6	2,70211	0,104971
Migração Mpd5	Cme*	1	9,748887	0,003953
	LC	2	3,362757	0,076968
	AMS	3	3,806068	0,061140
	CA	4	2,448403	0,129291
	CC	5	4,041323	0,054879
	DMI	6	4,188381	0,051353
	LBTII	7	1,068092	0,311679
Enxameagem Mpd7	AMS*	1	10,74632	0,004732
	CA	2	3,65591	0,075164
	CPTI*	3	8,43262	0,011553
	CP	4	2,17430	0,164135
	CC	5	3,91890	0,071151
	LC*	6	5,39692	0,040355
	DMI	7	1,00981	0,338645

\* estatisticamente significantes ( $p < 0,05$ ).

Tabela XXI – Valores de F para a análise de covariância das quatro variáveis morfométricas (ver texto) em *Metapolybia docilisi* usando CME como variável independente.

Fase colonial	Variável	F	p
Matura Mpd1	LC	3,18090	0,080574
Pre-enxameagem Mpd2	AMS*	62,73840	0,000000
Estabelecimento Mpd3	LC	0,049818	0,824845
Migração Mpd5	CPTI	0,019838	0,888901
Enxameagem Mpd7	LC	0,836660	0,363494
	AMS*	7,906296	0,006386
	CC*	10,57515	0,002905
	LC	0,653840	0,431382
	CPTI	0,037154	0,849738
	AMS*	9,709459	0,007082

\* estatisticamente significantes ( $p < 0,05$ ).

### 2.4.3 - Análise dos Componentes Principais (PCA).

Utilizando-se dos dados referentes à todas as operárias estudadas, a partir da análise dos componentes principais (PCA), extraíram-se 2 fatores, sendo que o primeiro abrangiu 53,3% da variância dos dados e o segundo 13,1%. Portanto, com esta análise, avaliou-se 66,4% da variância total encontrada nas operárias de diferentes fases do ciclo colonial de *Metapolybia docilis*. Verifica-se a ocorrência de uma pequena sobreposição nos grupos analisados, (colônias 1-2 e 2-5) sugerindo que ocorre variação morfológica significativa das operárias nessas respectivas fases analisadas (Tabela XXII, Figura 13).

Nas rainhas, a partir da análise dos componentes principais, avaliou-se 66,1% da variância total encontradas neste grupo (48,8% abrangida pelo primeiro fator e 17,3% pelo segundo). Nas rainhas de *Metapolybia docilis* ocorre sobreposição apenas nas colônias 5 e 7 dos grupos analisados, sugerindo a ocorrência de uma grande variação morfológica nas rainhas de diferentes fases do ciclo colonial (Tabela XXII, Figura 13).

Tabela XXII - Correlação entre os componentes principais extraídos (1 e 2) a partir dos dados logaritimizados das operárias e rainhas de *Metapolybia docilis*.

Caráter	Componentes Principais Extraídos			
	Operárias		Rainhas	
	1	2	1	2
CC	0,800064	0,199525	0,166725	0,103466
LC	0,841249	0,331024	0,168106	0,056584
DMI	-0,424662	0,833137	-0,028917	0,459473
CME	0,891990	-0,198725	0,177236	-0,109998
CP	0,731716	-0,095957	0,113788	-0,267507
CPTI	0,822135	0,223559	0,166488	0,142982
MAS	0,651759	0,254777	0,151390	0,069579
CMR	0,775577	-0,184069	0,052867	-0,473904
LBTII	0,284761	0,339978	0,137659	0,120428
CA	0,825110	0,286551	0,176281	0,060114

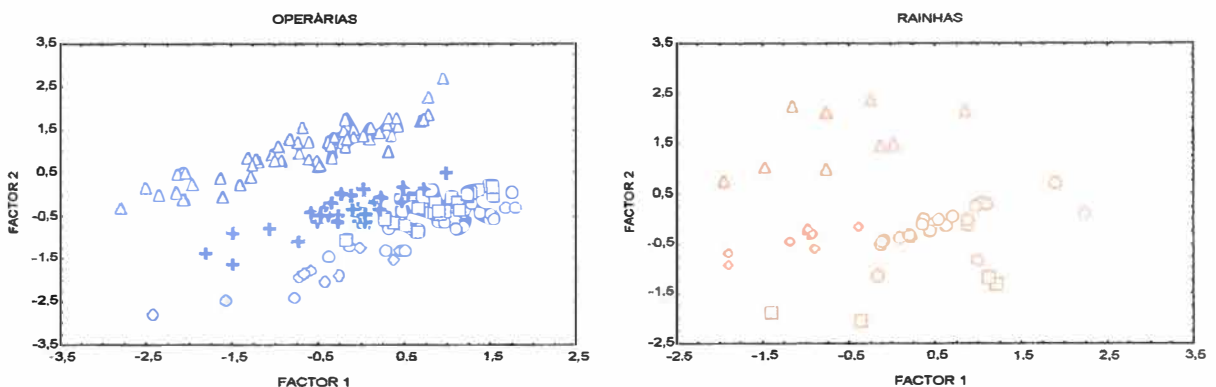


Figura 13 - Esquematização gráfica da distribuição dos valores dos componentes principais para operárias (azul) e rainhas (vermelho) de *Metapolybia docilis*: colônia 1 (○); colônia 2 (□); colônia 3 (Δ); colônia 5 (+), colônia 7 (□).

#### 2.4.4 Distância Generalizada de Mahalanobis

As distâncias generalizadas de Mahalanobis ( $D^2$ ) de *Metapolybia docilis* podem ser vistas na Tabela XXIII.

Podemos observar que, de um modo geral, as maiores distâncias generalizadas de Mahalanobis são encontradas em colônias no final do ciclo colonial. Estes resultados indicam que as maiores rainhas estão presentes em maior frequência nas fases finais do ciclo como o observado por Noll & Zucchi (2000) em *Polybia occidentalis* e *P. scutellaris* onde as maiores rainhas estavam concentradas nas fases finais do ciclo.

Tabela XXIII - Distância generalizada de Mahalanobis encontradas nas colônias de *Metapolybia docilis*.

Fase colonial	Código da colônia	Rainha - Operária
Estabelecimento	Mpd3	7.517880*
Matura	Mpd1	8.204908*
Pre-enxameagem	Mpd2	23.40164*
Migração	Mpd5	28.53655*
Enxameagem	Mpd7	30.94072*

\* valor significativo ao nível de  $p < 0,05$

## 2.5. Comportamento

### 2.5.1. Elenco comportamental

Da observação dos indivíduos no ninho, podemos caracterizar de um modo geral, as atividades e aspectos afins de *Metapolybia docilis*. Para permitir comparações mais gerais agrupamos estas atividades, também chamadas de atos comportamentais (Oster & Wilson, 1978; Jeanne, 1988), em categorias comportamentais:

#### 1. Limpeza individual

- a) Limpeza – onde o indivíduo lambe principalmente o tórax e a cabeça de outro indivíduo.
- b) Auto-limpeza – onde o indivíduo esfrega as pernas posteriores no abdomen, asas e uma contra as outra; com as pernas anteriores limpam o tórax, cabeça, antenas e mandíbulas e, por fim, as lambe. Não necessariamente ocorrem todos estes passos e nem sempre eles estão na mesma ordem.

#### 2. Cuidados com imaturos

- c) Inspeção – indivíduos inserem rapidamente a cabeça dentro da célula;
- d) Inserção – indivíduos inserem a cabeça dentro da célula permanecendo por um intervalo de tempo maior que na inspeção. Esta pode ser classificada em: alimentação de imaturos, deposição de néctar na célula, limpeza da célula ou (no caso de indivíduos que botam) “limpeza” e fixação do ovo.
- e) Larvofagia – o indivíduo retira a larva da célula e a come;
- f) Pupofagia – o indivíduo retira a pupa da célula e a come;

#### 3. Manutenção do ninho

- g) Construção de células – indivíduos constróem células girando em torno desta e batendo as antenas na parede que está sendo construída.
- h) Destruição de células – indivíduos destróem células girando em torno desta e batendo as antenas na parede que está sendo destruída.
- i) Construção de invólucro – indivíduos constróem ou reparam invólucro batendo as antenas na parede deste;

#### 4. Forrageamento

- j) Campeiras – caracteriza o indivíduo que chega ao ninho trazendo algum material (fibra, néctar ou alimento);
- k) Receptoras – indivíduos que recebem o material trazido pelas campeiras;

#### 5. Defesa

- l) Ventilação ou alarme - consiste do batimento rápido das asas pelos indivíduos;
- m) Guarda – indivíduos colocam-se sobre as pernas posteriores ficam em estado de alerta e repelem parasitas ou predadores.

#### 6. Dominância reprodutiva

- n) Postura – o indivíduo insere o gaster dentro de uma célula (vazia ou recém construída) e bota um ovo.
- o) Dominância – consiste de uma leve inclinação do corpo (indivíduo dominante) e um movimento do gaster para o lado
- p) Submissão – fuga ou imobilidade do indivíduo subordinado perante o dominante.

## 7. Contato Bucal

q) Trofalaxis – é o contato bucal para troca de alimento entre indivíduos adultos;

## 8. Sem atividade

r) Paradas sobre o favo – indivíduos aparentemente em repouso sobre o favo;

### 2.5.2 Estudo do comportamento

**Colônia em fase de estabelecimento (Mpd9e - poligínica):** a quantificação dos comportamentos na colônia Mpd9e, em estágio estabelecimento/poligínico, foi realizada durante 16 dias (num total de 34 horas e 31 minutos de observação). Neste período, foram registrados os comportamentos de 10 rainhas e 31 operárias. Os resultados são apresentados na Tabela XXIV. Nesta colônia foram observados 15 padrões de comportamento dos 18 apresentados, sendo que, “guarda”, “larvofagia” e “pupofagia” não foram exibidos pelos indivíduos nesta amostragem.

Com relação aos outros comportamentos podemos notar que as rainhas apresentaram um repertório comportamental de 9 itens e as operárias de 13 além disso, os itens **f, i, j, k, l, p**, são exclusivos de operárias, o que demonstra uma nítida divisão de trabalho entre rainhas e operárias.

A partir dos resultados apresentados na Tabela XXIV construímos o gráfico de frequência (Figura 14(A) para cada comportamento da colônia em estabelecimento-poligínico de *Metapolybia docilis*.

Como pode ser observado apenas os comportamentos **n** (postura) e **o** (dominância) foram exibidos com exclusividade pela rainha. Já as operárias apresentaram todos os outros comportamentos com maior frequência e/ou com exclusividade.

Nesta fase do ciclo colonial verificou-se que as rainhas permaneceram uma grande parte do tempo paradas sobre o favo (44,76%). Já as operárias passaram grande parte do tempo fazendo inspeções (42,88%), o que condiz com o fato de que nessa fase existem muitas larvas no ninho o que, aparentemente motive esses cuidados. Após tratamento estatístico dos dados através do Teste-t construímos a Tabela XXV e, por ela, podemos ver que: os comportamentos **a, c, d, g, h, j, l, p** não diferem entre os grupos e; os comportamentos **b, i, k, n, o, q, r** diferem entre os 2 grupos nesta fase do ciclo colonial.

**Fase matura (Mpd9m - poligínica):** a quantificação dos comportamentos na colônia Mpd9m, em estágio maduro/poligínico, foi realizada durante 42 dias (num total de 26 horas e 22 minutos de observação). Neste período, foram registrados os comportamentos de 10 rainhas e 22 operárias. Os resultados são apresentados na Tabela IV. Nesta colônia foram observados 17 padrões de comportamento dos 18 apresentados, sendo que, “construção de célula” não foi exibido pelos indivíduos nesta amostragem.

Com relação aos outros comportamentos podemos notar que as rainhas apresentaram um repertório comportamental de 8 itens e as operárias de 15 além disso, os itens **a, e, f, h, i, j, k, l, m** são exclusivos de operárias.

A partir dos resultados apresentados na Tabela XXVI construímos o gráfico de frequência (Figura 14(B) para cada comportamento da colônia matura/poligínica de *Metapolybia docilis*.

Como pode ser observado apenas os comportamentos **n** (postura) e **o** (dominância) foram exibidos com exclusividade pelas rainhas e o comportamento **p** (submissão) com maior frequência. Já as operárias apresentaram todos os outros comportamentos com maior frequência e/ou com exclusividade.

Nesta fase do ciclo colonial verificou-se que rainhas e operárias ficaram uma grande parte do tempo paradas sobre o favo (79.86% e 79.12%, respectivamente).

Após tratamento estatístico dos dados através do Teste-t construímos a Tabela XXVII onde podemos ver que: os comportamentos **c, d, e, f, h, i, j, k, l, m, p, q** não diferem entre os grupos e; os comportamentos **a, b, n, o** diferem entre os 2 grupos nesta fase do ciclo colonial.

**Fase de estabelecimento (Mpd11e - monogínica):** a quantificação dos comportamentos na colônia Mpd11e, em estágio de estabelecimento/monogínico, foi realizada durante 13 dias (num total de 20 horas e 9 minutos de observação). Neste período, foram registrados os comportamentos de uma rainha e 52 operárias. Os resultados são apresentados na Tabela XXVIII. Nesta colônia foram observados 15 padrões de comportamento dos 18 apresentados, sendo que, “destruição de células”, “larvofagia” e “pupofagia” não foram exibidos pelos indivíduos nesta amostragem.

Com relação aos outros comportamentos podemos notar que as rainhas apresentaram um repertório comportamental de 7 itens e as operárias de 13 além disso, os itens **a, g, i, j, k, l, m, p** são exclusivos de operárias.

A partir dos resultados apresentados na Tabela XXVIII construímos o gráfico de frequência (Figura 14(C)) para cada comportamento da colônia em estabelecimento-monogínico de *Metapolybia docilis*.

Como pode ser observado apenas os comportamentos **n** (postura) e **o** (dominância) foram exibidos com exclusividade pela rainha e o comportamento **r** (parada sobre o favo) com maior frequência. Já as operárias apresentaram o comportamento **b** (autolimpeza) com igual frequência e todos os outros comportamentos com maior frequência e/ou com exclusividade.

Nesta fase do ciclo colonial verificou-se que as rainhas ficaram uma grande parte do tempo paradas sobre o favo (49,38%). Já as operárias passaram grande parte do tempo fazendo inspeções (41,17%). o que condiz com o fato de que nessa fase existem muitas larvas no ninho que inspiram cuidados.

Após tratamento estatístico dos dados através do Teste-t construímos a Tabela XXIX onde podemos ver que: os comportamentos **a, c, d, g, i, j, k, l, m, p, q** não diferem entre os grupos e; os **b, r, n, o** diferem entre os 2 grupos nesta fase do ciclo colonial.

**Fase madura (Mpd11m - monogínica):** a quantificação dos comportamentos na colônia Mpd11m, em estágio maduro/monogínico, foi realizada durante 39 dias (num total de 25 horas e 33 minutos de observação). Neste período, foram registrados os comportamentos de 1 rainha e 52 operárias. Os resultados são apresentados na Tabela XXX. Nesta colônia foram observados 16 padrões de comportamento dos 18 apresentados, sendo que, “construção de células” e “larvofagia” não foram exibidos pelos indivíduos nesta amostragem.

Com relação aos outros comportamentos podemos notar que as rainhas apresentaram um repertório comportamental de 7 itens e as operárias de 14 além disso, os itens **a, f, h, i, j, k, l, m, p** são exclusivos de operárias.

A partir dos resultados apresentados na Tabela XXX construímos o gráfico de frequência (Figura 14(D)) para cada comportamento da colônia em fase madura/monogínica de *Metapolybia docilis*.

Como pode ser observado apenas os comportamentos **n** (postura) e **o** (dominância) foram exibidos com exclusividade pelas rainhas e o comportamento **r** (parada sobre o favo) com maior frequência. Já as operárias apresentaram todos os outros comportamentos com maior frequência e/ou com exclusividade.



Nesta fase do ciclo colonial verificou-se que rainhas e operárias ficaram uma grande parte do tempo inspecionando células (54,19% e 37,01%, respectivamente).

Após tratamento estatístico dos dados através do Teste-t construímos a Tabela XXXI onde podemos observar que: os comportamentos a, c, f, h, i, j, k, l, m, p, q não diferem entre os grupos e; os comportamentos b, d, n, o, r diferem entre os 2 grupos nesta fase do ciclo colonial.

Tabela XXIV. Padrões comportamentais apresentados por rainhas e operárias de *Metapolybia docilis* na colônia Mpd9e, em fase de estabelecimento-poligínica.

Padrões de Comportamento	Rainhas (10)		Operárias(31)	
	N	%	N	%
a. Limpeza	06	0,37	37	0,45
b. Auto-limpeza	101	6,15	232	2,82
c. Inspeção	192	11,69	3523	42,88
d. Inserção	92	5,60	1191	14,49
g. Construção de células	0	0	38	0,46
h. Destruição de células	0	0	3	0,04
i. Construção de invólucro	0	0	88	1,07
j. Campeiras	0	0	81	0,99
k. Receptoras	0	0	93	1,13
l. Ventilação ou alarme	0	0	10	0,12
n. Postura	9	0,55	0	0
o. Dominância	66	4,02	0	0
p. Submissão	20	1,22	42	0,51
q. Trofalaxis	421	25,64	1178	14,34
r. Paradas sobre o favo	735	44,76	1701	20,70
Total	1642	100	8217	100

N – número de observações; % - Frequência do comportamento por grupo.

() – número de indivíduos observados por grupo

Tabela XXV – Médias, desvios padrões (DP) e os valores do Teste t de 15 comportamentos observados em rainhas e operárias de *Metapolybia docilis* em fase de estabelecimento/poligínico (colônia Mpd9e). Entre parênteses número de indivíduos observados.

Comportamento	Médias ( $\pm$ DP)		Teste t Rainhas- operárias
	Rainhas (10)	Operárias (31)	
a. Limpeza	0,6 $\pm$ 0,8	1,2 $\pm$ 1,5	1,175
b. Auto-limpeza	10,1 $\pm$ 2,6	7,5 $\pm$ 2,8	-2,879*
c. Inspeção	19,2 $\pm$ 11,2	113,7 $\pm$ 123,3	2,528
d. Inserção	9,2 $\pm$ 8,7	38,4 $\pm$ 74,1	1,212
g. Construção de células	0,0	1,2 $\pm$ 1,8	1,982
h. Destruição de células	0,0	0,1 $\pm$ 0,3	1,009
i. Construção de invólucro	0,0	2,8 $\pm$ 3,0	2,901*
j. Campeiras	0,0	2,6 $\pm$ 4,7	1,633
k. Receptoras	0,0	3,0 $\pm$ 4,2	2,199*
l. Ventilação ou alarme	0,0	0,3 $\pm$ 0,7	1,441
n. Postura	0,9 $\pm$ 0,8	0,0	-4,866*
o. Dominância	6,6 $\pm$ 4,2	0,0	-8,948*
p. Submissão	2,0 $\pm$ 2,1	1,4 $\pm$ 1,4	-1,101
q. Trofalaxis	42,1 $\pm$ 18,5	38 $\pm$ 31,6	-0,015*
r. Paradas sobre o favo	73,5 $\pm$ 17,2	54,9 $\pm$ 16,9	-10,308*

\* Diferenças estatisticamente significantes ( $p < 0,05$ ).

Tabela XXVI. Padrões comportamentais apresentados por rainhas e operárias de *Metapolybia docilis* na colônia Mpd9m, em fase madura-poligínica.

Padrões de Comportamento	Rainhas (10)		Operárias(22)	
	N	%	N	%
a. Limpeza	0	0	19	0,20
b. Auto-limpeza	72	2,14	267	2,81
c. Inspeção	236	7,02	785	8,26
d. Inserção	195	5,80	569	5,99
e. Larvofagia	0	0	4	0,04
f. Pupofagia	0	0	1	0,01
h. Destruição de células	0	0	1	0,01
i. Construção de invólucro	0	0	3	0,03
j. Campeiras	0	0	3	0,03
k. Receptoras	0	0	3	0,03
l. Ventilação ou alarme	0	0	1	0,01
m. Guarda	0	0	2	0,02
n. Postura	5	0,15	0	0
o. Dominância	33	0,98	0	0
p. Submissão	18	0,54	13	0,14
q. Trofalaxis	118	3,51	314	3,30
r. Paradas sobre o favo	2683	79,86	7520	79,12
Total	3360	100	9505	100

N – número de observações

% - Frequência do comportamento por grupo.

() – número de indivíduos observados por grupo

Tabela XXVII – Médias, desvios padrões (DP) e os valores do Teste t de 17 comportamentos observados em rainhas e operárias de *Metapolybia docilis* em fase madura/poligínica (colônia Mpd9m). Entre parênteses número de indivíduos observados.

Comportamento	Médias ( $\pm$ DP)		Teste t Rainhas- operárias
	Rainhas (10)	Operárias (22)	
a. Limpeza	0	0,8 $\pm$ 0,9	2,733*
b. Auto-limpeza	7,2 $\pm$ 3,7	11,5 $\pm$ 5,2	2,358*
c. Inspeção	23,6 $\pm$ 28,1	35,6 $\pm$ 37,8	0,895
d. Inserção	19,5 $\pm$ 15,7	25,8 $\pm$ 23,6	0,766
e. Larvofagia	0	0,1 $\pm$ 0,5	1,137
f. Pupofagia	0	0,1 $\pm$ 0,2	0,668
h. Destruição de células	0	0,1 $\pm$ 0,2	0,668
i. Construção de invólucro	0	0,1 $\pm$ 0,4	0,914
j. Campeiras	0	0,1 $\pm$ 0,4	0,914
k. Receptoras	0	0,1 $\pm$ 0,3	1,216
l. Ventilação ou alarme	0	0,1 $\pm$ 0,2	0,668
m. Guarda	0	0,1 $\pm$ 0,2	0,968
n. Postura	0,5 $\pm$ 0,7	0	-3,385*
o. Dominância	3,3 $\pm$ 2,4	0	-6,327*
p. Submissão	1,8 $\pm$ 2,5	0,5 $\pm$ 1,1	-1,906
q. Trofalaxis	11,8 $\pm$ 5,6	14,2 $\pm$ 11,9	0,608
r. Paradas sobre o favo	268,3 $\pm$ 12,6	271,7 $\pm$ 11,5	0,766

\* Diferenças estatisticamente significantes ( $p < 0,05$ ).

Tabela XXVIII. Padrões comportamentais apresentados por rainhas e operárias de *Metapolybia docilis* na colônia Mpdl Ie, em fase de estabelecimento-monogínica.

Padrões de Comportamento	Rainhas (1)		Operárias(54)	
	N	%	N	%
a. Limpeza	0	0	35	0,54
b. Auto-limpeza	42	6,54	42	0,64
c. Inspeção	126	19,63	2684	41,17
d. Inserção	16	2,49	1646	25,24
g. Construção de células	0	0	33	0,51
i. Construção de invólucro	0	0	78	1,20
j. Campeiras	0	0	24	0,37
k. Receptoras	0	0	46	0,71
l. Ventilação ou alarme	0	0	27	0,41
m. Guarda	0	0	4	0,06
n. Postura	3	0,47	0	0
o. Dominância	66	10,28	0	0
p. Submissão	0	0	66	1,01
q. Trofalaxis	72	11,22	1612	24,72
r. Paradas sobre o favo	317	49,38	223	3,42
Total	642	100	6520	100

N – número de observações

% - Frequência do comportamento por grupo.

() – número de indivíduos observados por grupo

Tabela XXIX – Médias, desvios padrões (DP) e os valores do Teste t de 15 comportamentos observados em rainhas e operárias de *Metapolybia docilis* em fase de estabelecimento/monogínico (colônia Mpdl Ie). Entre parênteses número de indivíduos observados.

Comportamento	Médias ( $\pm$ DP)		Teste t Rainhas- operárias
	Rainhas (1)	Operárias (52)	
a. Limpeza	0	0,67 $\pm$ 3,0	-0,846
b. Auto-limpeza	42	0,81 $\pm$ 8,1	4,445*
c. Inspeção	126	51,6 $\pm$ 113,1	-0,685
d. Inserção	16	31,7 $\pm$ 100,8	-1,056
g. Construção de células	0	0,6 $\pm$ 5,7	-0,426
i. Construção de invólucro	0	1,5 $\pm$ 10,5	-0,549
j. Campeiras	0	0,5 $\pm$ 2,3	-0,760
k. Receptoras	0	0,9 $\pm$ 3,6	-0,936
l. Ventilação ou alarme	0	0,5 $\pm$ 5,1	0,387
m. Guarda	0	0,1 $\pm$ 0,8	0,346
n. Postura	3	0	-4,139*
o. Dominância	66	0	7,055*
p. Submissão	0	1,3 $\pm$ 5,5	-0,882
q. Trofalaxis	72	31 $\pm$ 69,3	-0,722
r. Paradas sobre o favo	317	4,3 $\pm$ 28,1	9,973*

\*Diferenças estatisticamente significantes ( $p < 0,05$ ).

Tabela XXX. Padrões comportamentais apresentados por rainhas e operárias de *Metapolybia docilis* na colônia Mpd11m, em fase matura-monogínica.

Padrões de Comportamento	Rainha (1)		Operárias(52)	
	N	%	N	%
a. Limpeza	0	0	17	0,30
b. Auto-limpeza	8	2,09	12	0,21
c. Inspeção	207	54,19	2091	37,01
d. Inserção	31	8,12	1768	31,30
h. Destruição de células	0	0	2	0,04
i. Construção de invólucro	0	0	43	0,76
j. Campeiras	0	0	51	0,90
k. Receptoras	0	0	68	1,20
l. Ventilação ou alarme	0	0	2	0,04
m. Guarda	0	0	1	0,02
n. Postura	2	0,52	0	0
o. Dominância	38	9,95	0	0
p. Pupofagia	0	0	3	0,05
p. Submissão	0	0	38	0,67
q. Trofalaxis	18	4,71	1538	27,23
r. Paradas sobre o favo	78	20,42	15	0,27
<b>Total</b>	<b>382</b>	<b>100</b>	<b>5649</b>	<b>100</b>

N – número de observações

% - Frequência do comportamento por grupo.

() – número de indivíduos observados por grupo

Tabela XXXI – Médias, desvios padrões (DP) e os valores do Teste t de 16 comportamentos observados em rainhas e operárias de *Metapolybia docilis* em fase matura/monogínica (colônia Mdl1m). Entre parênteses número de indivíduos observados.

Comportamento	Médias ( $\pm$ DP)		Teste t Rainhas- operárias
	Rainha (1)	Operárias (52)	
a. Limpeza	0	0,3 $\pm$ 1,7	1,32
b. Auto-limpeza	8	0,3 $\pm$ 3,7	8,45*
c. Inspeção	207	40,2 $\pm$ 39,0	-0,10
d. Inserção	31	34,0 $\pm$ 43,1	-4,60*
h. Destruição de células	0	0,1 $\pm$ 0,6	-0,41
i. Construção de invólucro	0	0,8 $\pm$ 4,8	-1,22
j. Campeiras	0	1,0 $\pm$ 6,6	-1,04
k. Receptoras	0	1,3 $\pm$ 8,4	1,11
l. Ventilação ou alarme	0	0,1 $\pm$ 0,4	-0,60
m. Guarda	0	0,1 $\pm$ 0,3	-0,42
n. Postura	2	0	12,90*
o. Dominância	38	0	6,08*
p. Pupofagia	0	0,1 $\pm$ 0,9	-0,40
p. Submissão	0	0,7 $\pm$ 4,4	-1,23
q. Trofalaxis	18	29,6 $\pm$ 105,1	-1,80
r. Paradas sobre o favo	78	0,3 $\pm$ 3,3	30,8*

\* Diferenças estatisticamente significantes ( $p < 0,05$ ).

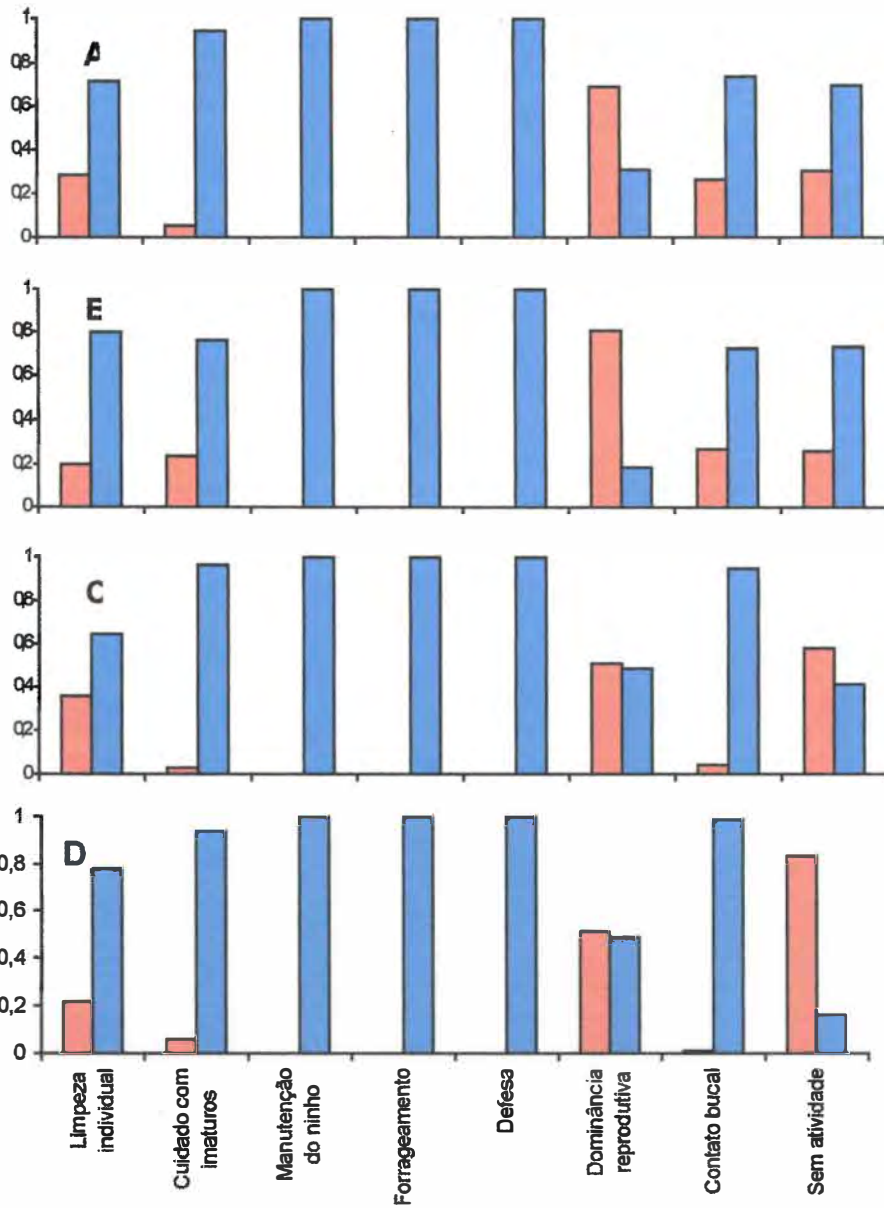


Figura 14 – Frequência dos comportamentos realizados pelas rainhas (barra vermelha) e operárias (barra azul) de *Metapolybia docilis* em fase de estabelecimento/poliginica (A), matura/poliginica (B), estabelecimento/monoginica (C) e matura/monoginica (D).

### 2.5.3. Comportamento das castas de *Metapolybia docilis* em diferentes fases do ciclo colonial.

As rainhas apresentaram um repertório comportamental de 9 itens distribuídos entre as fases do ciclo colonial.

Um dos comportamentos interativos mais interessantes feitos pelas rainhas é o que chamamos de dominância (o). Este comportamento já foi observado anteriormente em *Metapolybia aztecoides*, *Synoeca septentrionalis*, *Polybia scrobalis*, *Leipomeles dorsata* (West-Eberhard, 1977), *Asteloeca ujhelyi* (Nascimento *et al.*, in press). As rainhas apresentaram este comportamento com uma maior frequência na fase de estabelecimento/monogínica do que nas outras fases. É interessante notar que este comportamento ocorreu com mais frequência, no geral, entre rainhas e operárias (159 vezes) do que em rainhas e rainhas (38 vezes); mas se analisarmos só as duas colônias poligínicas esta frequência muda para 55 (rainhas-operárias) e 38 (entre rainhas) sendo que, na fase madura observamos uma maior frequência deste comportamento entre rainhas (18) que entre rainhas e operárias (13). Apesar disso, nestas colônias poligínicas este comportamento rainha-rainha não apresentou qualquer relação com taxa de postura.

Com relação à postura, esta parece ser a principal (talvez a única detectável) função da rainha na colônia. Foram observadas 19 posturas de rainhas durante o período de observação das 2 colônias em diferentes fases do ciclo colonial. A menor frequência de postura ocorreu na colônia em fase madura/monogínica (10,5%), contra 47,4% na fase de estabelecimento/poligínica, 26,3% na fase madura/poligínica e 15,8% na fase de estabelecimento/monogínica, apesar das médias das rainhas em colônias monogínicas serem maiores. O tempo de postura variou entre 1'11'' à 5'40'' (com média de 2'37'' $\pm$ 1'24''). Naumann (1970) observou que em *Protopolybia acutiscutis* o tempo de postura variou entre 2 e 6 minutos, Simões (1977) observou uma média de 1'45'' $\pm$ 17'' em posturas de rainhas em *Agelaiia pallipes* e 1'46'' $\pm$ 36'' em *Protopolybia exigua*.

Ao contrário do observado por West-Eberhard (1978a) em outra espécie do mesmo gênero (*M. aztecoides*) não observamos rainhas fazendo as funções básicas das operárias (cuidando da cria, forrageando, ec.) em nenhuma fase do ciclo colonial.

Outro comportamento interessante é o de limpeza (a) apresentado pelas rainhas na fase de estabelecimento/poligínico sendo observado 6 vezes: todas entre rainhas.

As rainhas fazem trofalaxis com maior frequência com as operárias e, em baixa frequência, com outras rainhas.

As operárias apresentaram um repertório comportamental de 16 itens entre as fases do ciclo colonial. É interessante notar que, de uma forma geral, os comportamentos das operárias de *M. docilis* se assemelha a outras espécies citadas na literatura. Naumann (1970) observou um baixo número de operárias que construíam células (25) e que construíam invólucro (26) em uma colônia de *Protopolybia acutiscutis* com aproximadamente 7000 operárias. Sugden & Mcallen (1994) observaram 501 campeiras em uma colônia de *Brachygastra mellifera* com aproximadamente 14 mil operárias e Hunt *et al* (1995) observou 3 larvofagias e uma pupofagia em *Apoica pallens* em 18 dias de observação.

O comportamento h não difere entre as operárias nas diferentes fases do ciclo colonial e sempre foi seguido por i (construção de invólucro). Acreditamos que este comportamento seja devido às constantes retiradas do invólucro do ninho, para observação.

#### 2.5.4. Estudo do comportamento de operárias de acordo com a idade

A quantificação dos comportamentos na colônia Mpd11, foi realizada durante 40 dias (num total de 21 horas e 20 minutos de observação). Neste período, foram registrados os comportamentos de 15 operárias, divididos posteriormente em 8 faixas etárias de 5 dias cada. Os resultados são apresentados na Tabela XXXII. Nesta colônia foram observados 14 atos comportamentais dos 19 apresentados (médias e desvios padrões, Tabela XXXIII), sendo que, “construção de células”, “destruição de células”, “dominância”, “postura” e “pupofagia” não foram exibidos pelos indivíduos nesta amostragem.

A partir dos resultados apresentados na Tabela XXXII construímos os gráficos com número de observações (Figura 15) para cada comportamento das operárias da colônia de *Metapolybia docilis* e de frequência para cada categoria comportamental (Figura 16).

De acordo com estes resultados, de uma maneira geral observamos que nos primeiros dias após a emergência as operárias de *Metapolybia docilis* permanecem uma grande parte do tempo sem atividade (57.4%) e tendem a ficar mais ativas quanto mais velhas – fato também observado em *Protopolybia exigua* e *Agelaius pallipes* por Simões, 1977. Após a análise de variância (médias e desvios padrões são mostrados na Tabela XXIII) constatamos que as quatro primeiras faixas etárias se diferenciam significativamente ( $p < 0,05$ ) das quatro últimas. Além disso, as operárias jovens (1-5 dias) são as que sofrem maior dominação pelas rainhas, também observado por Forsyth, 1978; West-Eberhard, 1978b, em espécies do mesmo gênero. Esta faixa etária se diferencia significativamente ( $p < 0,05$ ) das outras analisadas.

Ao contrário, a categoria de forrageamento tende a aumentar com a idade. Assim como em *Protopolybia exigua*, Simões, 1977; *Protopolybia ascutiscutis*, Naumann, 1970 e *Polybia occidentalis*, Jeanne 1991; somente as operárias mais velhas (de 26-40 dias) forrageiam. Estatisticamente estas três últimas faixas etárias são significativamente diferentes ( $p < 0,05$ ) das quatro primeiras.

As demais categorias têm uma grande oscilação, sendo que, na maioria dos casos há uma maior frequência entre os indivíduos de meia idade (de 11-30 dias) como é o caso do cuidado com os imaturos, a manutenção do ninho, defesa e o contato bucal. Convém citar que de todas estas categorias somente esta última possui alguma diferença estatisticamente significativa entre as faixas etárias (entre a 21-25 e 6-10, 26-30, 31-35).

Tabela XXII. Padrões comportamentais apresentados por operárias de *Metapolybia docilis* na colônia Mpd1, em relação à idade.

Atos Comportamentais	Faixas etárias															
	1-5 dias		6-10 dias		11-15 dias		16-20 dias		21-25 dias		26-30 dias		31-35 dias		36-40 dias	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
Limpeza	0	0	3	2,2	0	0	0	0	1	0,6	0	0	1	1,6	0	0
Auto-limpeza	2,9	3,3	2,5	1,8	4,9	2,2	3,5	4,5	0	0	1	1,2	2	3,2	3	8,1
Inspeção	13	14,6	57	40,9	65	28,5	14	18,1	68	42	30	34,9	17	27,2	2	5,4
Inserção	5	5,6	18	12,9	32	14,0	10	12,9	30	18,5	18	20,9	11	17,6	3	8,1
Larvofagia	0	0	2	1,4	3,5	1,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Constr. de invólucro	0	0	2,15	1,5	4	1,8	3,5	4,5	0	0	0	0	2,5	4,0	0	0
Campeiras	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	11,6	18	28,8	20	54,1
Receptoras	0	0	0	0	1	0,4	3	3,9	0	0	0	0	0	0	0	0
Ventilação ou alarme	0	0	0	0	1	0,4	1	1,3	0	0	2	2,3	2	3,2	0	0
Guarda .	0	0	2	1,4	1	0,4	0	0	1	0,6	3	3,5	0	0	0	0
Submissão	3	3,4	0	0	1	0,4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Trofalaxis	14	15,7	8	5,7	39	17,2	18	23,2	32	19,8	3	3,5	6	9,6	9	24,3
Paradas sobre o favo	51,1	57,4	44,7	32,2	75,5	33,2	24,45	31,6	30	18,5	19	22,1	3	4,8	0	0
Total	89	100	139,35	100	227,9	100	77,45	100	162	100	86	100	62,5	100	37	100

N – número de observações

% - Frequência do comportamento por grupo.



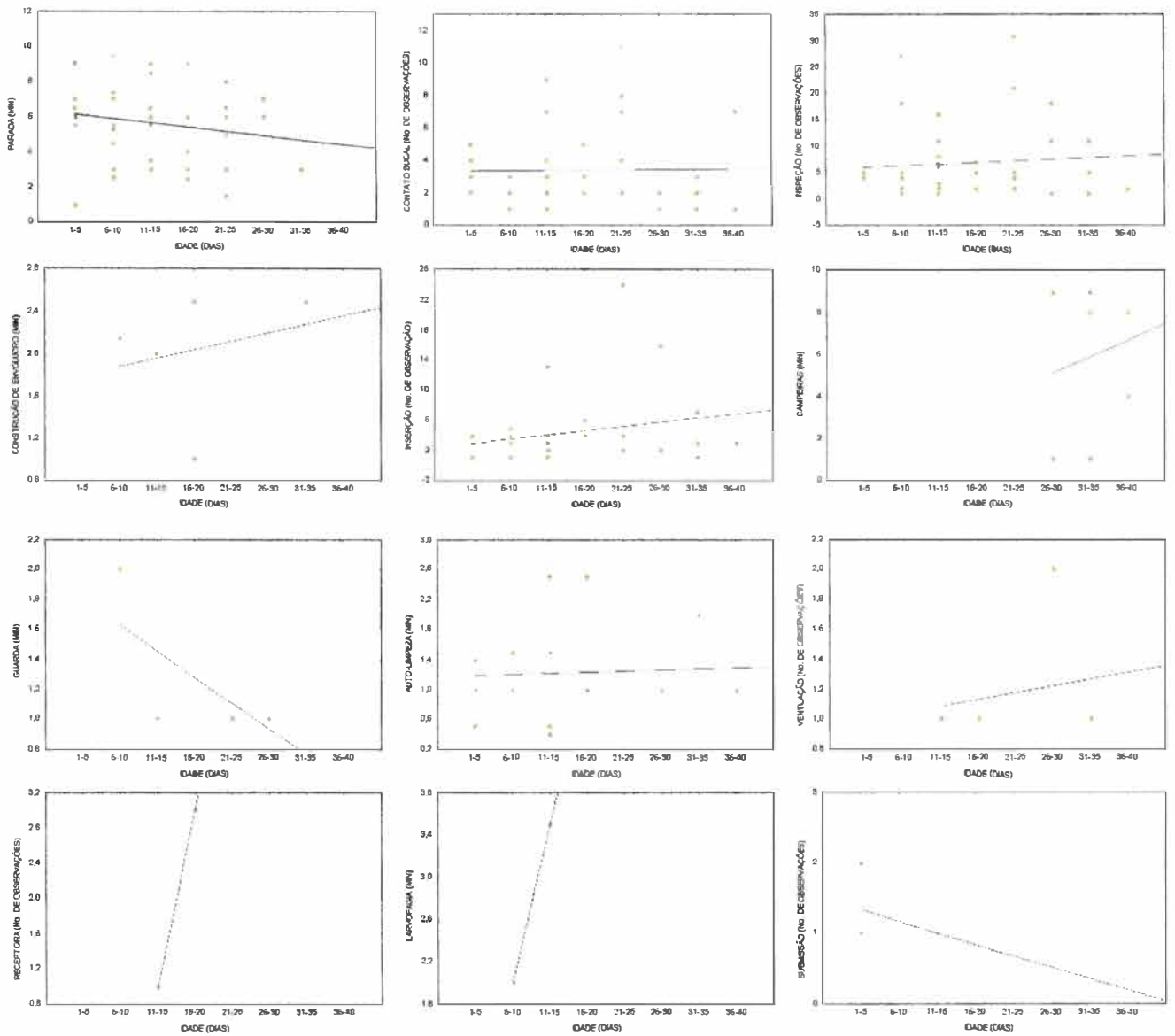


Figura 15 – Número de observações de alguns comportamentos em operárias de *Metapolybia docilis* durante um período de 21 h e 20 min. de observação (Outras inf., no texto).

Tabela XXXIII – Médias e desvios padrões (DP) de 8 categorias comportamentais observados em operárias de *Metapolybia docilis* em diferentes faixas etárias (colônia Mpd11).

Categorias Comportamentais	Médias ( $\pm$ DP)							
	1-5 dias	6-10 dias	11-15 dias	16-20 dias	21-25 dias	26-30 dias	31-35 dias	36-40 dias
Limpeza individual	0,36 $\pm$ 0,55	0,68 $\pm$ 1,09	0,35 $\pm$ 0,74	0,70 $\pm$ 1,09	1,25 $\pm$ 3,53	0,20 $\pm$ 0,44	0,60 $\pm$ 1,34	1,00 $\pm$ 0,00
Cuidados com imaturos	2,25 $\pm$ 3,28	10,75 $\pm$ 11,67	7,17 $\pm$ 7,61	4,80 $\pm$ 5,89	12,25 $\pm$ 18,57	9,60 $\pm$ 14,70	7,40 $\pm$ 7,98	1,66 $\pm$ 2,88
Manutenção do ninho	0	0,26 $\pm$ 0,76	0,28 $\pm$ 0,72	0,70 $\pm$ 1,09	0	0	0,50 $\pm$ 1,11	0
Forrageamento	0	0	0,07 $\pm$ 0,26	0,60 $\pm$ 1,34	0	3,80 $\pm$ 5,21	5,40 $\pm$ 4,97	6,66 $\pm$ 2,30
Defesa	0	0,25 $\pm$ 0,70	0,14 $\pm$ 0,36	0,20 $\pm$ 0,44	1,25 $\pm$ 3,53	1,00 $\pm$ 1,22	0,40 $\pm$ 0,54	0
Dominância reprodutiva	0,37 $\pm$ 0,74	0	0,07 $\pm$ 0,26	0	0	0	0	0
Contato bucal	1,75 $\pm$ 2,05	1,00 $\pm$ 1,19	2,78 $\pm$ 2,88	3,60 $\pm$ 1,34	4,00 $\pm$ 4,24	0,60 $\pm$ 0,89	1,20 $\pm$ 1,30	3,00 $\pm$ 3,46
Sem atividade	7,51 $\pm$ 1,63	5,58 $\pm$ 2,33	5,39 $\pm$ 2,30	4,89 $\pm$ 2,66	3,75 $\pm$ 3,07	3,80 $\pm$ 3,49	0,60 $\pm$ 1,34	0

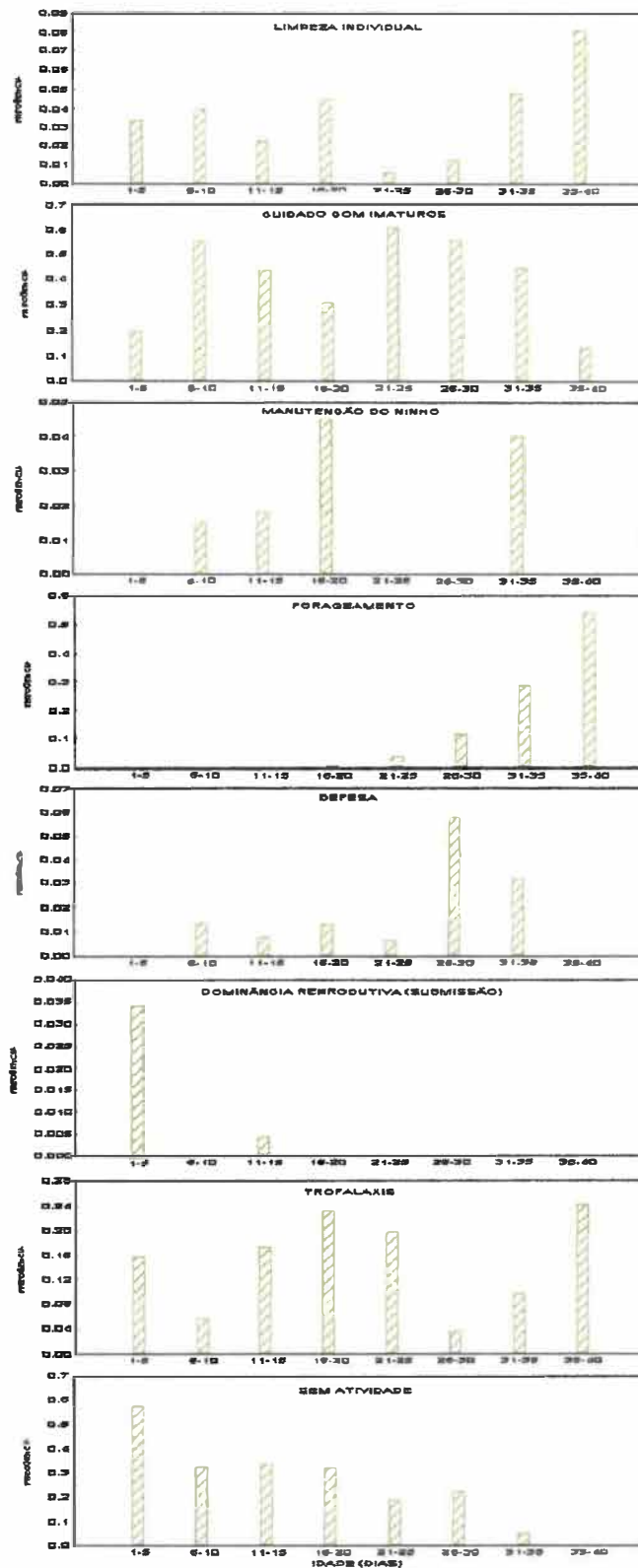


Figura 16 – Frequência dos comportamentos realizados por operárias de *Metapolybia docilis* durante um período de 21h e 20 min. de observação.

### 3 – *Agelaia pallipes*

#### 3.1 - Ciclo Colonial

As Tabelas XXXIV e XXXV apresentam em que estágio do ciclo colonial encontravam-se as colônias de *Agelaia pallipes* analisadas.

A Tabela XXXIV mostra que as colônias analisadas encaixam-se em 3 das 6 fases propostas. Agpa1 foi classificada como em fase estabelecimento. Agpa2 foi classificada como em fase matura. Agpa3 foi classificada como em fase de pré-enxameagem. Agpa3 apresenta machos e uma alta porcentagem de células vazias inversamente proporcional ao número de células com imaturos, foi importante para a determinação da sua fase (muito provavelmente em estágio inicial de pré-enxameagem já que possuía uma grande quantidade de pupas).

Tabela XXXIV - Características gerais dos ninhos de *Agelaia pallipes* estudados.

Fase colonial	numero de favos	n°. e (%) de células vazias	n°. e (%) de células com ovos	n°. e (%) de células com larvas	n°. e (%) de células com pupas	n°. total de células	gerações produzidas por células
Estabelecimento (Agpa1)	2	27 (5.05)	508 (94.95)	-	-	535	0
Matura (Agpa2)	10	4229 (20.05)	6962 (33.00)	3733 (17.69)	6174 (29.26)	17923	1
Pré-enxameagem (Agpa3)	17	21610 (57.53)	2880 (7.67)	2016 (5.37)	11056 (29.43)	37562	2

Tabela XXXV - Composição populacional das colônias de *Agelaia pallipes*.

Fase colonial	Fêmeas			Total
	n°. e (%) de Operárias	n°. e (%) de Rainhas	n°. e (%) de Machos	
Estabelecimento (Agpa1)	1630 (86,7%)	249 (13,3%)	-	1879
Matura (Agpa2)	6665 (98,8%)	80 (1,2%)	-	6745
Pré-enxameagem (Agpa3)	11557 (81,8%)	34 (0,2%)	2545 (18,0%)	14136

#### 3.2 - Classificação das fêmeas de *Agelaia pallipes*.

##### 3.2.1 - Desenvolvimento ovariano e inseminação.

Os resultados obtidos quanto ao desenvolvimento ovariano encontrados nas fêmeas das colônias de *Agelaia pallipes* analisadas, são mostrados na Figura 17.

Verifica-se pela Figura 17 que os ovários padrão A apresentam ovariolos atrofiados e os ovários padrão B, ovariolos muito desenvolvidos com oócitos maduros de tamanho suficiente para postura.

As fêmeas que não apresentaram espermatozoides na espermatoca e evidenciaram ovários padrão A, foram consideradas operárias. As fêmeas que continham espermatozoides na espermatoca e ovários padrão B, foram classificadas como rainhas.

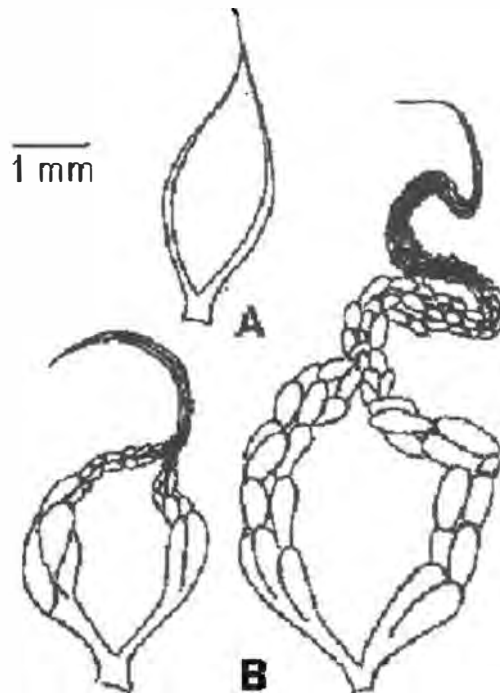


Figura 17 - Representação esquemática dos padrões de desenvolvimento ovariano encontrados em *Agelaia pallipes*. A - Operárias; B - Rainhas.

### 3.3 - Idade relativa dos adultos.

A idade relativa dos indivíduos em *Agelaia* foi determinada pela pigmentação progressiva do apódema transversal dos esternitos. Os esquemas, cuja seqüência indicam a idade progressiva dos indivíduos e que são exatamente os mesmos encontrados em *Metapolybia docilis* e *Brachygastra augusti*, encontram-se na Figura 4. Com a finalidade de verificarmos a distribuição das idades das fêmeas inseminadas e não inseminadas (rainhas e operárias, respectivamente) de acordo com a pigmentação progressiva do apódema transversal dos esternitos, construímos a Figura 18.

A análise de cada uma das fases coloniais estudadas separadamente evidenciou as seguintes características:

- Estabelecimento: Agpa1, alta porcentagem de rainhas jovens (MC) e uma grande variação com relação às operárias.

- Matura: Agpa2, com alta porcentagem de indivíduos mais jovens (AC e MC).
- Pré-enxameagem: Agpa3, com rainhas velhas (ME) e operárias jovens (AC e MC).

De acordo com estes resultados podemos supor que o início do ciclo colonial (enxame e estabelecimento) é caracterizado em *Agelaia pallipes* por rainhas e operárias de várias idades. Segue-se então uma produção, pela(s) próxima(s) geração(ões), de operárias (fase matura) até uma produção de novos indivíduos (pré-enxameagem).

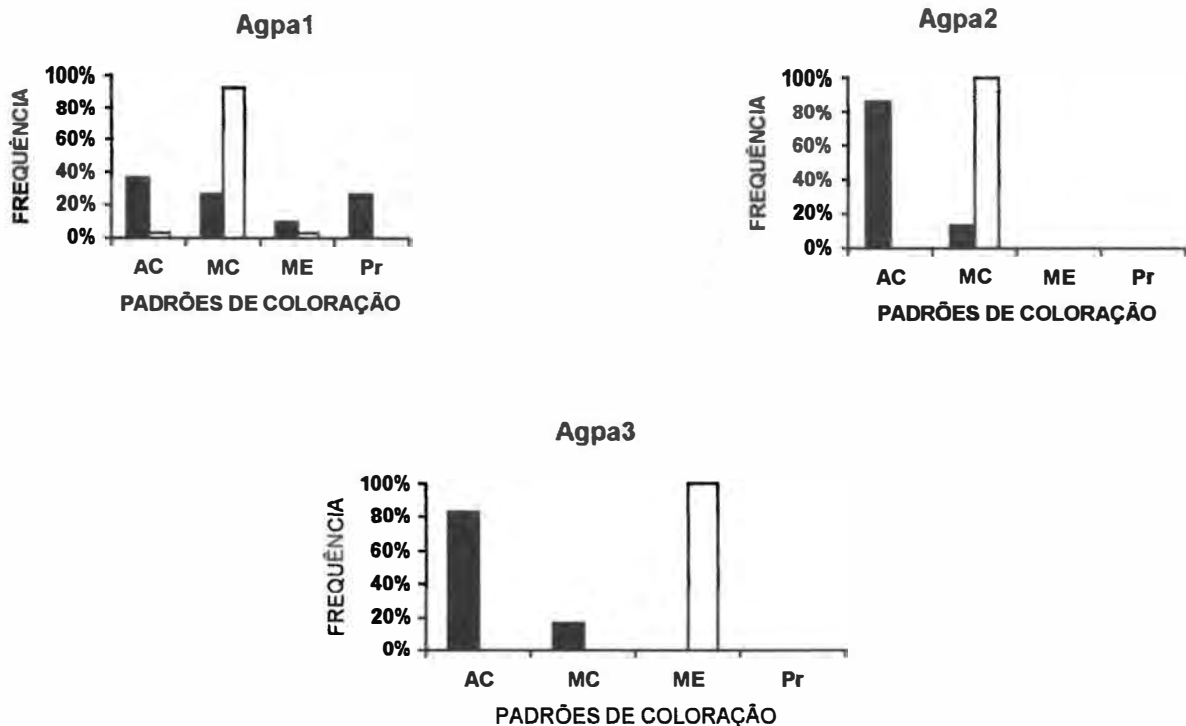


Figura 18 - Frequência de rainhas (barras brancas) e operárias (barras pretas) de acordo com os padrões de coloração do apódema transversal do 4º esternito gastral observados em *Agelaia pallipes* nas diferentes fases do ciclo colonial. AC - amarelo claro, MC - marrom claro, ME - marrom escuro e Pr - preto

### 3.4 - Diferenciação de castas.

#### 3.4.1 - Análise Discriminante Canônica

**Colônia em fase matura (Colônia Agpa2):** a variável canônica (número de grupos estabelecidos menos 1) pode ser calculada (V. Material e Métodos) a partir dos resultados apresentados na Tabela XXXVI com a seguinte equação:

$$CAN_1: +10.971 (CC - 2.31) +98.209 (LC - 2.60) -1.123 (DMI - 2.22) -23.222 (DmI - 1.17) -1.447 (LG - 0.58) +7.726 (LO - 0.63) -15.565 (LP - 2.18) -20.439 (LM - 1.85) +6.460 (CM - 1.78) +9.102 (CMe - 0.69) +2.945 (CMt - 0.46) -22.042 (AME - 2.67) -33.018 (CME - 4.08) -4.680 (CP - 1.54) -46.451 (AMS - 2.23) -28.706 (CpTI - 2.27) -23.592 (AATI - 0.77) +12.360 (ABTI - 0.41) +3.647 (CpTII - 2.13) -0.262 (LATII - 1.05) -21.600 (LBTII - 2.53) +60.206 (CA - 7.10) -0.585 (NH - 6.56)$$

Pela análise da Tabela XXXVI, observamos que o comprimento alar (CA), a altura do metassoma (AMS) e, principalmente a largura da cabeça (LC) são importantes para a determinação da primeira variável canônica ( $CAN_1$ ). Assim sendo, esses caracteres com maior poder de discriminação, são aqueles cujos coeficientes padronizados apresentam maior magnitude, ou seja, o maior valor em módulo, Rao (1973); Gendre (1976); Klecka (1980); Dunn & Everitt (1982).

Ainda com relação aos resultados encontrados em  $CAN_1$  escolhemos os 10 caracteres mais discriminantes para análise das outras colônias de *Agelaea pallipes*.

Podemos notar através da Figura 19(A) que as rainhas encontram-se distribuídas nos valores mais baixos de  $CAN_1$  e as operárias nos valores mais altos.

Observa-se pela Tabela XXXVI, que as rainhas apresentam 19 caracteres com razão média maior que 1,00 indicando que estas medidas são maiores em rainhas que em operárias; 1 caracter com razão média igual a 1,00 (NH) indicando que esta medida é igual entre rainhas e operárias e 3 com razão média menor que 1,00 indicando que essa medida é menor em rainhas que em operárias.

**Colônia em fase de estabelecimento (Colônia Agpa1):** de acordo com os dados da Tabela

XXXVII a variável canônica pode ser calculada com a seguinte equação:

$$CAN_1: +119.561 (LC - 2.57) -14.685 (LP - 2.19) -26.766 (LM - 1.78) -30.189 (CME - 4.00) -7.631 (CpTI - 2.24) -32.317 (AATI - 0.77) -1.251 (ABTI - 0,40) -9.962 (AMS - 2.14) +0.190 (LBTII - 1.06) - 3.410 (CA - 6.99)$$

Pela análise da Tabela XXXVII, observamos que a largura do mesoscuto (LM), a altura apical do tergo I (AATI) e, principalmente, a largura da cabeça(LC) são importantes para a determinação da primeira variável canônica ( $CAN_1$ ).

Podemos notar através da Figura 19(B) que as rainhas encontram-se distribuídas nos valores mais baixos de  $CAN_1$  e as operárias encontram-se nos valores mais altos.

A razão das médias entre os 2 grupos representadas na Tabela XXXVII, mostra que 9 caracteres são maiores em rainhas em operárias. Já as operárias possuem 1 caracter (LC) de medida maior em relação aos das rainhas.

**Colônia em fase de pré-enxameagem (Colônia Agpa3):** a variável canônica pode ser calculada a partir dos resultados apresentados na Tabela XXXVIII com a seguinte equação:

$$CAN_1: -87.681 (LC - 2.52) -11.182 (LP - 2.15) +55.122 (LM - 1.72) +63.759 (CME - 3.92) +13.623 (CpTI - 2.20) 15.124 (AATI - 0.72) +15.872 (ABTI - 0,37) +13.145 (AMS - 2.16) -7.478 (LBTII - 1.01) -38.632 (CA - 6.89)$$

Pela análise da Tabela XXXVIII, observamos que o comprimento do mesossoma (CME), a largura do mesoscuto (LM) e, principalmente a largura da cabeça (LC) são importantes para a determinação da primeira variável canônica ( $CAN_1$ ).

Podemos notar pela Figura 19(C) que as rainhas encontram-se distribuídas nos valores mais baixos de  $CAN_1$  e as operárias encontram-se nos valores mais altos.

Observa-se através das Tabela XXXVIII, que as rainhas apresentam 9 caracteres com razão média maior que 1,00 indicando que estas medidas são maiores em rainhas que em operárias. Já as operárias possuem 1 caracter (CC) maior que as rainhas.

Tabela XXXVI - Médias, razão das médias entre rainhas e operárias, média total e valor de  $CAN_1$  de 23 caracteres usados para a discriminação das castas de *Agelaiia pallipes* em fase madura (Aga2).

Caracter	Médias (mm)			Razão Rainha / Operári	$CAN_1$	
	Rainhas (n = 9)	Operárias (n = 30)	Total (n = 90)		Padroni -zado	Bruto
CC	2,34±0,05	2,28±0,05	2,31±0,06	1,03*	0,115	10,971
LC <sup>+</sup>	2,57±0,04	2,62±0,04	2,60±0,05	0,98*	0,779	98,209
DMI	2,22±0,05	2,23±0,05	2,22±0,05	0,99	-0,011	-1,123
Dmi	1,20±0,03	1,14±0,03	1,17±0,04	1,05*	-0,300	-23,222
LG	0,62±0,04	0,55±0,04	0,58±0,05	1,13*	-0,048	-1,447
LO	0,62±0,03	0,65±0,05	0,63v0,04	0,95*	0,240	7,726
LP <sup>+</sup>	2,25±0,15	2,10±0,07	2,18±0,14	1,07*	-0,380	-15,565
LM <sup>+</sup>	2,00±0,16	1,71±0,06	1,85±0,19	1,17*	-0,514	-20,439
CM	1,88±0,06	1,68±0,06	1,78±0,11	1,12*	0,101	6,460
CMe	0,74±0,04	0,63±0,03	0,69±0,06	1,18*	0,230	9,102
CMt	0,47±0,03	0,44±0,04	0,46±0,04	1,07*	0,113	2,945
AME	2,78±0,06	2,57±0,09	2,67±0,13	1,08*	-0,300	-22,042
CME <sup>+</sup>	4,38±0,12	3,78±0,13	4,08±0,33	1,16*	-0,472	-33,018
CP	1,65±0,12	1,42±0,06	1,54±0,15	1,16*	-0,128	-4,680
MAS <sup>+</sup>	2,49±0,08	1,98±0,07	2,23±0,27	1,26*	-0,746	-46,451
CpTI <sup>+</sup>	2,42±0,08	2,13±0,11	2,27±0,17	1,14*	-0,562	-28,706
AATI <sup>+</sup>	0,87±0,04	0,66±0,03	0,77±0,11	1,32*	-0,572	-23,592
ABTI <sup>+</sup>	0,47±0,03	0,36±0,04	0,41±0,06	1,31*	0,527	12,360
CpTII	2,29±0,10	1,97±0,14	2,13±0,20	1,16*	0,099	3,647
LATII	1,12±0,04	0,97±0,04	1,05±0,09	1,16*	-0,005	-0,262
LBTII <sup>+</sup>	2,70±0,10	2,36±0,08	2,53±0,19	1,14*	-0,349	-21,600
CA <sup>+</sup>	7,44±0,16	6,76±0,22	7,10±0,39	1,10*	0,745	60,206
NH	6,57±0,10	6,56±0,10	6,56±0,10	1,00	0,008	0,585

\* comparação entre as medianas são estatisticamente significantes ( $p < 0,05$ ).

<sup>+</sup> caracteres mais discriminantes escolhidos para a análise das outras

Tabela XXXVII- Médias, razão das médias entre rainhas e operárias, média total e valor de  $CAN_1$  de 10 caracteres usados para a discriminação das castas de *Agelaiia pallipes* em fase de estabelecimento (colônia Aga1).

Caracter	Médias (mm)			Razão Rainha / Operária	$CAN_1$	
	Rainhas (n = 4)	Operárias (n = 30)	Total (n = 34)		Padroni -zado	Bruto
LC	2,53±0,04	2,60±0,04	2,57±0,05	0,97*	0,929	119,56
LP	2,29±0,05	2,08±0,07	2,19±0,12	1,10*	-0,192	-14,685
LM	1,91±0,05	1,66v0,05	1,78±0,13	1,15*	-0,382	-26,766
CME	4,21±0,08	3,79v0,11	4,00±0,23	1,11*	-0,336	-30,189
CpTI	2,37±0,06	1,12±0,06	2,24±0,13	1,12*	-0,091	-7,631
AATI	0,88±0,01	0,66±0,04	0,77±0,11	1,33*	-0,682	-32,317
ABTI	0,45±0,03	0,36±0,04	0,40±0,06	1,25*	-0,054	-1,251
AMS	2,32±0,07	1,96±0,09	2,14±0,20	1,18*	-0,184	-9,962
LBTII	1,16±0,05	0,97±0,05	1,06±0,10	1,20*	0,003	0,190
CA	7,32±0,16	6,66±0,21	6,99±0,38	1,10*	-0,040	-3,410

\* comparação entre as medianas são estatisticamente significantes ( $p < 0,05$ ).



Tabela XXXVIII - Médias, razão das médias entre rainhas e operárias, média total e valor de  $CAN_1$  de 10 caracteres usados para a discriminação das castas de *Agelais pallipes* em fase de pré enxameagem (colônia Agpa3).

Caracter	Médias (mm)			Razão Rainha / Operária	$CAN_1$	
	Rainhas (n = 23)	Operárias (n = 30)	Total (n = 53)		Padroni- zado	Bruto
LC	2,49±0,04	2,55±0,07	2,52±0,06	0,98*	-0,939	-87,681
LP	2,24±0,08	2,05±0,08	2,15±0,12	1,09*	-0,197	-11,182
LM	1,85±0,06	1,60±0,06	1,72±0,13	1,16*	0,877	55,122
CME	4,17±0,12	3,69±0,11	3,93±0,27	1,12*	0,865	63,769
CpTI	2,34±0,06	2,07±0,08	2,20±0,15	1,13*	0,211	13,623
AATI	0,81±0,03	0,63±0,04	0,72±0,09	1,29*	0,409	15,124
ABTI	0,42±0,04	0,32±0,00	0,37±0,06	1,31*	0,471	15,872
AMS	2,44±0,08	1,89±0,11	2,16±0,29	1,29*	0,288	13,145
LBTII	1,09±0,06	0,94±0,03	1,01±0,09	1,16*	-0,165	-7,478
CA	7,24±0,23	6,54±0,29	6,89±0,44	1,11*	-0,667	-38,632

\*comparação entre as medianas são estatisticamente significantes ( $p < 0,05$ ).

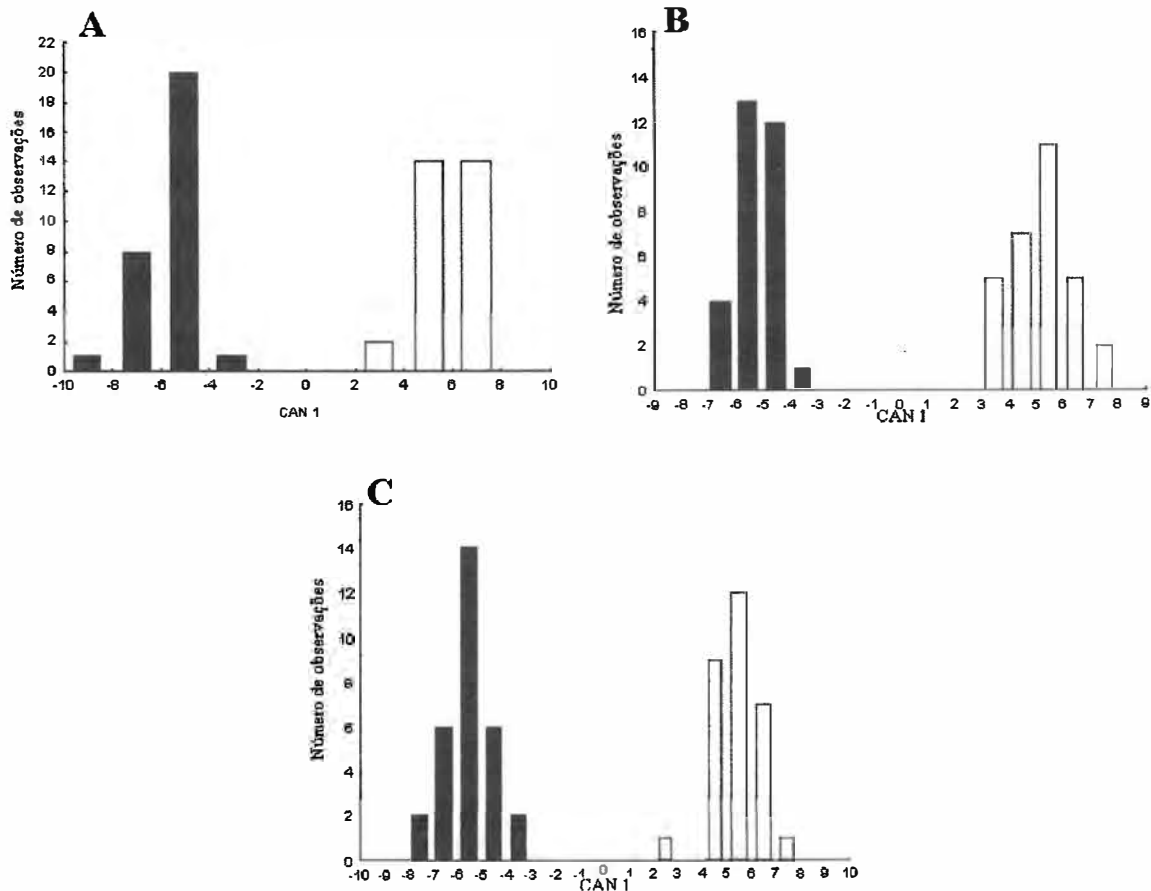


Figura 19 - Distribuição de rainhas (■) e operárias (□) de *Agelais pallipes*, em fase matura (A), estabelecimento (B) e de pré-enxameagem (C), através da análise discriminante canônica.

### 3.4.2 - Análise discriminante Stepwise

**Colônia em fase de estabelecimento (Colônia Agpa1):** após a análise discriminante stepwise (Tabela XXXIX) observamos que quatro, dos 10 caracteres analisados, contribuíram significativamente ( $p < 0,05$ ) para o total de variância entre rainhas, operárias e intermediárias de *Agelaia pallipes* da colônia Agpa1: comprimento alar (CA), altura do metassoma (AMS) e principalmente, largura do mesossoma (LM). De acordo com os dados encontrados na literatura (Jeanne & Fagen, 1974, Yamane *et al.*, 1983; Kojima & Kojima, 1994; Jeanne *et al.*, 1995; Hunt *et al.*, 1996; Jeanne, 1996) estas quatro variáveis foram testadas independentemente usando a análise de covariância; rainhas e operárias+intermediárias diferiram significativamente com o comprimento do mesoscutelo (CMe) como variável independente, sendo que o mais discriminante deles (AMS) foi plotado com esta variável (Tabela XL, Figura 20(A)).

**Colônia em fase de matura (Colônia Agpa2):** após a análise discriminante stepwise (Tabela XXXIX) observamos que quatro, dos 10 caracteres analisados, contribuíram significativamente ( $p < 0,05$ ) para o total de variância entre rainhas, operárias e intermediárias de *Agelaia pallipes* da colônia Agpa2: comprimento alar (CA), altura do metassoma (AMS) e principalmente, largura do mesossoma (LM). De acordo com os dados encontrados na literatura (Jeanne & Fagen, 1974, Yamane *et al.*, 1983; Kojima & Kojima, 1994; Jeanne *et al.*, 1995; Hunt *et al.*, 1996; Jeanne, 1996) estas quatro variáveis foram testadas independentemente usando a análise de covariância; rainhas e operárias+intermediárias diferiram significativamente com o comprimento do mesoscutelo (CMe) como variável independente, sendo que o mais discriminante deles (AMS) foi plotado com esta variável (Tabela XL, Figura 20(B)).

**Colônia em fase de pós-enxameagem (Agpa3):** após a análise discriminante stepwise (Tabela XXXIX) observamos que três, dos 10 caracteres analisados, contribuíram significativamente ( $p < 0,05$ ) para o total de variância entre rainhas, operárias e intermediárias de *Agelaia pallipes* da colônia Agpa3: largura da cabeça (LC), largura do pronoto (LP) e principalmente, altura do metassoma (AMS). Estas três variáveis foram testadas independentemente usando a análise de covariância; rainhas e operárias+intermediárias e apenas duas (AMS e LP) diferiram significativamente com o comprimento do mesoscutelo (CMe) como variável independente, sendo que o mais discriminante deles (AMS) foi plotado com esta variável (Tabela XL, Figura 20(C)).

Tabela XXXIX – Dimorfismo entre rainhas, operárias e intermediárias de *Agelaia palipes* baseada em 10 caracteres morfométricos utilizados na análise discriminante de regressão Stepwise (usando CMe como variável independente).

<i>Fase colonial</i>	<i>Variável</i>	<i>Step</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Matura Agpa1	AATI*	1	622,8188	0,000000
	LC*	2	19,3905	0,000047
	LM*	3	34,7149	0,000000
	CME*	4	8,7859	0,004480
	LP	5	1,4477	0,234140
Pré- enxameagem Agpa2	AMS*	1	580,7438	0,000000
	AATI*	2	22,3057	0,000016
	LC*	3	10,5403	0,001975
	CME*	4	12,8638	0,000712
	LBTII*	5	5,0690	0,028448
	LO	6	3,1569	0,081571
Pós- enxameagem Agpa3	CA*	1	46,82367	0,000000
	LATII*	2	3,46481	0,036905
	CM	3	2,41443	0,097161
	AME	4	1,68614	0,193114
	AMS	5	1,33409	0,270514

\* estatisticamente significantes ( $p < 0,05$ ).

Tabela XL – Valores de F para a análise de covariância das quatro variáveis morfométricas (ver texto) em *Brachygrastra lecheguana* (colônia Brale1) usando CMe como variável independente.

<i>Fase colonial</i>	<i>Variável</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Matura Agpa1	LC*	63,0353	0,000000
	CME*	40,0914	0,000000
	AATI*	143,5570	0,000000
	LM*	29,7611	0,000001
Pré-enxameagem Agpa2	LC*	6,8213	0,011494
	CME*	101,2210	0,000000
	AATI*	102,2060	0,000000
	AMS*	160,4211	0,000000
	LBTII*	46,2324	0,000000
Pós-enxameagem Agpa3	AME	1,38114	0,258250
	MAS*	5,37970	0,006777
	CM*	5,95362	0,004144
	LATII	1,64369	0,200851
	CA*	12,65098	0,000021

\* estatisticamente significantes ( $p < 0,05$ ).

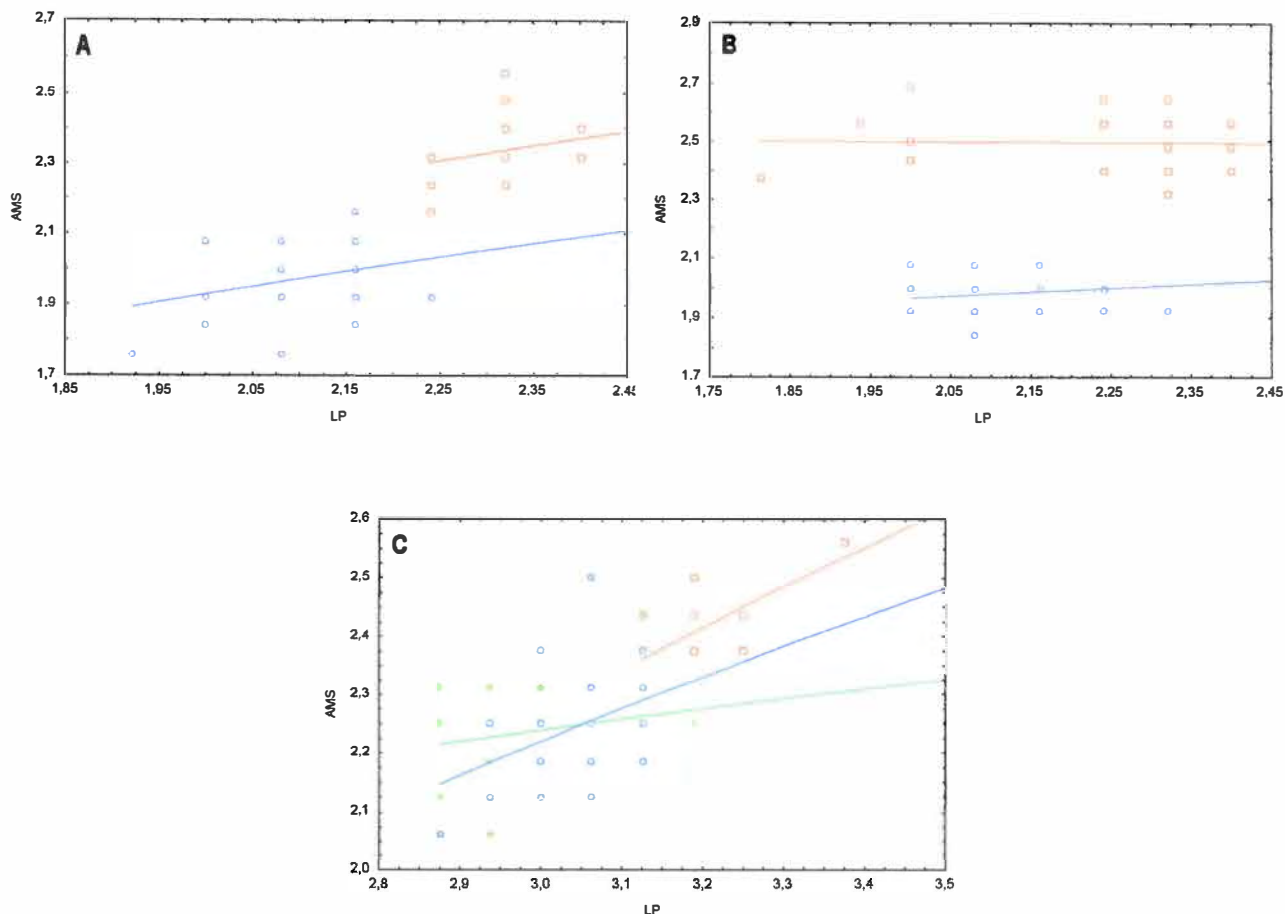


Figura 20 - Discriminação entre rainhas (□), operárias (○) e intermediárias (◇) de *Brachygastra lecheguana*, em fase madura (A), de pré - enxameagem (B) e de pós-enxameagem (C), baseado em dois caracteres morfométricos.

### 3.4.3 - Análise dos Componentes Principais (PCA)

Utilizando-se dos dados referentes à todas as operárias estudadas, a partir da análise dos componentes principais (PCA), extraíram-se 2 fatores, sendo que o primeiro abrangeu 49,5% da variância dos dados e o segundo 11,2%. Portanto, com esta análise, avaliou-se 60,7% da variância total encontrada nas operárias de diferentes fases do ciclo colonial de *Agelaiia pallipes*. Verifica-se a ocorrência de sobreposição nos grupos analisados, (colônias 1 e 2) sugerindo que ocorre apenas uma pequena variação morfológica das operárias nessas respectivas fases analisadas (Tabela XLI, Figura 21). Porém, observamos que as operárias da colônia 3 distinguem-se das outras colônias sugerindo que ocorre variação morfológica significativa das operárias da fase de pré enxameagem para as outras fases analisadas.

Nas rainhas, a partir da análise dos componentes principais, avaliou-se 63,0% da variância total encontradas neste grupo (51,0% abrangida pelo primeiro fator e 12,0% pelo segundo). Nas rainhas de *Agelaiia pallipes* ocorre apenas uma pequena sobreposição (colônias 2 e 3) nos grupos analisados, sugerindo a ocorrência de uma grande variação morfológica nas rainhas de diferentes fases do ciclo colonial (Tabela XLI, Figura 21).

Tabela XLI - Correlação entre os componentes principais extraídos (1 e 2) a partir dos dados logaritimizados das operárias e rainhas de *Agelais pallipes*.

Caráter	Componentes Principais Extraídos			
	Operárias		Rainhas	
	1	2	1	2
LC	0,164238	-0,039502	0,158370	-0,036333
CME	0,142417	-0,322589	0,169266	-0,186166
CPTI	0,141858	-0,228818	0,142675	-0,096354
ABTI	0,120722	-0,234825	0,092520	0,255864
AATI	0,129178	-0,343849	0,115172	0,432256
MAS	0,136107	-0,104180	0,085081	-0,627180
LP	0,132869	0,442358	0,152592	0,237144
LM	0,163510	0,398655	0,152696	0,163004
LBTII	0,095409	0,443004	0,139016	-0,245562
CA	0,177378	0,031619	0,164892	0,024129

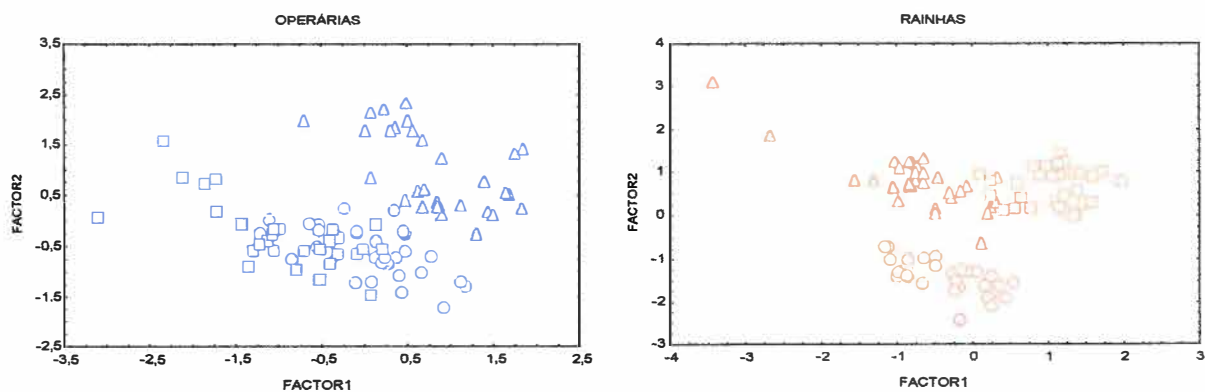


Figura 21 - Esquematização gráfica da distribuição dos valores dos componentes principais para operárias (azul) e rainhas (vermelho) de *Agelais pallipes* em fase de estabelecimento (O); madura (□); pré-enxameagem (Δ).

### 3.4.4 Distância Generalizada de Mahalanobis

As distâncias generalizadas de Mahalanobis ( $D^2$ ) de *Agelaia pallipes* podem ser vistas na Tabela XLII.

Pelos resultados obtidos podemos observar que, de um modo geral, existe um forte dimorfismo entre rainhas e operárias de *A. pallipes*. Este fato também foi encontrado por Simões (1977) e Noll *et al.* (1997) em duas espécies do gênero *A. multipicta* e *A. pallipes*.

Além disso, a distância de Mahalanobis para as colônias analisadas em *Agelaia pallipes* não suportam a hipótese de que a diferenciação de castas aumenta com o progresso do ciclo colonial como observado em *Polybia paulista*, *P. occidentalis* e *P. scutellaris* (Noll & Zucchi, 2000), já que estas distâncias não mostrou nenhuma correlação com o progresso do ciclo colonial.

Tabela XLII - Distância generalizada de Mahalanobis encontradas nas colônias de *Agelaia pallipes*.

Fase colonial	Código da colônia	Distância Mahalanobis Rainha - Operária
Estabelecimento	Agpa1	108,3028*
Matura	Agpa2	139,0104*
Pré-enxameagem	Agpa3	122,7130*

\* valor significativo ao nível de  $p < 0,05$

#### 4 - *Brachygastra lecheguana*

##### 4.1 - Ciclo Colonial.

As Tabelas XLIII e XLIV apresentam em que estágio do ciclo colonial encontravam-se as colônias de *Brachygastra lecheguana* analisadas.

A Tabela XLIII mostra que as colônias analisadas encaixam-se em quatro das 6 fases propostas. Brale1 foi classificada como em fase madura. Brale2 foi classificada como em fase de pré-enxameagem. Brale3 foi classificada como em fase de pós-enxameagem. Brale3 apesar de não apresentar machos, a alta porcentagem de células vazias inversamente proporcional ao número de células com imaturos, foi importante para a determinação da sua fase. Finalmente Brale4 foi classificada como em fase de estabelecimento (muito provavelmente em estágio final de estabelecimento já que possuía larvas no ninho).

Tabela XLIII - Características gerais dos ninhos de *Brachygastra lecheguana* estudados.

Fase colonial	numero de favos	n°. e (%) de células vazias	n°. e (%) de células com ovos	n°. e (%) de células com larvas	n°. e (%) de células com pupas	n°. total de células	gerações produzidas por células
Matura	15	3951	2498	2825	2557	13081	1
Brale1		(30,20)	(19,10)	(21,60)	(19,55)		
Pré-enxa-meagem	12	7033	124	335	832	8324	2
Brale2		(84,49)	(1,49)	(4,02)	(10,00)		
Pós-enxameagem	8	3446	52	145	521	4164	2
Brale3		(82,76)	(1,25)	(3,48)	(12,51)		
Estabelecimento	10	5324	625	112	0	6128	0
Brale4		(86,88)	(10,20)	(1,83)			

Tabela XLIV - Composição populacional das colônias de *Brachygastra lecheguana*.

Fase colonial	Fêmeas			n°. e (%) de Machos	Total
	n°. e (%) de Operárias	n°. e (%) de Intermediária	n°. e (%) de Rainhas		
Matura	3126 (54,84)	2022 (35,47)	552 (9,69)	0	5700
Brale1					
Pré-enxameagem	616 (38,69)	822 (51,63)	154 (9,68)	0	1592
Brale2					
Pós-enxameagem	140 (67,63)	18 (8,70)	49 (23,67)	0	207
Brale3					
Estabelecimento	332 (21,67)	843 (50,03)	357 (23,30)	0	1532
Brale4					

##### 4.2 - Classificação das fêmeas de *Brachygastra lecheguana*.

###### 4.2.1 - Desenvolvimento ovariano e inseminação.

Os resultados obtidos quanto ao desenvolvimento ovariano das fêmeas das colônias de *Brachygastra lecheguana* analisadas, são mostrados na Figura 22.

Verifica-se pela Figura 22 que os ovários padrão A apresentam ovaríolos atrofiados; os ovários padrão B, ovaríolos com oócitos em desenvolvimento; os ovários padrão C, ovaríolos ligeiramente alargados com oócitos em fase final de vitelogênese e; os ovários padrão D, ovaríolos muito desenvolvidos com oócitos maduros de tamanho suficiente para postura.

As fêmeas que não apresentaram espermatozoides na espermateca e evidenciaram ovários padrão A, foram consideradas operárias. As fêmeas não inseminadas e com padrões ovarianos B e C foram classificadas como intermediárias. As fêmeas que continham espermatozoides na espermateca e ovários padrão D, foram classificadas como rainhas.

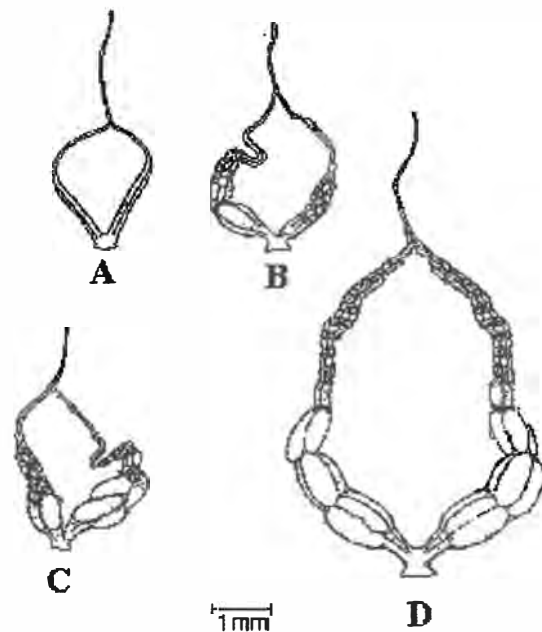


Figura 22 - Representação esquemática dos padrões de desenvolvimento ovariano encontrados em *Brachygastra lecheguana*. A - Operárias; B, C - Intermediárias e; D - rainhas.

#### 4.3 - Idade relativa dos adultos.

A idade relativa dos indivíduos em *Brachygastra lecheguana* foi determinada pela pigmentação progressiva do apódema transverso dos esternitos. Os esquemas, cuja seqüência indicam a idade progressiva dos indivíduos encontram-se na Figura 4.

Os padrões encontrados quanto à pigmentação progressiva dos apódemas foram: AC (amarelo claro), MC (marrom claro), ME (marrom escuro) e Pr (preto) que, segundo Richards (1971), West-Eberhard (1973) e Forsyth (1978), indicam a idade progressiva, ou seja, desde indivíduos jovens (AC) até os mais idosos (Pr).

Com a finalidade de verificarmos a distribuição das idades das fêmeas inseminadas e não inseminadas (rainhas e operárias + intermediárias, respectivamente) de acordo com a pigmentação progressiva do apódema transverso dos esternitos, construímos a Figura 23.



A análise de cada uma das fases coloniais estudadas separadamente evidenciou as seguintes características:

- Estabelecimento: Brale4, alta porcentagem de rainhas, intermediárias e operárias jovens (AC e MC).
- Madura: Brale1, com alta porcentagem de indivíduos de meia idade (MC e ME).
- Pré-enxameagem: Brale2, com rainhas velhas (Pr) em baixa porcentagem e rainhas jovens (AC) em alta.
- Pós-enxameagem: Brale3, apresentam uma alta porcentagem de indivíduos idosos (Pr).

De acordo com estes resultados podemos supor que o início do ciclo colonial (estabelecimento) é caracterizado em *Brachygastra lecheguana* por rainhas, intermediárias e operárias jovens. Segue-se então uma produção pela(s) próxima(s) geração(ões), de operárias e intermediárias (fase madura) até uma produção de novas rainhas (pré-enxameagem), restando no ninho após o enxame os indivíduos mais velhos (pós – enxameagem).

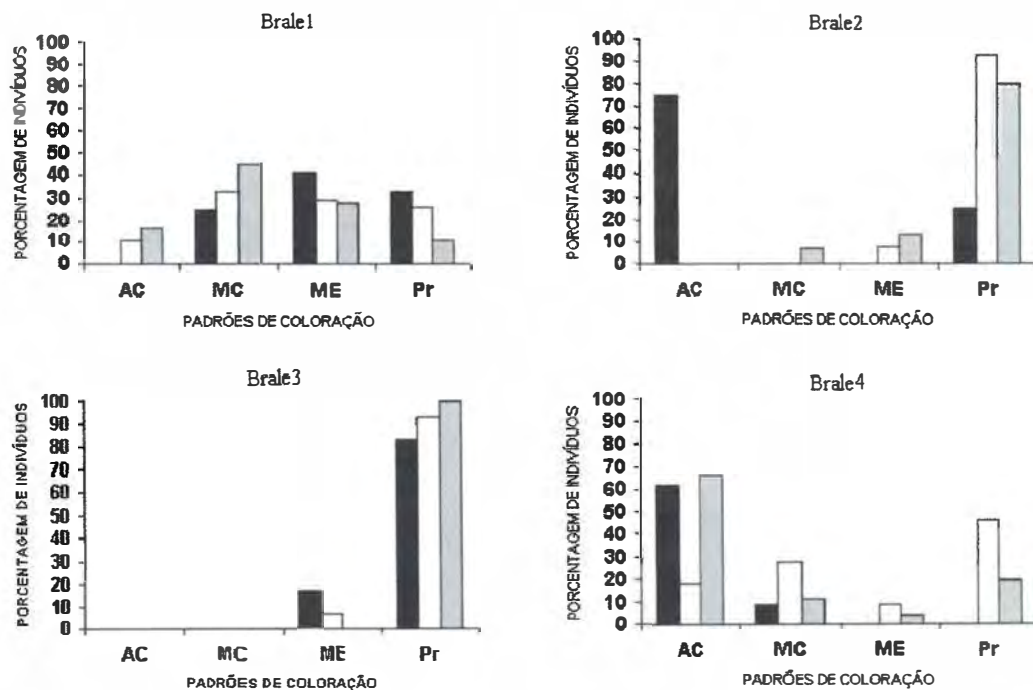


Figura 23 - Frequência de rainhas, operárias e intermediárias de acordo com os padrões de coloração do apódema transversal do 4º esternito gastral observados em *Brachygastra lecheguana* nas diferentes fases do ciclo colonial. AC - amarelo claro, MC - marrom claro, ME - marrom escuro e Pr - preto.

#### 4.4 – Análises Morfométricas.

##### 4.4.1 Análise Discriminante Canônica

**Colônia em fase madura (Colônia Brale1):** as duas variáveis canônicas (número de grupos estabelecidos menos 1) podem ser calculados (V. Material e Métodos) a partir dos resultados apresentados na Tabela XLV com as seguintes equações:

$$\text{CAN}_1: 3,211(\text{CC} - 2,46) + 2,005(\text{LC} - 2,87) - 4,190(\text{LG} - 0,63) - 6,165(\text{LP} - 2,72) - 7,736(\text{LM} - 2,28) - 0,320(\text{CMe} - 0,66) - 1,253(\text{CME} - 3,75) - 5,876(\text{AMS} - 2,71) - 0,973(\text{LATII} - 3,19) + 5,649(\text{CA} - 5,25)$$

$$\text{CAN}_2: 10,318(\text{CC} - 2,46) + 10,582(\text{LC} - 2,87) + 4,902(\text{LG} - 0,63) + 3,573(\text{LP} - 2,72) + 1,327(\text{LM} - 2,28) - 4,624(\text{CMe} - 0,66) - 3,482(\text{CME} - 3,75) - 1,525(\text{AMS} - 2,71) - 5,478(\text{LATII} - 3,19) - 2,474(\text{CA} - 5,25)$$

Pela análise da Tabela XLV, observamos que o largura do mesoscuto (LM), a altura do metassoma (AMS) e, principalmente, o comprimento alar (CA) são importantes para a determinação da primeira variável canônica ( $\text{CAN}_1$ ); enquanto que a largura da cabeça (LC), largura apical do 2.º tergito gastral (LATII), e, principalmente, o comprimento da cabeça (CC) são importantes para a determinação da segunda variável canônica ( $\text{CAN}_2$ ). Assim sendo, esses caracteres com maior poder de discriminação, são aqueles cujos coeficientes padronizados apresentam maior magnitude, ou seja, o maior valor em módulo, Rao (1973); Gendre (1976); Klecka (1980); Dunn & Everitt (1982).

Podemos notar pela da Figura 24(A) que as rainhas encontram-se distribuídas nos valores mais baixos de  $\text{CAN}_1$  e as operárias e intermediárias nos valores mais altos. Com relação à segunda variável ( $\text{CAN}_2$ ) todas as fêmeas tem uma ampla distribuição.

Observa-se através pela Tabela XLV, que as rainhas apresentam todos os caracteres com razão média maior que 1,00 indicando que estas medidas são maiores em rainhas que em operárias e intermediárias. Já a razão das médias entre intermediárias e operárias mostra que as primeiras possuíram 6 caracteres de medidas maiores, 3 iguais (1,00) e uma (CMe) menor que as operárias. **Colônia em fase de pré-enxameagem (Colônia Brale2):** de acordo com os dados da Tabela XLVI, as duas variáveis canônicas podem ser calculadas com as seguintes equações:

$$\text{CAN}_1: 5,876(\text{CC} - 2,44) - 5,578(\text{LC} - 2,82) + 1,527(\text{LG} - 0,61) + 0,573(\text{LP} - 2,70) + 4,956(\text{LM} - 2,29) - 0,542(\text{CMe} - 0,69) + 2,757(\text{CME} - 3,69) + 6,508(\text{AMS} - 2,66) - 1,036(\text{LATII} - 3,13) - 1,821(\text{CA} - 5,12)$$

$$\text{CAN}_2: 3,104(\text{CC} - 2,44) + 4,800(\text{LC} - 2,82) + 8,547(\text{LG} - 0,61) + 4,001(\text{LP} - 2,70) + 1,125(\text{LM} - 2,29) - 6,594(\text{CMe} - 0,69) - 1,135(\text{CME} - 3,69) - 3,105(\text{AMS} - 2,66) - 8,535(\text{LATII} - 3,13) - 2,036(\text{CA} - 5,12)$$

Pela análise da Tabela XLVI, observamos que a largura da cabeça (LC), a largura do mesoscuto (LM) e, principalmente, a altura do metassoma (AMS) são importantes para a determinação da primeira variável canônica ( $\text{CAN}_1$ ) enquanto a largura da cabeça (LC), a largura da gena (LG) e, principalmente, a largura do pronoto (LP) são importantes para a determinação da segunda variável canônica ( $\text{CAN}_2$ ).

Podemos notar pela da Figura 24(B) que as rainhas encontram-se distribuídas nos valores mais altos de  $\text{CAN}_1$  e as operárias e intermediárias encontram-se nos valores mais baixos, com uma pequena área de sobreposição. Com relação à segunda variável ( $\text{CAN}_2$ ) todas as fêmeas tem uma ampla distribuição com uma tendência das intermediárias se distribuírem nos valores mais baixos e rainhas e operárias nos valores medianos desta variável.

A razão das médias entre os 3 grupos representadas na Tabela XLVI, mostra que todos os caracteres são maiores em rainhas que nos dois outros grupos. Já as intermediárias possuíram 5 caracteres de medidas iguais, 4 maiores e um (LG) menor em relação aos das operárias.

**Colônia em fase de pós-enxameagem (Colônia Brale3):** as duas variáveis canônicas (número de grupos estabelecidos menos 1) podem ser calculados a partir dos resultados apresentados na Tabela XLVII com as seguintes equações:

$$CAN_1: -1,666(CC -2,45) -7,626(LC -2,82) +0,783(LG -0,63) +6,222(LP -2,73) +2,321(LM -2,27) -0,529(CMe - 0,68) +2,058(CME -3,69) +7,544(AMS -2,67) +1,859(LATII -3,13) -4,246(CA -5,33)$$

$$CAN_2: 1,081(CC -2,45) +9,821(LC -2,82) +6,651(LG -0,63) -3,938(LP -2,73) -2,826(LM -2,27) -9,874(CMe - 0,68) -4,261(CME -3,69) +5,711(AMS -2,67) +0,768(LATII -3,13) +2,698(CA -5,33)$$

Pela análise da Tabela XLVII, observamos que a largura do pronoto (LP), o comprimento alar (CA) e, principalmente o altura do metassoma (AMS) são importantes para a determinação da primeira variável canônica ( $CAN_1$ ), enquanto que o comprimento do mesoscutelo (CMe), largura da cabeça (LC) e, principalmente, comprimento do mesossoma (CME) são importantes para a determinação da segunda variável canônica ( $CAN_2$ ).

Podemos notar através da Figura 24(C) que as rainhas encontram-se distribuídas nos valores mais altos de  $CAN_1$  e as operárias e intermediárias encontram-se nos valores mais baixos. Com relação à segunda variável ( $CAN_2$ ) todas as fêmeas tem uma ampla distribuição.

Observa-se através da Tabela XLVII, que as rainhas apresentam todos os caracteres com razão média maior que 1,00 indicando que estas medidas são maiores em rainhas que em operárias e intermediárias. Já a razão das médias entre intermediárias e operárias mostra que as primeiras possuíam 4 caracteres de medidas maiores que as operárias, 5 iguais e um (CMe) menor.

**Colônia em fase de estabelecimento (Colônia Brale4):** de acordo com os dados da Tabela XLVIII as duas variáveis canônicas podem ser calculadas com as seguintes equações:

$$CAN_1: -2,520(CC -2,44) -3,032(LC -2,85) -2,764(LG -0,63) +4,230(LP -2,75) +0,696(LM -2,26) -2,275(CMe - 0,68) -0,925(CME -3,70) +5,585(AMS -2,77) +1,696(LATII -3,14) +0,176(CA -5,30)$$

$$CAN_2: -3,779(CC -2,44) +2,608(LC -2,85) -7,030(LG -0,63) +9,814(LP -2,75) -7,028(LM -2,26) -3,266(CMe - 0,68) + 1,808(CME -3,70) +3,832(AMS -2,77) -4,385(LATII -3,14) -5,595(CA -5,30)$$

Pela análise da Tabela XLVIII, observamos que a largura apical do 2º tergito gastral (LATII), a largura do pronoto (LP) e, principalmente a altura do metassoma (AMS) são importantes para a determinação da primeira variável canônica ( $CAN_1$ ); enquanto que, a largura do mesoscuto (LM), o comprimento alar (CA) e, principalmente a largura do pronoto (LP) são importantes para a determinação da segunda variável canônica ( $CAN_2$ ).

A Figura 24(D) mostra uma ampla distribuição dos grupos tanto em  $CAN_1$  quanto em  $CAN_2$  com uma grande área de sobreposição.

A razão das médias entre rainhas e operárias (Tabela XLVIII), mostra que todos os caracteres são maiores em rainhas que em operárias. A razão das médias entre rainhas e intermediárias, mostra que as primeiras possuíam 2 caracteres de medidas maiores 5 iguais e 3 menores em relação às últimas. Já a razão das médias entre intermediárias e operárias mostra que as intermediárias possuíam todos os caracteres de medidas maiores que as operárias.

Tabela XLV - Médias, razão das médias entre rainhas, intermediárias e operárias, média total e valores de CAN<sub>1</sub> e CAN<sub>2</sub> de 10 caracteres usados para a discriminação das castas de *Brachygastra lecheguana* em fase matura (Bra1el).

Caráter	Médias (mm)				Razão			CAN <sub>1</sub>		CAN <sub>2</sub>	
	Rainhas (n = 30)	Operárias (n = 30)	Intermediária (n = 30)	Total (n = 90)	Rainha / Operária	Rainha / Intermed.	Intermed./O perária	Padroni- zado	Bruto	Padroni- zado	Bruto
CC	2,50±0,04	2,43±0,07	2,45±0,07	2,46±0,07	1,03*	1,02*	1,00	0,196	3,211	0,631	10,318
LC	2,91±0,05	2,84±0,07	2,86±0,05	2,87±0,06	1,03*	1,02*	1,01	0,116	2,005	0,614	10,582
LG	0,67±0,04	0,61±0,04	0,62±0,05	0,63±0,05	1,10*	1,08*	1,02	-0,177	-4,190	0,207	4,902
LP	2,90±0,04	2,62±0,11	2,65±0,10	2,72±0,15	1,09*	1,08*	1,01	-0,550	-6,165	0,318	3,573
LM	2,44±0,07	2,19±0,08	2,24±0,08	2,28±0,14	1,11*	1,07*	1,02	-0,591	-7,736	0,101	1,327
CMe	0,68±0,04	0,65±0,07	0,64±0,06	0,66±0,06	1,05	1,06*	0,99	-0,018	-0,320	-0,260	-4,624
CME	3,92±0,13	3,66±0,15	3,68±0,15	3,75±0,18	1,07*	1,07*	1,01	-0,177	-1,253	-0,494	-3,482
AMS	2,89±0,08	2,60±0,10	2,63±0,12	2,71±0,17	1,11*	1,10*	1,01	-0,608	-5,876	-0,157	-1,525
LATII	3,35±0,09	3,10±0,14	3,11±0,10	3,19±0,16	1,08*	1,08*	1,00	-0,110	-0,973	-0,621	-5,478
CA	5,29±0,10	5,24±0,17	5,24±0,18	5,25±0,15	1,01	1,01	1,00	0,862	5,649	-0,378	-2,474

\* comparação entre as medianas são estatisticamente significantes (p<0,05).

Tabela XLVI- Médias, razão das médias entre rainhas, intermediárias e operárias, média total e valores de CAN<sub>1</sub> e CAN<sub>2</sub> de 10 caracteres usados para a discriminação das castas de *Brachygastra lecheguana* em fase de pré - enxameagem (Bra2el).

Caráter	Médias (mm)				Razão			CAN <sub>1</sub>		CAN <sub>2</sub>	
	Rainhas (n = 30)	Operárias (n = 30)	Intermediária (n = 30)	Total (n = 90)	Rainha / Operária	Rainha / Intermed.	Intermed./ Operária	Padroni- zado	Bruto	Padroni- zado	Bruto
CC	2,52±0,04	2,40±0,10	2,40±0,07	2,44±0,09	1,05*	1,05*	1,00	0,428	5,876	0,226	3,104
LC	2,89±0,04	2,80±0,09	2,79±0,09	2,82±0,09	1,03*	1,04*	1,00	-0,432	-5,578	0,372	4,800
LG	0,63±0,04	0,60±0,04	0,59±0,05	0,61±0,05	1,05*	1,07*	0,98	0,067	1,527	0,379	8,547
LP	2,82±0,06	2,65±0,10	2,64±0,12	2,70±0,13	1,06*	1,09*	1,00	0,056	0,573	0,390	4,001
LM	2,41±0,06	2,23±0,10	2,24±0,11	2,29±0,12	1,08*	1,08*	1,00	0,464	4,956	0,105	1,125
CMe	0,70±0,05	0,67±0,04	0,69±0,05	0,69±0,05	1,05*	1,02	1,03	-0,026	-0,542	-0,320	-6,594
CME	3,89±0,07	3,56±0,16	3,61±0,20	3,69±0,21	1,09*	1,08*	1,01	0,422	2,757	-0,174	-1,135
AMS	2,80±0,09	2,57±0,10	2,62±0,09	2,66±0,13	1,09*	1,08*	1,02	0,599	6,508	-0,286	-3,105
LATII	3,21±0,08	3,05±0,15	3,13±0,11	3,13±0,14	1,05*	1,03*	1,03*	-0,124	-1,036	-1,026	-8,535
CA	5,21±0,09	5,07±0,15	5,07±0,17	5,12±0,15	1,03*	1,03*	1,00	-0,252	-1,821	0,282	2,036

\* comparação entre as medianas são estatisticamente significantes (p<0,05).

Tabela XLVII - Médias, razão das médias entre rainhas, intermediárias e operárias, média total e valores de CAN<sub>1</sub> e CAN<sub>2</sub> de 10 caracteres usados para a discriminação das castas de *Brachygastra lecheguana* em fase de pós-enxameagem (Brales3).

Caráter	Médias (mm)				Razão			CAN <sub>1</sub>		CAN <sub>2</sub>	
	Rainhas (n = 30)	Operárias (n = 30)	Intermediária (n = 18)	Total (n = 78)	Rainha / Operária	Rainha / Intermed.	Intermed./ Operária	Padroni- zado	Bruto	Padroni- zado	Bruto
CC	2,49±0,06	2,41±0,012	2,44±0,07	2,45±0,10	1,03*	1,02	1,01	-0,152	-1,666	0,098	1,081
LC	2,84±0,05	2,80±0,07	2,82±0,08	2,82±0,07	1,01*	1,01	1,01	-0,485	-7,626	0,624	9,821
LG	0,65±0,05	0,61±0,05	0,61±0,04	0,63±0,05	1,07*	1,07*	1,00	0,037	0,783	0,319	6,651
LP	2,87±0,12	2,64±0,20	2,65±0,16	2,73±0,21	1,09*	1,08*	1,00	0,556	6,222	-0,352	-3,938
LM	2,39±0,09	2,19±0,12	2,19±0,10	2,27±0,19	1,09*	1,09*	1,00	0,253	2,321	-0,308	-2,826
CMe	0,71±0,07	0,67±0,11	0,65±0,08	0,68±0,14	1,06*	1,09*	0,97	-0,033	-0,529	-0,621	-9,874
CME	3,87±0,09	3,59±0,14	3,58±0,07	3,69±0,14	1,08*	1,08*	1,00	0,337	2,058	-0,699	-4,261
AMS	2,86±0,04	2,53±0,08	2,59±0,06	2,67±0,07	1,13*	1,10*	1,02	0,781	7,544	0,591	5,711
LATII	3,31±0,20	3,00±0,15	3,03±0,11	3,13±0,22	1,10*	1,09*	1,01	0,301	1,859	0,124	0,768
CA	5,43±0,10	5,26±0,23	5,28±0,17	5,33±0,19	1,03*	1,03*	1,00	-0,740	-4,246	0,470	2,698

\* comparação entre as medianas são estatisticamente significantes (p<0,05).

Tabela XLVIII - Médias, razão das médias entre rainhas, intermediárias e operárias, média total e valores de CAN<sub>1</sub> e CAN<sub>2</sub> de 10 caracteres usados para a discriminação das castas de *Brachygastra lecheguana* em fase de estabelecimento (Brales4).

Caráter	Médias (mm)				Razão			CAN <sub>1</sub>		CAN <sub>2</sub>	
	Rainhas (n = 30)	Operárias (n = 30)	Intermediária (n = 30)	Total (n = 90)	Rainha / Operária	Rainha / Intermed.	Intermed./ Operária	Padroni- zado	Bruto	Padroni- zado	Bruto
CC	2,45±0,06	2,42±0,06	2,46±0,06	2,44±0,06	1,01	1,00	1,02*	-0,153	-2,520	-0,229	-3,779
LC	2,86±0,05	2,82±0,07	2,86±0,05	2,85±0,06	1,01*	1,00	1,01*	-0,174	-3,032	0,150	2,608
LG	0,63±0,04	0,61±0,06	0,64±0,04	0,63±0,05	1,03	0,98	1,05*	-0,132	-2,764	-0,336	-7,030
LP	2,81±0,07	2,65±0,10	2,78±0,10	2,75±0,11	1,06*	1,01	1,05*	0,388	4,230	0,900	9,814
LM	2,30±0,09	2,17±0,12	2,31±0,09	2,26±0,11	1,06*	1,00	1,07*	0,067	0,696	-0,677	-7,028
CMe	0,68±0,04	0,66±0,05	0,69±0,05	0,68±0,05	1,03	0,99	1,05	-0,109	-2,275	-0,157	-3,266
CME	3,74±0,13	3,62±0,15	3,74±0,14	3,70±0,15	1,03*	1,00	1,03*	-0,129	-0,925	0,252	1,808
AMS	2,88±0,14	2,59±0,12	2,83±0,16	2,77±0,19	1,11*	1,02	1,09*	0,790	5,585	0,542	3,832
LATII	3,20±0,09	3,03±0,12	3,21±0,13	3,14±0,14	1,06*	1,00	1,06*	0,197	1,696	-0,509	-4,385
CA	5,32±0,12	5,19±0,16	5,38±0,13	5,30±0,16	1,03*	0,99	1,04*	0,024	0,176	-0,767	-5,595

\* comparação entre as medianas são estatisticamente significantes (p<0,05).

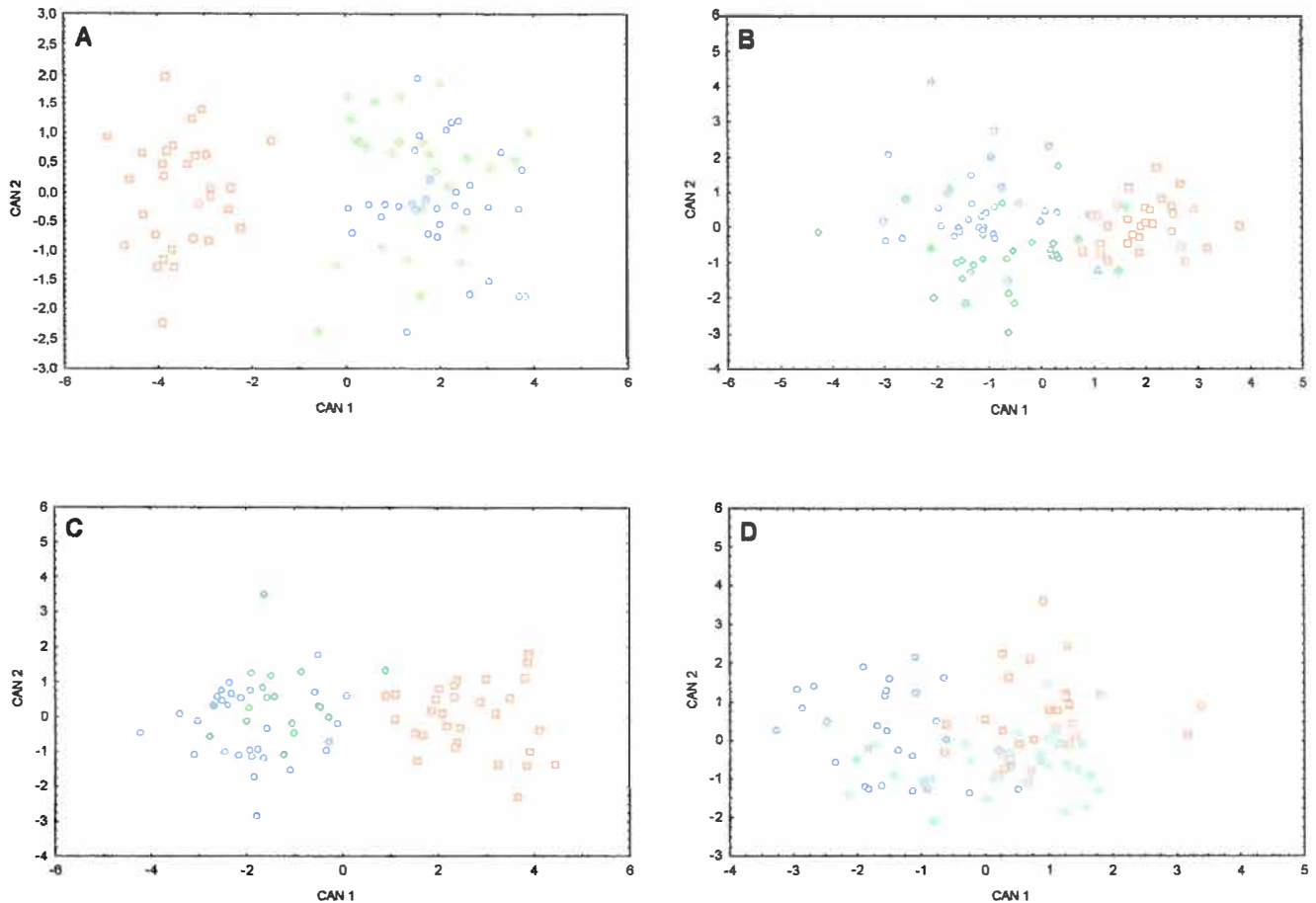


Figura 24 - Distribuição de rainhas (□), operárias (○) e intermediárias (◇) de *Brachygastra lecheguana*, em fase madura (A), de pré - enxameagem (B), de pós-enxameagem (C) e de estabelecimento (D), através da análise discriminante canônica, aplicada em 10 caracteres morfológicos.

#### 4.4.2 - Análise discriminante Stepwise

**Colônia em fase madura (Colônia Brale1):** após a análise discriminante stepwise (Tabela XLIX) observamos que quatro, dos 10 caracteres analisados, contribuíram significativamente ( $p < 0,05$ ) para o total de variância entre rainhas, operárias e intermediárias de *Brachygastra lecheguana* da colônia Brale1: comprimento alar (CA), altura do metassoma (AMS) e principalmente, largura do mesossoma (LM). De acordo com os dados encontrados na literatura (Jeanne & Fagen, 1974, Yamane *et al.*, 1983; Kojima & Kojima, 1994; Jeanne *et al.*, 1995; Hunt *et al.*, 1996; Jeanne, 1996) estas quatro variáveis foram testadas independentemente usando a análise de covariância; rainhas e operárias+intermediárias diferiram significativamente com o comprimento do mesoscutelo (CMe) como variável independente, sendo que o mais discriminante deles (AMS) foi plotado com esta variável (Tabela L, Figura 25(A)).

**Colônia em fase de pré-enxameagem (Colônia Brale2):** após a análise discriminante stepwise (Tabela XLIX) observamos que apenas um, dos 10 caracteres analisados, contribuíram significativamente ( $p < 0,05$ ) para o total de variância entre rainhas, operárias e intermediárias de *Brachygastra lecheguana* da colônia Brale2: a altura do metassoma. Esta variável foi testada independentemente usando a análise de covariância; rainhas e operárias+intermediárias diferiram significativamente com o comprimento do mesoscutelo (CMe) como variável independente e esta variável foi plotada com o comprimento do mesoscutelo como variável independente (Tabela L, Figura 25(B)).

**Colônia em fase de pós-enxameagem (Colônia Brale3):** após a análise discriminante stepwise (Tabela XLIX) observamos que três, dos 10 caracteres analisados, contribuíram significativamente ( $p < 0,05$ ) para o total de variância entre rainhas, operárias e intermediárias de *Brachygastra lecheguana* da colônia Brale3: largura da cabeça (LC), largura do pronoto (LP) e principalmente, altura do metassoma (AMS). Estas três variáveis foram testadas independentemente usando a análise de covariância; rainhas e operárias+intermediárias e apenas duas (AMS e LP) diferiram significativamente com o comprimento do mesoscutelo (CMe) como variável independente, sendo que o mais discriminante deles (AMS) foi plotado com esta variável (Tabela L, Figura 25(C)).

**Colônia em fase de estabelecimento (colônia Brale4) :** após a análise discriminante stepwise (Tabela XLIX) observamos que dois, dos 10 caracteres analisados, contribuíram significativamente ( $p < 0,05$ ) para o total de variância entre rainhas, operárias e intermediárias de *Brachygastra lecheguana* da colônia Brale4: largura da cabeça (LC), largura do pronoto (LP) e principalmente, altura do metassoma (AMS). Estas duas variáveis foram testadas independentemente usando a análise de covariância; rainhas e operárias+intermediárias diferiram significativamente com o comprimento do mesoscutelo (CMe) como variável independente, sendo que o mais discriminante deles (AMS) foi plotado com esta variável (Tabela L, Figura 25(D)).

Tabela XLIX – Dimorfismo entre rainhas, operárias e intermediárias de *Brachygratra lecheguana* baseada em 10 caracteres morfométricos utilizados na análise discriminante de regressão Stepwise (usando CMe como variável independente).

Fase colonial	Variável	Step	F	P
matura	LM*	1	95,50478	<0,000001
	AMS*	2	43,87667	0,000027
	CA*	3	39,76591	<0,000001
	LP*	4	34,04675	0,000685
	LG	5	27,65708	0,244866
pré - enxameagem	AMS*	1	19,50147	<0,000001
	LG	2	9,92263	0,148764
	LATII	3	7,63864	0,070730
	CA	4	6,37438	0,108294
	LM	5	5,57976	0,127995
	CME	6	4,93115	0,222129
pós- enxameagem	AMS*	1	85,94341	<0,000001
	LP*	2	9,12380	0,000291
	LC*	3	4,39152	0,015767
	CA	4	3,01184	0,055439
	LATII	5	2,76385	0,069841
	CME	6	1,97570	0,146321
	LM	7	1,46316	0,238595
estabelecimento	CA	2	3,71804	0,028132
	LP	3	2,62461	0,078136
	LM	4	2,15507	0,122043
	LG	5	1,55592	0,216875
	LATII	6	1,39424	0,253636

\* estatisticamente significantes ( $p < 0,05$ ).

Tabela L – Valores de F para a análise de covariância das quatro variáveis morfométricas (ver texto) em *Brachygratra lecheguana* usando CMe como variável independente .

Fase colonial	Variável	F	p
matura	AMS*	18,92580	<0,000001
	CP*	8,06452	0,000608
	LM*	9,17062	0,000241
	CA*	4,87232	0,009843
pré - enxameagem	AMS*	33,12917	<0,000001
pós-enxameagem	AMS*	69,90481	<0,000001
	LP*	46,97717	<0,000001
	LC	1,49122	0,231782
estabelecimento	AMS*	33,12917	0,000000
	CA*	12,52991	0,000016

\* estatisticamente significantes ( $p < 0,05$ ).



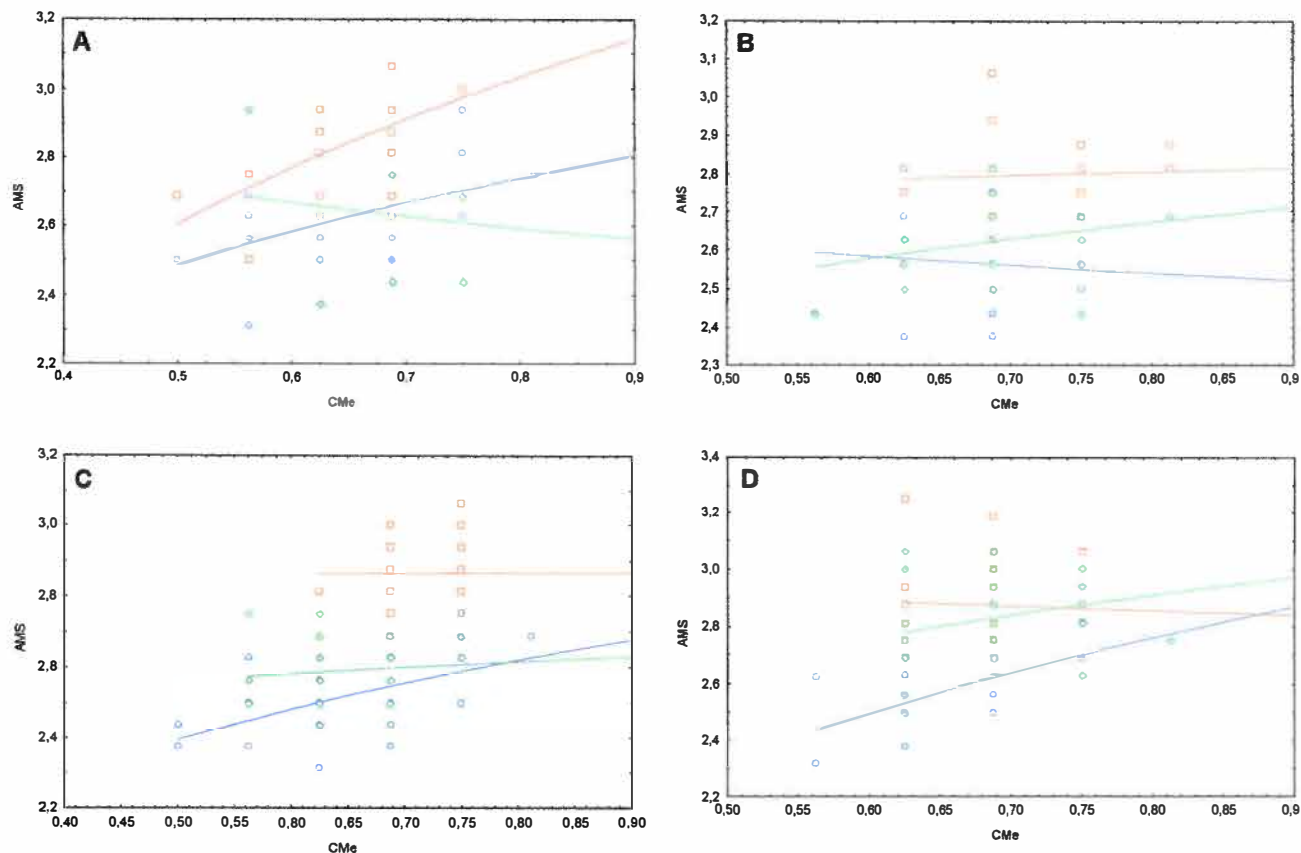


Figura 25 - Discriminação entre rainhas (□), operárias (○) e intermediárias (◇) de *Brachygastra lecheguana*, em fase madura (A), de pré - enxameagem (B), pós-enxameagem (C) e de estabelecimento (D), baseado em dois caracteres morfométricos.

#### 4.4.3 - Análise dos Componentes Principais (PCA)

Utilizando-se dos dados referentes à todas as operárias estudadas, a partir da análise dos componentes principais (PCA), extraíram-se 3 fatores, sendo que o primeiro abrangeu 51,7% da variância dos dados, o segundo 9,5% e o terceiro 7,6%. Portanto, com esta análise, avaliou-se 68,8% da variância total encontrada nas operárias de diferentes fases do ciclo colonial de *Brachygastra lecheguana*. Verifica-se a ocorrência de sobreposição nos grupos analisados, (colônias Brale1, Brale2, Brale3, e Brale4) sugerindo que não ocorre variação morfológica significativa das operárias nessas respectivas fases analisadas (Tabela LI, Figura 26).

No caso das intermediárias a partir da análise dos componentes principais avaliou-se 72,2% da variância total encontradas neste grupo (51,9% abrangida pelo primeiro fator, 11,6% pelo segundo e 8,7% pelo terceiro). Verifica-se a ocorrência de sobreposição nos grupos analisados, (colônias Brale1, Brale2, Brale3, e Brale4) com uma tendência das intermediárias da colônia Brale2 se distribuírem nos valores mais altos do Fator 1 e as da colônia Brale3 nos valores mais altos do Fator 2 (Tabela LI, Figura 26), sugerindo uma pequena variação morfológica das intermediárias das fases de pré e pós - enxameagem para as outras fases analisadas.

Nas rainhas, a partir da análise dos componentes principais, avaliou-se 56,9% da variância total encontradas neste grupo (32,8% abrangida pelo primeiro fator, 12,9% pelo segundo e 11,2% pelo terceiro). Nas rainhas de *Brachygastra lecheguana* ocorre apenas uma grande sobreposição nos grupos analisados (colônias Brale1, Brale2, Brale3, e Brale4), sugerindo a ocorrência de uma pequena variação morfológica nas rainhas de diferentes fases do ciclo colonial (Tabela LI, Figura 26).

Tabela LI - Correlação entre os componentes principais extraídos (1, 2 e 3) a partir dos dados logaritimizados das operárias, intermediárias e rainhas de *Brachygastra lecheguana*.

Caráter	Componentes Principais Extraídos								
	Operárias			Intermediárias			Rainhas		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
CC	0,144	0,219	-0,238	0,133	-0,382	0,214	0,189	-0,378	0,035
LC	0,156	-0,068	-0,231	0,152	-0,232	0,263	0,184	-0,270	0,166
LG	0,081	-0,752	0,690	0,084	-0,109	-0,965	0,139	0,187	0,262
LP	0,152	0,181	-0,095	0,166	0,011	-0,024	0,218	0,137	-0,061
LM	0,145	0,240	0,021	0,157	0,264	0,067	0,223	-0,241	-0,174
CMe	0,097	0,566	0,796	0,083	0,618	0,147	0,020	-0,149	-0,810
CME	0,158	-0,129	-0,127	0,150	-0,045	0,181	0,222	-0,094	0,129
AMS	0,124	-0,011	0,107	0,148	0,021	-0,168	0,131	0,372	0,043
LATII	0,153	-0,035	-0,187	0,140	0,331	-0,122	0,186	0,159	-0,006
CA	0,151	0,086	-0,106	0,142	-0,296	0,063	0,129	0,500	-0,298

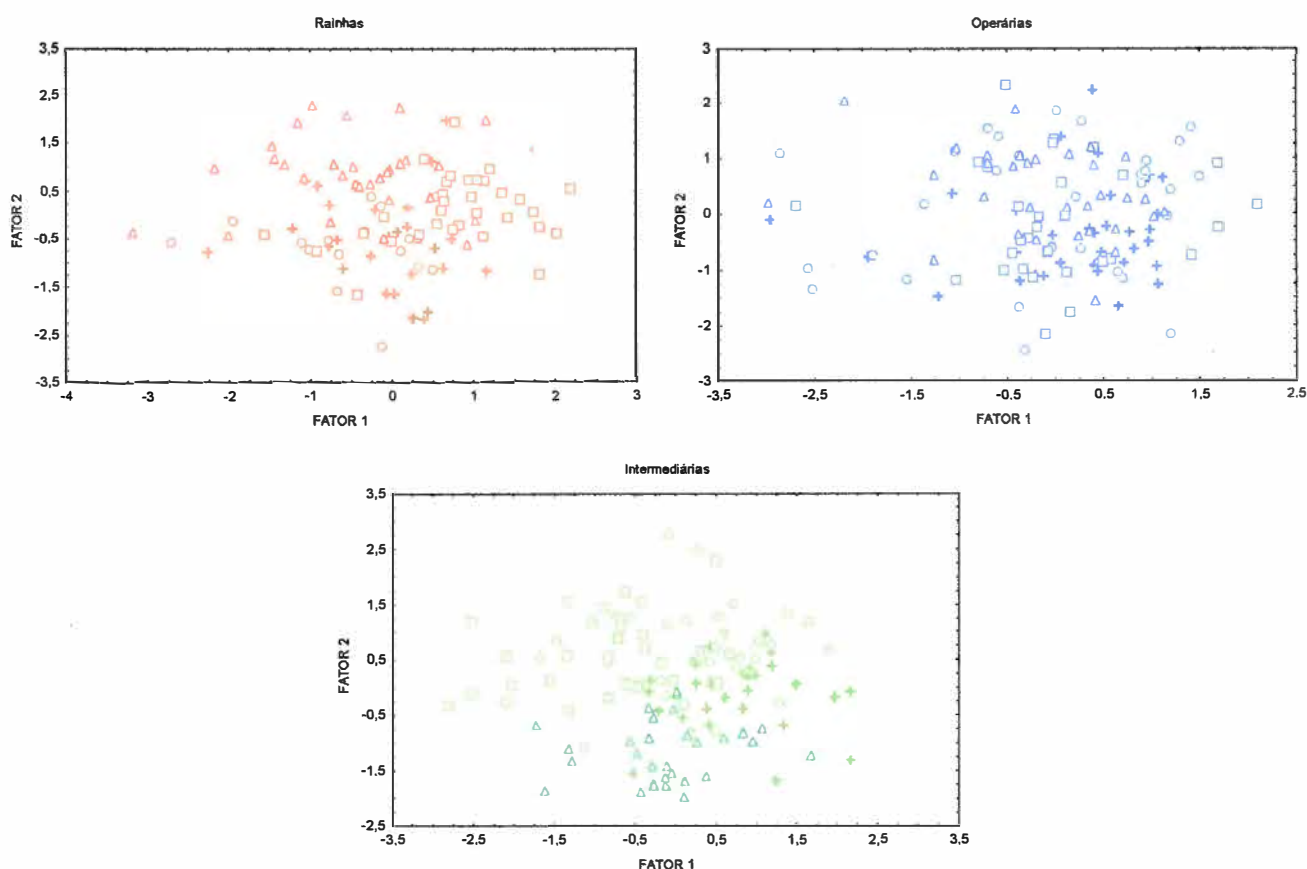


Figura 26 - - Esquematização gráfica da distribuição dos valores dos componentes principais para rainhas (vermelho), operárias (azul) e intermediárias(verde) de *Brachygastra lecheguana*: Brale1 (O); Brale2 (□); Brale3 (Δ) e Brale4(+).

#### 4.4.4 Distância Generalizada de Mahalanobis

As distâncias generalizadas de Mahalanobis ( $D^2$ ) de *Brachygastra lecheguana* podem ser vistas na Tabela LII.

Podemos observar que, de um modo geral, as maiores distâncias generalizadas de Mahalanobis são encontradas entre rainhas e operárias. Este fato também foi encontrado por Noll (1996) em *Polybia occidentalis* e *Polybia paulista*, por Machado *et al.* (1988) e Shima (2000) em *Brachygastra lecheguana*, por Baio (1998) em *Protopolybia sedula*. Além disso podemos observar em *Brachygastra lecheguana*, que as menores distâncias ocorrem em colônias do início e do final do ciclo colonial. Estes resultados indicam que as maiores rainhas estão presentes em maior frequência na fase madura, ao contrário do observado por Noll & Zucchi (2000) em *Polybia occidentalis* e *P. scutellaris* onde as maiores rainhas estavam concentradas nas fases finais do ciclo.

Tabela LII - Distância generalizada de Mahalanobis encontradas nas colônias de *Brachygastra lecheguana*.

Fase colonial	Código da colônia	Rainha - Operária	Rainha - Intermediária	Operária - Intermediária
maturo	Brale1	31,1760*	25,2073*	0,5292
pré- enxameagem	Brale2	10,5977*	8,1257*	1,3868
pós enxameagem	Brale3	20,4651*	18,0572*	0,8341
estabelecimento	Brale4	5,6645*	1,4737*	4,1055*

\* valor significativo ao nível de  $p < 0,05$

## 5.- *Pseudopolybia vespiceps*

### 5.1 - Ciclo Colonial.

As Tabelas LIII e LIV apresentam em que estágio do ciclo colonial encontravam-se as colônias de *Pseudopolybia vespiceps*. Tabela LIII mostra que as colônias de *Pseudopolybia vespiceps* (Pv2, Pv3 e Pv4) analisadas inserem-se em três das 6 fases propostas. A colônia Pv2 foi classificada como em fase de pré enxameagem. A colônia Pv3 foi classificada como em fase estabelecimento. A colônia Pv4 foi classificada como em fase matura.

Tabela LIII- Características gerais dos ninhos de *Pseudopolybia vespiceps* estudados.

Fase colonial	numero de favos	n°. e (%) de células vazias	n°. e (%) de células com ovos	n°. e (%) de células com larvas	n°. e (%) de células com pupas	n°. total de células	gerações produzidas por células
Pré-enxameagem (Pv2)	7	156 (11,44)	220 (16,13)	415 (30,43)	573 (42,00)	1364	2
Estabelecimento (Pv3)	2	18 (18,14)	56 (53,33)	31 (29,53)	0	105	0
Matura (Pv4)	6	33 (4,64)	242 (34,04)	235 (33,05)	201 (28,27)	711	1

Tabela LIV- Composição populacional das colônias de *Pseudopolybia vespiceps*.

Fase colonial	Fêmeas			n°. e (%) de Machos	Total
	n°. e (%) de Operárias	n°. e (%) de Intermediária	n°. e (%) de Rainhas		
Pré-enxameagem (Pv2)	100 (24,51)	103 (25,25)	130 (31,86)	75 (18,38)	408
Estabelecimento (Pv3)	30 (52,63)	19 (33,33)	2 (3,51)	6 (10,53)	57
Matura (Pv4)	256 (44,52)	237 (41,22)	82 (14,26)	0	575

### 5.2 - Classificação das fêmeas de *Pseudopolybia vespiceps*.

#### 5.2.1 - Desenvolvimento ovariano e inseminação.

Os resultados obtidos quanto ao desenvolvimento ovariano das fêmeas das colônias de *Pseudopolybia vespiceps* analisadas, são mostrados na Figura 27.

Verifica-se pela Figura 27 que os ovários padrão A apresentam ovariolos atrofiados; os ovários padrão B, ovariolos com oócitos em desenvolvimento; os ovários padrão C, ovariolos ligeiramente alargados com oócitos em fase final de vitelogênese e; os ovários padrão D, ovariolos muito desenvolvidos com oócitos maduros de tamanho suficiente para postura.

As fêmeas que não apresentaram espermatozoides na espermateca e evidenciaram ovários padrão A, foram consideradas operárias. As fêmeas não inseminadas e com padrões ovarianos B ou C foram classificadas como intermediárias. As fêmeas que continham espermatozoides na espermateca e ovários padrão D, foram classificadas como rainhas.

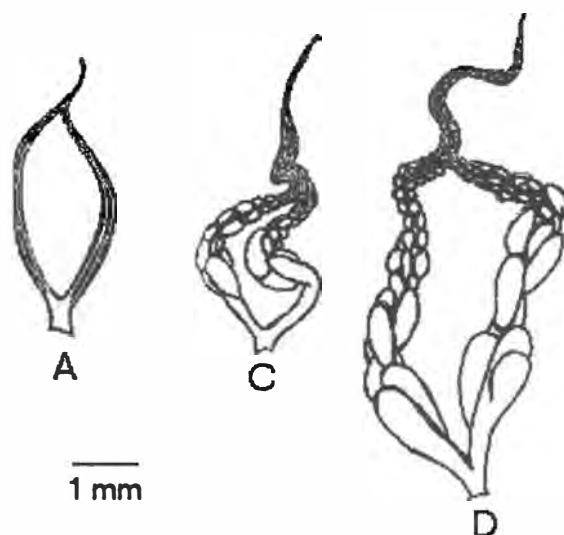


Figura 27 - Representação esquemática dos padrões de desenvolvimento ovariano encontrados em *Pseudopolybia vespiceps*. A - Operárias; C - Intermediárias; D - rainhas.

### 5.3 - Idade relativa dos adultos.

A idade relativa dos indivíduos em *Pseudopolybia vespiceps* foi determinada pela pigmentação progressiva do apódema transversal dos esternitos. Os esquemas, cuja seqüência indicam a idade progressiva dos indivíduos encontram-se na Figura 4: AC (amarelo claro), MC (marrom claro), ME (marrom escuro) e Pr (preto) que indicam a idade progressiva, ou seja, desde indivíduos jovens (AC) até os mais idosos (Pr).

Com a finalidade de verificarmos a distribuição das idades das fêmeas inseminadas e não inseminadas (rainhas e operárias + intermediárias, respectivamente) de acordo com a pigmentação progressiva do apódema transversal dos esternitos, construímos a Figura 28.

A análise de cada uma das fases coloniais estudadas separadamente evidenciou as seguintes características:

- Estabelecimento: Pv3, alta porcentagem de rainhas, intermediárias e operárias jovens (AC e MC).
- Madura: Pv4, com alta porcentagem de operárias e intermediárias jovens e rainhas de todas as idades.
- Pré-enxameagem: Pv2, grande porcentagem de rainhas jovens (MC);

De acordo com estes resultados podemos supor que o início do ciclo colonial (estabelecimento) é caracterizado em *Pseudopolybia vespiceps* por rainhas, intermediárias e operárias jovens. Segue-se então uma produção, pela(s) próxima(s) geração(ões), de operárias e intermediárias(fase madura) até uma produção de novas rainhas.

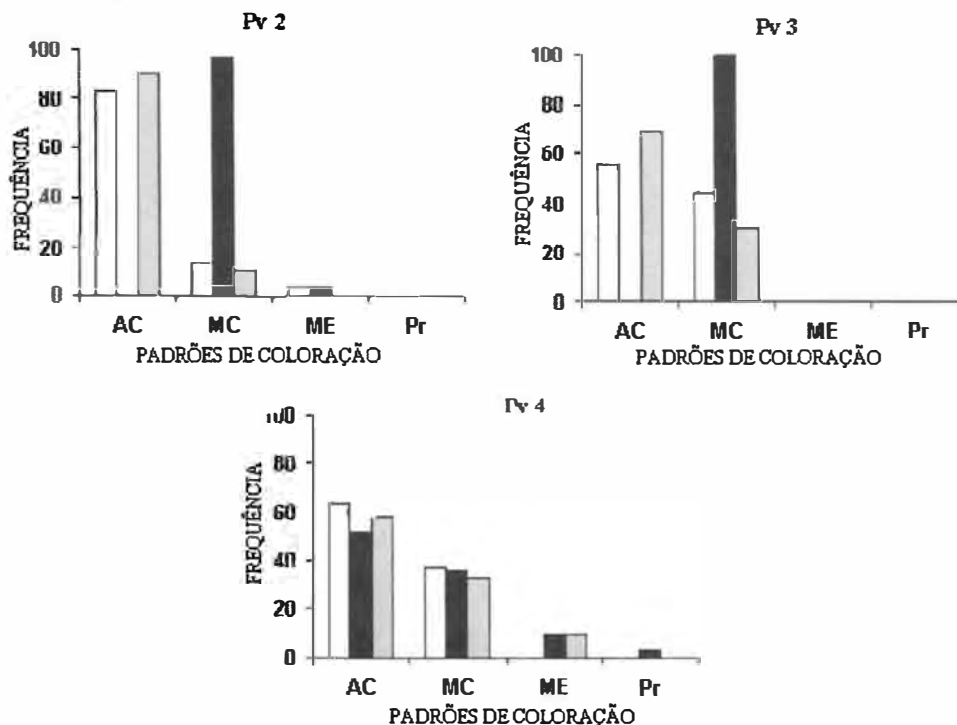


Figura 28 - Frequência de rainhas (barras pretas), operárias(barras brancas) e intermediárias (barras cinzas) de acordo com os padrões de coloração do apódema transversal do 4º esternito gastral observados em *Pseudopolybia vespiceps* nas diferentes fases do ciclo colonial. AC - amarelo claro, MC - marrom claro, ME - marrom escuro e Pr - preto.

## 5.4 - Análises Morfométricas

### 5.4.1 Análise Discriminante Canônica

**Colônia em fase de pré-enxameagem (Colônia Pv2):** de acordo com os dados da Tabela LV, as duas variáveis canônicas podem ser calculadas com as seguintes equações:

$$CAN_1: -1,815 (CC - 2,82) + 1,528 (DMI - 1,68) - 4,754 (CMt - 0,74) + 4,595 (CP - 1,62) - 4,287 (AMS - 3,07) + 0,708 (CpTI - 2,21) + 0,148 (ABTI - 0,53) + 1,650 (CpTII - 2,70) - 6,351 (LATII - 3,67) - 10,888 (NH - 0,54)$$

$$CAN_2: -3,330 (CC - 2,82) - 7,808 (DMI - 1,68) - 10,214 (CMt - 0,74) - 3,933 (CP - 1,62) - 0,0802 (AMS - 3,07) - 0,530 (CpTI - 2,21) - 0,680 (ABTI - 0,53) - 7,882 (CpTII - 2,70) + 6,488 (LATII - 3,67) - 0,183 (NH - 0,54)$$

Pela análise da Tabela LV, observamos que o número de hâmulos (NH), a largura apical do segundo tergito gastral (LATII) e, principalmente, a altura do metassoma (AMS) são importantes para a determinação da primeira variável canônica ( $CAN_1$ ) enquanto o comprimento do metanoto (CMt), a largura apical do segundo tergito gastral (LATII) e, principalmente, o comprimento do segundo tergito gastral (CpTII) são importantes para a determinação da segunda variável canônica ( $CAN_2$ ).

Podemos notar que na Figura 29(A) as fêmeas tem ampla distribuição em ambas variáveis canônicas ( $CAN_1$  E  $CAN_2$ ) com uma tendência de as rainhas encontram-se distribuírem-se nos valores mais baixos de  $CAN_2$ , as operárias nos valores mais baixos e intermediárias em valores medianos, com uma grande área de sobreposição.

A razão das médias entre os 3 grupos representadas na Tabela LV, mostra que 9 caracteres são maiores em rainhas que em operárias e 8 maiores que em intermediárias. Já as intermediárias possuíram 4 caracteres de medidas iguais 6 maiores em relação aos das operárias.

**Colônia em fase de estabelecimento (Colônia Pv3):** as duas variáveis canônicas (número de grupos estabelecidos menos 1) podem ser calculados a partir dos resultados apresentados na Tabela LVI com as seguintes equações:

$$CAN_1: 2,071 (CC - 2,82) - 21,731 (DMI - 1,71) - 3,275 (CMT - 0,76) + 4,281 (CP - 1,69) - 3,559 (AMS - 2,94) + 12,267 (CPTI - 2,29) + 0,022 (ABTI - 0,58) - 1,684 (CPTII - 2,84) - 0,541 (LATII - 3,58) - 3,816 (NH - 0,54)$$

$$CAN_2: -9,643 (CC - 2,82) + 6,413 (DMI - 1,71) - 15,879 (CMT - 0,76) + 6,478 (CP - 1,69) - 2,190 (AMS - 2,94) - 1,312 (CPTI - 2,29) + 4,273 (ABTI - 0,58) + 3,623 (CPTII - 2,84) + 0,673 (LATII - 3,58) - 0,175 (NH - 0,54)$$

Pela análise da Tabela LVI, observamos que a altura do metassoma (AMS), distância mínima interorbital (dmi) e, principalmente o comprimento do primeiro tergito gastral (CpTI) são importantes para a determinação da primeira variável canônica ( $CAN_1$ ), enquanto que o comprimento do propódeo (CP), o comprimento da cabeça (CC) e, principalmente, o comprimento do primeiro tergito gastral (CpTI) são importantes para a determinação da segunda variável canônica ( $CAN_2$ ).

Podemos notar na Figura 29(B) que as rainhas encontram-se distribuídas nos valores mais baixos de  $CAN_1$  e as operárias e intermediárias encontram-se nos valores mais altos. Com relação à segunda variável ( $CAN_2$ ) todas as fêmeas tem uma ampla distribuição.

Observa-se através da Tabela LVI, que as rainhas apresentam 7 caracteres maiores que em operárias (um igual e dois menores) e 6 maiores que em intermediárias (dois iguais e dois menores). Já a razão das médias entre intermediárias e operárias mostra que as primeiras possuíram quatro caracteres de medidas maiores que as operárias, três iguais e três menores.

**Colônia em fase de matura (Colônia Pv4):** de acordo com os dados da Tabela LVII as duas variáveis canônicas podem ser calculadas com as seguintes equações:

$$CAN_1: 5,996 (CC - 2,83) - 1,482 (DMI - 1,67) + 12,508 (CMT - 0,74) - 6,203 (CP - 1,67) + 3,671 (AMS - 2,78) + 0,070 (CPTI - 2,18) + 15,792 (ABTI - 0,52) - 2,987 (CPTII - 2,73) - 2,987 (LATII - 3,50) + 0,430 (NH - 0,52)$$

$$CAN_2: -9,579 (CC - 2,83) + 6,056 (DMI - 1,67) - 5,198 (CMT - 0,74) - 4,878 (CP - 1,67) + 1,536 (AMS - 2,78) + 14,193 (CPTI - 2,18) - 5,238 (ABTI - 0,52) + 2,011 (CPTII - 2,73) - 1,357 (LATII - 3,50) + 0,299 (NH - 0,52)$$

Pela análise da Tabela LVII, observamos que a altura do metassoma (AMS) a altura basal do primeiro tergito gastral (ABTI) e, principalmente o comprimento do metanoto (CMt) são importantes para a determinação da primeira variável canônica ( $CAN_1$ ); enquanto que, o comprimento do propódeo (CP), o comprimento da cabeça (CC) e, principalmente o comprimento do primeiro tergito gastral (CpTI) são importantes para a determinação da segunda variável canônica ( $CAN_2$ ).

A Figura 29(C) mostra uma ampla distribuição dos grupos tanto em  $CAN_1$  quanto em  $CAN_2$  com uma grande área de sobreposição.

A razão das médias entre rainhas e operárias (Tabela LVII), mostra que apenas quatro caracteres são maiores em rainhas que em operárias, 5 iguais e um menor. A razão das médias entre rainhas e intermediárias, mostra que as primeiras possuíram quatro caracteres de medidas maiores 5 iguais e um menor em relação às últimas. Já a razão das médias entre intermediárias e operárias mostra que as intermediárias possuíram três caracteres de medidas maiores que as operárias, 6 iguais e um menor.



Tabela LV- Médias, razão das médias entre rainhas, intermediárias e operárias, média total e valores de CAN<sub>1</sub> e CAN<sub>2</sub> de 10 caracteres usados para a discriminação das castas de *Pseudopolybia vespiceps* em fase de pré – enxameagem (Pv2).

Caráter	Médias (mm)				Razão			CAN <sub>1</sub>		CAN <sub>2</sub>	
	Rainhas (n = 30)	Operárias (n = 30)	Intermediária (n = 30)	Total (n = 90)	Rainha / Operária	Rainha / Intermed.	Intermed./ Operária	Padroni- zado	Bruto	Padroni- zado	Bruto
CC	2,84±0,04	2,81±0,05	2,82±0,07	2,82±0,05	1,01*	1,01	1,00	-0,106	-1,815	-0,195	-3,330
dmi	1,69±0,03	1,67±0,04	1,67±0,04	1,68±0,04	1,01*	1,01	1,00	0,065	1,528	-0,337	-7,808
CMt	0,75±0,03	0,73±0,03	0,74±0,03	0,74±0,03	1,03	1,01	1,01	-0,174	-4,754	-0,374	-10,214
CP	1,62±0,06	1,62±0,05	1,62±0,08	1,62±0,06	1,00	1,00	1,00	0,316	4,595	-0,270	-3,933
AMS	3,21±0,18	2,92±0,18	3,06±0,19	3,07±0,22	1,10*	1,05*	1,05*	-0,804	-4,287	-0,015	-0,0802
CpTI	2,23±0,06	2,19±0,07	2,21±0,06	2,21±0,07	1,02*	1,01	1,01	0,049	0,708	-0,037	-0,530
ABTI	0,54±0,04	0,53±0,03	0,54±0,04	0,53±0,04	1,02	1,00	1,02	0,006	0,148	-0,029	-0,680
CpTII	2,72±0,09	2,70±0,08	2,69±0,09	2,70±0,09	1,01	1,01	1,00	0,150	1,650	-0,718	-7,882
LATII	3,71±0,07	3,61±0,08	3,67±0,10	3,67±0,09	1,03*	1,01	1,02*	-0,565	-6,351	0,577	6,488
NH	0,55±0,05	0,52±0,03	0,54±0,04	0,54±0,04	1,06*	1,02	1,04	-0,503	-10,888	-0,008	-0,183

\*comparação entre as medianas são estatisticamente significantes (p<0,05).

Tabela LVI - Médias, razão das médias entre rainhas, intermediárias e operárias, média total e valores de CAN<sub>1</sub> e CAN<sub>2</sub> de 10 caracteres usados para a discriminação das castas de *Pseudopolybia vespiceps* em fase de estabelecimento (Pv3).

Caráter	Médias (mm)				Razão			CAN <sub>1</sub>		CAN <sub>2</sub>	
	Rainhas (n = 2)	Operárias (n = 30)	Intermediária (n = 19)	Total (n = 51)	Rainha / Operária	Rainha / Intermed.	Intermed./ Operária	Padroni- zado	Bruto	Padroni- zado	Bruto
CC	2,93±0,00	2,90±0,04	2,93±0,06	2,91±0,05	1,01	1,00	1,01	0,116	2,071	-0,5443	-9,643
dmi	1,78±0,04	1,71±0,03	1,71±0,03	1,71±0,03	1,00	1,00	1,00	-0,749	-21,731	0,221	6,413
CMt	0,81±0,09	0,76±0,07	0,77±0,05	0,76±0,06	1,07	1,05	1,01	-0,222	-3,275	-1,080	-15,879
CP	1,75±0,08	1,70±0,10	1,69±0,09	1,69±0,09	1,01	1,01	1,00	0,430	4,281	0,651	6,478
AMS	3,15±0,04	2,91±0,13	2,97±0,14	2,94±0,14	1,08*	1,06	1,02	-0,501	-3,559	-0,308	-2,190
CpTI	2,21±0,04	2,29±0,07	2,29±0,05	2,29±0,06	0,97	0,97	1,00	0,839	12,267	-0,089	-1,312
ABTI	0,56±0,00	0,59±0,06	0,57±0,05	0,58±0,05	0,95	0,98	0,97	0,001	0,022	0,257	4,273
CpTII	2,93±0,00	2,84±0,12	2,81±0,13	2,84±0,013	1,03	1,04	1,01	-0,220	-1,684	0,474	3,623
LATII	3,78±0,04	3,65±0,09	3,45±0,07	3,58±0,07	1,04	1,10	0,95	-0,242	-5,541	0,302	0,673
NH	0,56±0,08	0,54±0,05	0,53±0,04	0,54±0,04	1,04	1,06	0,98	-0,190	-3,816	-0,008	-0,175

\*comparação entre as medianas são estatisticamente significantes (p<0,05).

Tabela LVII - Médias, razão das médias entre rainhas, intermediárias e operárias, média total e valores de CAN<sub>1</sub> e CAN<sub>2</sub> de 10 caracteres usados para a discriminação das castas de *Pseudopolybia vespiceps* em fase matura (Pv4).

Caráter	Médias (mm)				Razão			CAN <sub>1</sub>		CAN <sub>2</sub>	
	Rainhas (n = 30)	Operárias (n = 30)	Intermediária (n = 30)	Total (n = 90)	Rainha / Operária	Rainha / Intermed.	Intermed./ Operária	Padroni- zado	Bruto	Padroni- zado	Bruto
CC	2.84±0.05	2.83±0.04	2.82±0.05	2.83±0.04	1,00	1,01	1,00	0,298	5,996	-0,477	-9,579
dmi	1.67±0.03	1.67±0.03	1.67±0.03	1.67±0.03	1,00	1,00	1,00	-0,051	-1,482	0,210	6,056
CMt	0.75±0.05	0.73±0.05	0.73±0.05	0,74±0.05	1,03	1,03	1,00	0,668	12,508	-0,277	-5,198
CP	1,66±0,01	1,68±0,07	1,67±0,07	1,67±0,07	0,99	0,99	0,99	-0,456	-6,203	-0,359	-4,878
AMS	2.83±0.18	2.73±0.11	2.78±0.17	2.78±0.16	1,04*	1,02	1,02	0,579	3,671	0,242	1,536
CpTI	2.18±0.05	2.16±0.07	2.19±0.07	2.18±0.07	1,01	1,00	1,01	0,004	0,070	1,001	14,193
ABTI	0.54±0.04	0.51±0.04	0.51±0.03	0.52±0.04	1,06*	1,06*	1,00	0,646	15,792	-0,214	-5,238
CpTII	2.73±0.10	2.73±0.08	2.74±0.09	2.73±0.09	1,00	1,00	1,00	-0,286	-2,987	0,192	2,011
LATII	3,50±0,16	3,49±0,13	3,51±0,11	3,50±0,13	1,00	1,00	1,01	-0,085	-0,603	-0,191	-1,357
NH	0.52±0.04	0.52±0.04	0.52±0.04	0.52±0.04	1,00	1,00	1,00	0,019	0,430	0,013	0,299

\* comparação entre as medianas são estatisticamente significantes (p<0,05).

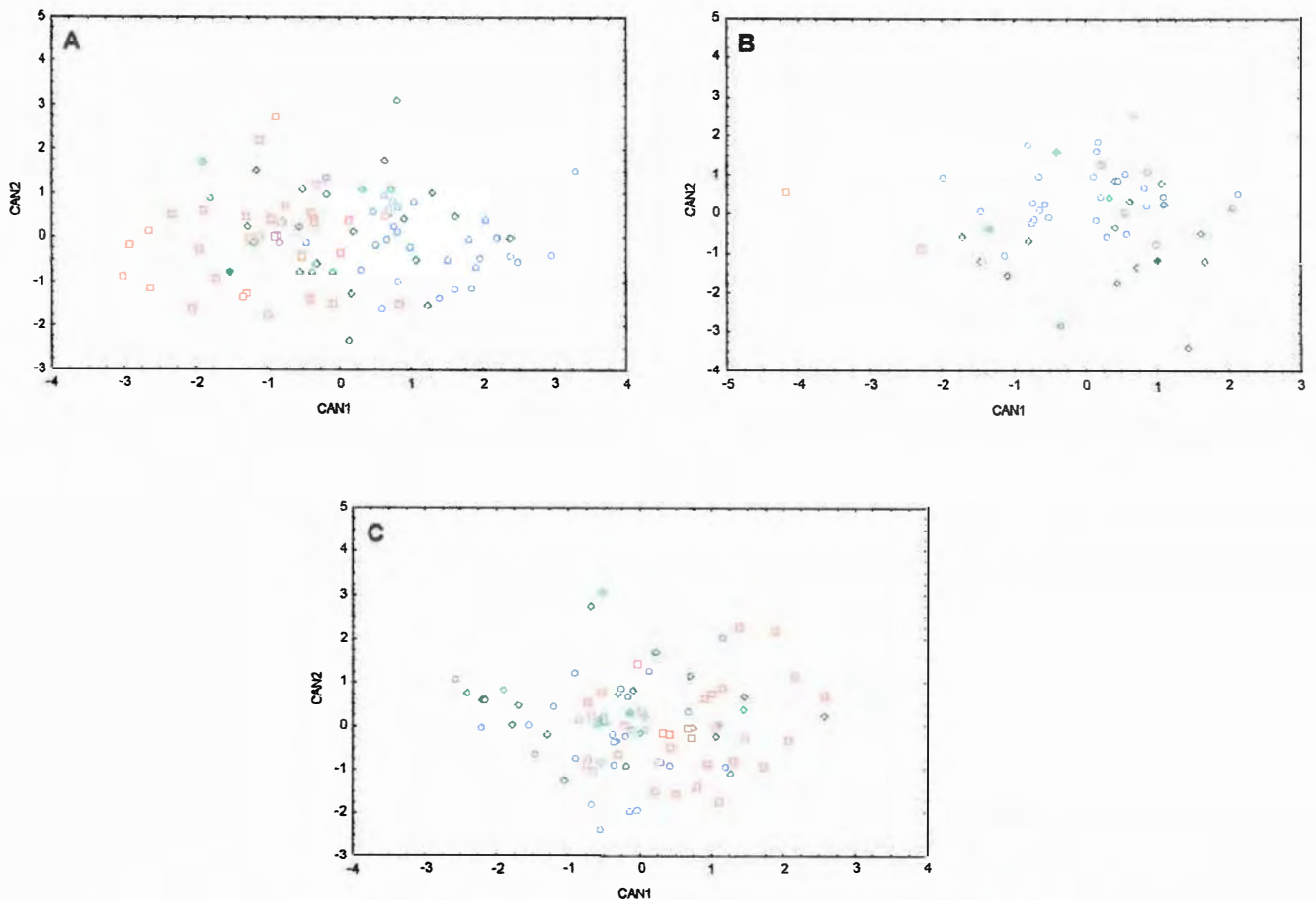


Figura 29 - Distribuição de rainhas (□), operárias (○) e intermediárias (●) de *Pseudopolybia vespiceps*, em fase de pré - enxameagem (A), a estabelecimento (B) e matura (C), através da análise discriminante canônica.

#### 5.4.2 - Análise discriminante Stepwise

**Colônia em fase de pré-enxameagem (Colônia Pv2):** após a análise discriminante stepwise (Tabela LVIII) observamos que três, dos 10 caracteres analisados, contribuíram significativamente ( $p < 0,05$ ) para o total de variância entre rainhas, operárias e intermediárias de *Pseudopolybia vespiceps* da colônia Pv2: número de hêmulos (NH), largura apical do segundo tergito gastral (LATII) e, principalmente, altura do metassoma (AMS). De acordo com os dados encontrados na literatura (Jeanne & Fagen, 1974, Yamane *et al.*, 1983; Kojima & Kojima, 1994; Jeanne *et al.*, 1995; Hunt *et al.*, 1996; Jeanne, 1996) as variáveis também foram testadas independentemente usando a análise de covariância; rainhas e operárias+intermediárias diferiram significativamente com o comprimento do propódeo (CP) como variável independente, sendo que o mais discriminante deles (AMS) foi plotado com esta variável (Tabela LIX, Figura 30(A)).

**Colônia em fase de pré-enxameagem (Colônia Pv3):** após a análise discriminante stepwise (Tabela LVIII) observamos que apenas dois, dos 10 caracteres analisados, contribuíram significativamente ( $p < 0,05$ ) para o total de variância entre rainhas, operárias e intermediárias *Pseudopolybia vespiceps* (colônia Pv3): o comprimento do primeiro tergito gastral (CpTII) e a distância mínima interorbital (dmi). As variáveis também foram testadas independentemente usando a análise de covariância;

rainhas e operárias+intermediárias não diferiram significativamente com o comprimento do propódeo (CP) como variável independente, sendo que (AMS) foi plotado com esta variável (Tabela LIX, Figura 30(B)).

**Colônia em fase de matura (Colônia Pv4):** após a análise discriminante stepwise (Tabela LVIII) observamos que dois, dos 10 caracteres analisados, contribuíram significativamente ( $p < 0,05$ ) para o total de variância entre rainhas, operárias e intermediárias de *Pseudopolybia vespiceps*: altura basal do primeiro tergito gastral (ABTI) e principalmente, altura do metassoma (AMS). Todas as variáveis também foram testadas independentemente usando a análise de covariância; rainhas e operárias+intermediárias e as mesmas duas (ABTI e AMS) diferiram significativamente com o comprimento do propódeo (CP) como variável independente, sendo que o caracter (AMS) foi plotado com esta variável (Tabela LIX, Figura 30(C)).

Tabela LVIII – Dimorfismo entre rainhas, operárias e intermediárias de *Pseudopolybia vespiceps* baseada em 10 caracteres morfométricos utilizados na análise discriminante de regressão Stepwise.

<i>Fase colonial</i>	<i>Variável</i>	<i>Step</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Pré-enxameagem (Pv2)	AMS*	1	19,49756	<0,000001
	LATII*	2	5,21016	0,007292
	NH*	3	4,86661	0,009948
	CP	4	1,86463	0,161237
Estabelecimento (Pv3)	Dmi*	1	3,466779	0,039236
	CPTI*	2	3,429585	0,040710
	AMS	3	2,406716	0,101373
	CC	4	1,174321	0,318319
Matura (Pv4)	ABTI*	1	3,289136	0,041973
	AMS*	2	2,611273	0,079257
	CMT	3	2,182516	0,119037
	CPTI	4	2,018302	0,139275
	CP	5	1,892096	0,157201
	CC	6	1,043669	0,356790

\* estatisticamente significantes ( $p < 0,05$ ).

Tabela LIX – Valores de F para a análise de covariância das quatro variáveis morfométricas (ver texto) em *Pseudopolybia vespiceps* usando CP como variável independente .

<i>Fase colonial</i>	<i>Variável</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Pré-enxameagem (Pv2)	AMS*	20,71625	<0,000001
	LATII*	10,08451	0,000115
	NH*	3,23183	0,044272
Estabelecimento (Pv3)	dmi	3,090090	0,054850
	AMS	2,937598	0,062788
	CMt	2,125762	0,130674
Matura (Pv4)	ABTI*	3,390599	0,038252
	AMS*	3,140005	0,048284
	CPTI	2,541337	0,084663

\* estatisticamente significantes ( $p < 0,05$ ).

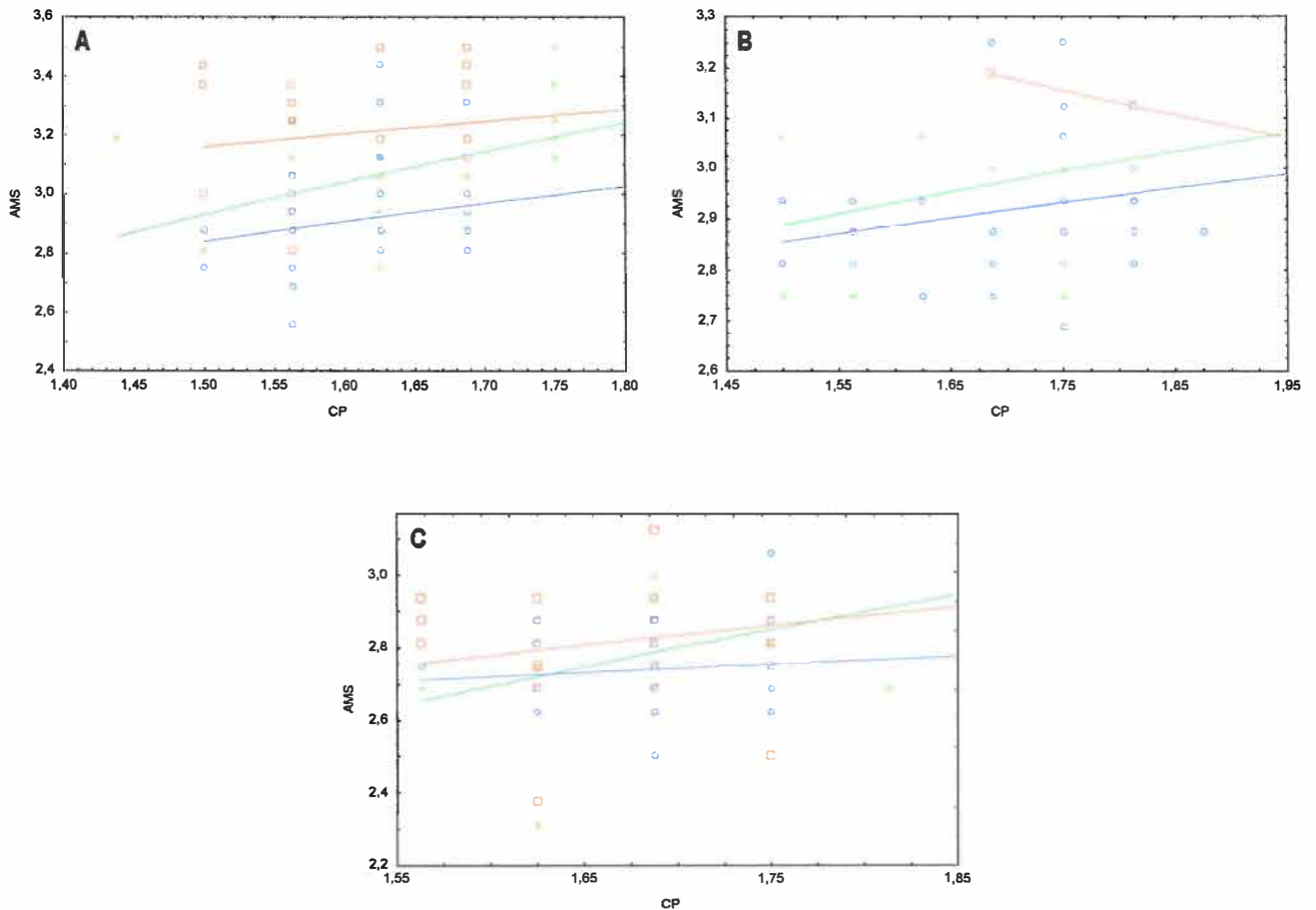


Figura 30 - Discriminação entre rainhas (□), operárias (○) e intermediárias (◇) de *Pseudopolybia vespiceps*, em fase de pré - enxameagem (A), a estabelecimento (B) e matura (C), baseado em dois caracteres morfométricos.

#### 5.4.3 - Análise dos Componentes Principais (PCA)

Utilizando-se dos dados referentes à todas as operárias estudadas, a partir da análise dos componentes principais (PCA), extraíram-se 3 fatores, sendo que o primeiro abrangeu 36,2% da variância dos dados, o segundo 14,8% e o terceiro 11,9%. Portanto, com esta análise, avaliou-se 62,9% da variância total encontrada nas operárias de diferentes fases do ciclo colonial de *Pseudopolybia vespiceps*. Verifica-se a ocorrência de sobreposição nos grupos analisados, com uma tendência das operárias de Pv3 se distribuírem nos valores mais altos do FATOR1, sugerindo que ocorre uma pequena variação morfológica entre as operárias da fase de estabelecimento para as outras fases analisadas (Tabela LX, Figura 31).

No caso das intermediárias a partir da análise dos componentes principais avaliou-se 54,4% da variância total encontradas neste grupo (29,8% abrangida pelo primeiro fator, 14,1% pelo segundo e 10,5% pelo terceiro). Verifica-se a ocorrência de uma grande sobreposição nos grupos analisados, (colônias Pv2, Pv3 e Pv4) (Tabela LX, Figura 31), sugerindo uma pequena variação morfológica entre as intermediárias das diferentes fases analisadas.

Nas rainhas, a partir da análise dos componentes principais, avaliou-se 52,1% da variância total encontradas neste grupo (24,1% abrangida pelo primeiro fator, 17,1% pelo segundo e 10,9% pelo terceiro). Nas rainhas de *Pseudopolybia vespiceps* ocorre apenas uma pequena área de sobreposição dos grupos analisados (colônias Pv2, Pv3 e Pv4), sugerindo a ocorrência de uma grande variação morfológica nas rainhas de diferentes fases do ciclo colonial (Tabela LX, Figura 31).

Tabela LX - Correlação entre os componentes principais extraídos (1, 2 e 3) a partir dos dados logaritimizados das operárias de *Pseudopolybia vespiceps*.

Caráter	Componentes Principais Extraídos								
	Operárias			Intermediárias			Rainhas		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
CC	0,174	0,301	0,106	0,243	0,150	0,017	0,083	0,269	0,260
dmi	0,205	0,036	-0,146	0,219	-0,100	-0,283	0,254	0,018	0,267
CP	0,154	-0,365	0,101	0,200	0,-205	-0,009	-0,005	0,352	0,377
ABTI	0,096	0,405	0,373	0,116	0,454	-0,282	0,043	-0,225	0,569
CpTI	0,227	0,065	0,007	0,248	0,007	-0,209	0,277	-0,046	-0,261
AMS	0,120	0,147	-0,530	0,139	0,139	-0,171	0,178	-0,322	-0,067
CMt	0,144	-0,463	-0,103	0,210	-0,056	0,380	0,165	0,319	-0,419
CpTII	0,193	-0,094	0,126	0,218	-0,102	0,497	0,212	0,315	0,104
LATII	0,195	0,112	-0,180	-0,001	-0,478	0,064	0,333	-0,126	-0,073
NH	0,085	0,-140	0,559	-0,035	0,400	0,561	0,212	-0,105	0,208

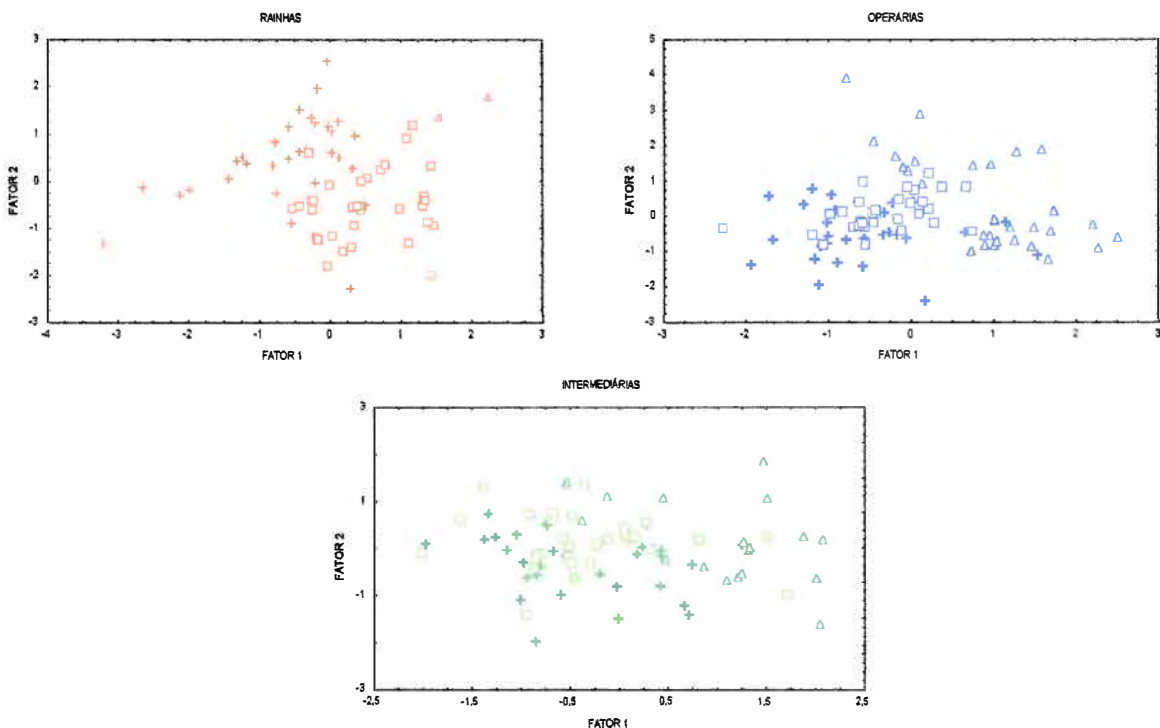


Figura 31 - Esquematização gráfica da distribuição dos valores dos componentes principais para rainhas (vermelho), operárias (azul) e intermediárias(verde) de *Pseudopolybia vespiceps*: Pv2 (□); Pv3 (Δ) e Pv4(+).

#### 5.4.4. - Distância Generalizada de Mahalanobis

As distâncias generalizadas de Mahalanobis ( $D^2$ ) de *Pseudopolybia vespiceps* podem ser vistas na Tabela LXI.

Podemos observar que, de um modo geral, as maiores distâncias generalizadas de Mahalanobis são encontradas entre rainhas e operárias+intermediárias. Este fato também foi encontrado por Noll (1996) em *Polybia occidentalis* e *Polybia paulista*, por Shima (1991) em *Brachygastra lecheguana* e *Polybia ignobilis.*, por Baio (1998) em *Protopolybia sedula*. Interessante o fato de que Shima *et al.* (1998) observaram em uma colônia da mesma espécie, mais similaridade entre rainhas e operárias (0,99) que entre rainhas e intermediárias (1,51) e operárias e intermediárias (1,12). Além disso podemos observar em *Pseudopolybia vespiceps*, que as menores distâncias ocorrem em colônias no final do ciclo colonial. Estes resultados indicam que as maiores rainhas estão presentes em maior frequência nas fases finais do ciclo como o observado por Noll & Zucchi (2000) em *Polybia occidentalis* e *P. scutellaris* onde as maiores rainhas estavam concentradas nas fases finais do ciclo.

Tabela LXI - Distância generalizada de Mahalanobis encontradas nas colônias de *Pseudopolybia vespiceps*.

Fase colonial	Código da colônia	Rainha - Operária	Rainha - Intermediária	Operária - Intermediária
Pré-enxameagem	Pv2	5,309288*	1,316956	1,623288*
estabelecimento	Pv3	12,20065	12,71217	1,32438
matura	Pv4	1,461144	1,199059	,525492

\* valor significativo ao nível de  $p < 0,05$

6 - *Protonectarina sylveirae*

## 6.1 - Ciclo Colonial.

As Tabelas LXII e LXIII apresentam em que estágio do ciclo colonial encontravam-se as colônias de *Protonectarina sylveirae* (Ps) analisadas. A Tabela LXII mostra que as colônias de *Protonectarina sylveirae* (Ps1 e Ps2) em duas analisadas inserem-se em três das 6 fases propostas. A colônia Ps1 foi classificada como em fase de estabelecimento (muito provavelmente em estágio final de estabelecimento já que possuía larvas no ninho) e a colônia Ps2 foi classificada como em fase de pré-enxameagem..

Tabela LXII - Características gerais dos ninhos de *Protonectarina sylveirae* estudados.

Fase colonial	numero de favos	n°. e (%) de células vazias	n°. e (%) de células com ovos	n°. e (%) de células com larvas	n°. e (%) de células com pupas	n°. total de células	gerações produzidas por células
Estabelecimento (Ps1)	2	46 (21,30)	105 (48,61)	65 (30,09)	0	216	0
Pré-enxameagem (Ps2)	8	4912 (32,07)	1517 (9,91)	3528 (23,04)	5357 (34,98)	15316	2

Tabela LXIII - Composição populacional das colônias de *Protonectarina sylveirae*.

Fase colonial	Fêmeas			n°. e (%) de Machos	Total
	n°. e (%) de Operárias	n°. e (%) de Intermediária	n°. e (%) de Rainhas		
Estabelecimento (Ps1)	285 (18,49)	0	1256 (81,51)	0	1541
Pré-enxameagem (Ps2)	9580 (86,08)	193 (1,73)	366 (3,29)	990 (8,90)	11129

6.2 - Classificação das fêmeas de *Protonectarina sylveirae*.

## 6.2.1 - Desenvolvimento ovariano e inseminação.

Os resultados obtidos quanto ao desenvolvimento ovariano das fêmeas das colônias de *Protonectarina sylveirae* analisadas, são mostrados na Figura 32.

Verifica-se pela Figura 32 que os ovários padrão A apresentam ovariolos atrofiados; os ovários padrão B, ovariolos com oócitos em desenvolvimento e; os ovários padrão D, ovariolos muito desenvolvidos com oócitos maduros de tamanho suficiente para postura.

As fêmeas que não apresentaram espermatozóides na espermateca e evidenciaram ovários padrão A, foram consideradas operárias. As fêmeas não inseminadas e com padrões ovarianos B ou C foram classificadas como intermediárias. As fêmeas que continham espermatozóides na espermateca e ovários padrão D, foram classificadas como rainhas.



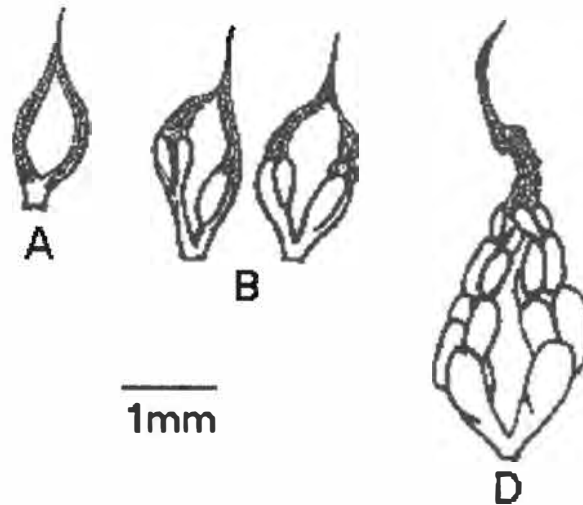


Figura 32 - Representação esquemática dos padrões de desenvolvimento ovariano encontrados em *Protonectarina sylveirae*. A - Operárias; B - Intermediárias e; D - rainhas.

### 6.3 - Idade relativa dos adultos.

A idade relativa dos indivíduos em *Protonectarina sylveirae* foi determinada pela pigmentação progressiva do apódema transversal dos esternitos. Os esquemas, cuja seqüência indicam a idade progressiva dos indivíduos encontram-se na Figura 4.

Os padrões encontrados quanto à pigmentação progressiva dos apódema foram: AC (amarelo claro), MC (marrom claro), ME (marrom escuro) e Pr (preto) que, segundo Richards (1971), West-Eberhard (1973) e Forsyth (1978), indicam a idade progressiva, ou seja, desde indivíduos jovens (AC) até os mais idosos (Pr).

Com a finalidade de verificarmos a distribuição das idades das fêmeas inseminadas e não inseminadas (rainhas e operárias + intermediárias, respectivamente) de acordo com a pigmentação progressiva do apódema transversal dos esternitos, construímos a Figura 33.

A análise de cada uma das fases coloniais estudadas separadamente evidenciou as seguintes características:

- Estabelecimento: colônia Ps1, alta porcentagem de rainhas, intermediárias e operárias jovens (AC e MC).
- Pré-enxameagem: colônia Ps2 provavelmente em fase inicial de pré-enxameagem (rainhas velhas mas presença de um grande número de machos).

De acordo com estes resultados podemos supor que o início do ciclo colonial (estabelecimento) é caracterizado em *Protonectarina sylveirae* por rainhas, intermediárias e operárias

jovens. Segue-se então uma produção, pela(s) próxima(s) geração(ões), de operárias e intermediárias(fase matura) até uma produção de novas rainhas.

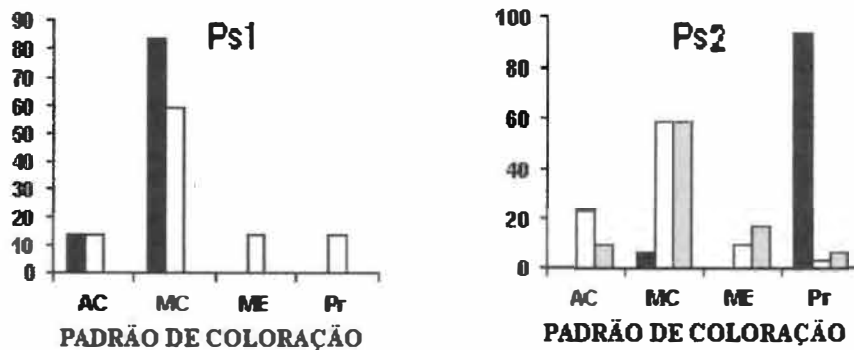


Figura 33 - Frequência de rainhas (barras pretas), operárias(barras brancas) e intermediárias (barras cinzas) de acordo com os padrões de coloração do apódema transversal do 4º esternito gastral observados em *Protonectarina sylveirae* nas diferentes fases do ciclo colonial. Todos os valores estão em porcentagem (%). AC - amarelo claro, MC - marrom claro, ME - marrom escuro e Pr - preto.

## 6.4 – Análises Morfométricas

### 6.4.1 Análise Discriminante Canônica

**Colônia em fase de estabelecimento (Colônia Ps1):** a variável canônica (número de grupos estabelecidos menos 1) pode ser calculada (V. Material e Métodos) a partir dos resultados apresentados na Tabela LXIV com a seguinte equação:

$$CAN_1: -12,312(LC - 2,20) - 5,299(Dmi - 0,97) + 3,5202(CpTI - 1,48) + 2,8125(AATI - 0,88) + 5,450(AMS - 2,19) + 9,4930(LM - 1,79) - 1,257(CM - 1,77) + 1,519(CpTII - 2,43) + 2,230(LBTII - 1,11) + 7,185(CA - 5,00)$$

Pela análise da Tabela LXIV, observamos que a largura da cabeça (LC), a altura do metassoma (AMS) e, principalmente, o comprimento alar (CA) são importantes para a determinação da primeira variável canônica ( $CAN_1$ ). Assim sendo, esses caracteres com maior poder de discriminação, são aqueles cujos coeficientes padronizados apresentam maior magnitude, ou seja, o maior valor em módulo, Rao (1973); Gendre (1976); Klecka (1980); Dunn & Everitt (1982).

A Figura 34(A) mostra que as rainhas encontram-se distribuídas nos valores mais altos de  $CAN_1$  e as operárias nos valores mais baixos.

A razão das médias entre rainhas e operárias (Tabela LXIV), mostra que 9 caracteres são maiores em rainhas que em operárias sendo a largura da cabeça (LC) menor..

**Colônia em fase de pré-enxameagem (Colônia Ps2):** as duas variáveis canônicas (número de grupos estabelecidos menos 1) podem ser calculados a partir dos resultados apresentados na Tabela LXV com as seguintes equações:

$$CAN_1: +22,281(LC - 2,25) - 0,533(Dmi - 0,96) - 7,336(CpTI - 1,46) - 4,640(AATI - 0,84) - 1,973(AMS - 2,14) - 0,822(LM - 1,79) + 6,701(CM - 1,77) - 4,953(CpTII - 2,32) - 5,189(LBTII - 1,05) - 2,291(CA - 5,02)$$

$$CAN_2: +1,621(LC - 2,25) + 28,809(Dmi - 0,96) - 2,349(CpTI - 1,46) + 7,804(AATI - 0,84) + 0,671(AMS - 2,14) - 3,702(LM - 1,79) + 12,141(CM - 1,77) - 4,634(CpTII - 2,32) + 3,052(LBTII - 1,05) - 3,305(CA - 5,02)$$

Pela análise da Tabela LXV, observamos que o comprimento do primeiro tergito gastral (CpTI), o comprimento do segundo tergito gastral (CpTII) e, principalmente a largura da cabeça (LC) são importantes para a determinação da primeira variável canônica ( $CAN_1$ ), enquanto que o comprimento alar (CA), o comprimento do mesoscuto (CM) e, principalmente, a distância mínima interorbital (dmi) são importantes para a determinação da segunda variável canônica ( $CAN_2$ ).

Podemos notar na Figura 34(B) que as rainhas encontram-se distribuídas nos valores mais baixos de  $CAN_1$  e as operárias e intermediárias encontram-se nos valores mais altos. Com relação à segunda variável ( $CAN_2$ ) todas as fêmeas tem uma ampla distribuição.

Observa-se através da Tabela LXV, que as rainhas apresentam 9 caracteres com razão média maior que 1,00 indicando que estas medidas são maiores em rainhas que em operárias e intermediárias, sendo a largura da cabeça (LC) menor. Já a razão das médias entre intermediárias e operárias mostra que as primeiras possuíram 7 caracteres de medidas maiores que as operárias e três iguais.

Tabela LXIV - Médias, razão das médias entre rainhas e operárias, média total e valor de CAN<sub>1</sub> de 10 caracteres usados para a discriminação das castas de *Protonectarina sylveirae* em fase de estabelecimento ( Ps1).

Caracter	Médias (mm)			Razão	CAN <sub>1</sub>	
	Rainhas (n = 30)	Operárias (n = 30)	Total (n = 60)	Rainha / Operária	Padroni- zado	Bruto
LC	2,18±0,02	2,21±0,04	2,20±0,04	0,99*	-0,478	-12,312
Dmi	0,99±0,02	0,95±0,03	0,97±0,03	1,04*	-0,158	-5,299
CpTI	1,56±0,05	1,40±0,07	1,48±0,10	1,11*	0,236	3,5202
AATI	0,96±0,09	0,80±0,06	0,88±0,11	1,20*	0,223	2,8125
AMS	2,31±0,07	2,07±0,09	2,19±0,14	1,12*	0,479	5,450
LM	1,83±0,04	1,74±0,03	1,79±0,06	1,05*	0,374	9,4930
CM	1,79±0,04	1,76±0,03	1,77±0,04	1,02*	-0,050	-1,257
CpTII	2,58±0,09	2,28±0,09	2,43±0,17	1,13*	0,143	1,519
LBTII	1,19±0,07	1,03±0,07	1,11±0,11	1,05*	0,163	2,230
CA	5,18±0,08	4,82±0,07	5,00±0,20	1,08*	0,596	7,185

\* comparação entre as medianas são estatisticamente significantes (p<0,05).

Tabela LXV - Médias, razão das médias entre rainhas, intermediárias e operárias, média total e valores de CAN<sub>1</sub> e CAN<sub>2</sub> de 10 caracteres usados para a discriminação das castas de *Protonectarina sylveirae* em fase de pré-enxameagem ( Ps2).

Caráter	Médias (mm)				Razão			CAN <sub>1</sub>		CAN <sub>2</sub>	
	Rainhas (n = 30)	Operárias (n = 30)	Intermediária (n = 30)	Total (n = 90)	Rainha / Operária	Rainha / Intermed.	Intermed./ Operária	Padroni- zado	Bruto	Padroni- zado	Bruto
LC	2,22±0,05	2,27±0,03	2,28±0,04	2,25±0,05	0,98*	0,97*	1,00	1,029	22,281	0,074	1,621
dmi	0,98±0,02	0,95±0,02	0,97±0,03	0,96±0,03	1,03*	1,01	1,02*	-0,015	-0,533	0,819	28,809
CpTI	1,59±0,06	1,38±0,07	1,41±0,06	1,46±0,11	1,15*	1,13*	1,02	-0,484	-7,336	-0,155	-2,349
AATI	0,95±0,05	0,77±0,05	0,80±0,06	0,84±0,09	1,23*	1,19*	1,04	-0,259	-4,640	0,436	7,804
AMS	2,34±0,13	2,04±0,08	2,05±0,07	2,14±0,17	1,15*	1,14*	1,01	-0,198	-1,973	0,067	0,671
LM	1,82±0,06	1,77±0,06	1,79±0,05	1,79±0,06	1,03*	1,02*	1,01	-0,049	-0,822	-0,221	-3,702
CM	1,78±0,06	1,74±0,05	1,78±0,05	1,77±0,06	1,02*	1,00	1,02*	0,393	6,701	0,712	12,141
CpTII	2,48±0,13	2,25±0,09	2,24±0,08	2,32±0,15	1,10*	1,11*	1,00	-0,541	-4,953	-0,507	-4,634
LBTII	1,13±0,06	1,00±0,06	1,02±0,06	1,05±0,08	1,13*	1,11*	1,02	-0,340	-5,189	0,200	3,052
CA	5,21±0,15	4,93±0,10	4,93±0,20	5,02±0,20	1,06*	1,06*	1,00	-0,370	-2,291	-0,534	-3,305

\* comparação entre as medianas são estatisticamente significantes (p<0,05).

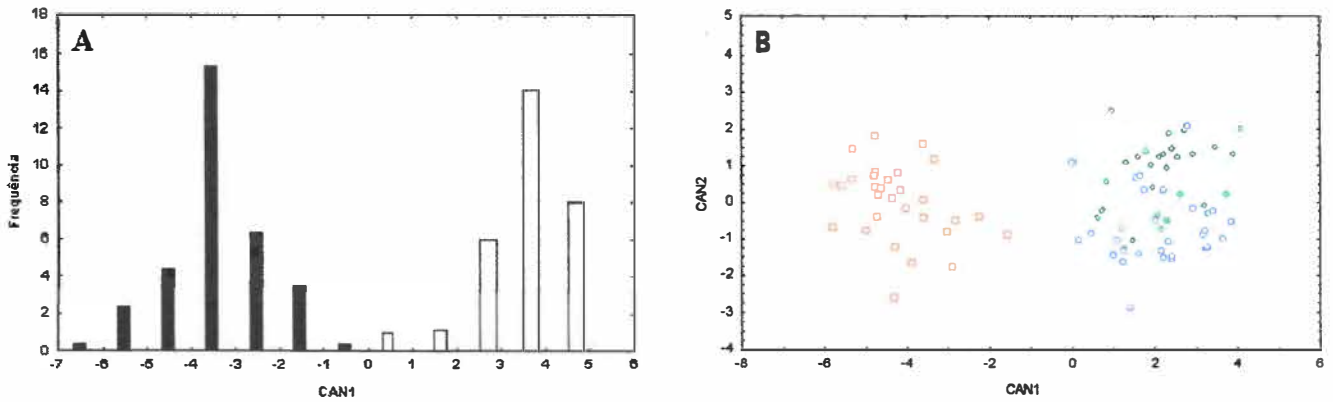


Figura 34 – Distribuição de rainhas, operárias e intermediárias de *Protonectarina sylveirae*, em fase de estabelecimento (A) e pré - enxameagem (B), através da análise discriminante canônica, aplicada em 10 caracteres morfológicos. A, rainhas (barras brancas) e operárias (barras pretas). B, rainhas (□), operárias (○) e intermediárias (◇)

#### 6.4.2- Análise discriminante Stepwise

**Colônia em fase de estabelecimento (colônia Ps1):** após a análise discriminante stepwise (Tabela LXVI) observamos que 5, dos 10 caracteres analisados, contribuíram significativamente ( $p < 0,05$ ) para o total de variância entre rainhas e operárias de *Protonectarina sylveirae* da colônia Ps1: largura do mesoscuto (LM), largura da cabeça (LC), largura basal do segundo tergito gastral (CpTII), altura do metassoma (AMS) e comprimento alar (CA). As variáveis também foram testadas independentemente usando a análise de covariância; rainhas e operárias diferiram significativamente (em todos caracteres) com o comprimento do mesoscuto (CM) como variável independente, sendo que o caracter (AMS) foi plotado com esta variável (Tabela LXVII, Figura 35(A)).

**Colônia em fase de pré-enxameagem (colônia Ps2):** após a análise discriminante stepwise (Tabela LXVI) observamos que 9, dos 10 caracteres analisados, contribuíram significativamente ( $p < 0,05$ ) para o total de variância entre rainhas, operárias e intermediárias de *Protonectarina sylveirae* da colônia Ps2): largura basal do segundo tergito gastral (LBTII), altura do metassoma (AMS) e comprimento alar (CA).. As variáveis também foram testadas independentemente usando a análise de covariância; rainhas e operárias+intermediárias diferiram significativamente (em todas variáveis) com o comprimento do mesoscuto (CM) como variável independente, sendo que o caracter (AMS) foi plotado com esta variável (Tabela LXVII, Figura 35(B)).

Tabela LXVI – Dimorfismo entre rainhas, operárias e intermediárias de *Protonectarina sylveirae* baseada em 10 caracteres morfométricos utilizados na análise discriminante de regressão Stepwise.

<i>Fase do Ciclo</i>	<i>Variável</i>	<i>Step</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Estabelecimento (Ps1)	CA*	1	289,7635	0,000000
	AMS*	2	18,8115	0,000060
	LBTII*	3	6,3814	0,014387
	LC*	4	7,2289	0,009476
	LM*	5	6,9084	0,011148
	CpTI	6	3,1261	0,082806
Pré- enxameagem (Ps2)	AATI*	1	91,67608	0,000001
	AMS*	2	16,15891	0,000001
	LC*	3	16,97808	0,000001
	CpTII*	4	9,66931	0,000166
	CpTI*	5	7,81460	0,000777
	CM	6	5,00957	0,008859
	CA*	7	4,31718	0,016536
	dmi*	8	4,87820	0,010023
	LBTII*	9	3,83223	0,025796

\*estatisticamente significantes ( $p < 0,05$ ).

Tabela LXVII – Valores de F para a análise de covariância das quatro variáveis morfométricas (ver texto) em *Protonectarina sylveirae* usando CM como variável independente.

<i>Fase do Ciclo</i>	<i>Variável</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Estabelecimento (Ps1)	LC*	11,8884	0,001068
	dmi*	24,2369	0,000008
	CpTI*	72,7520	<0,000001
	AATI*	49,7672	<0,000001
	AMS*	90,5481	<0,000001
	LM*	65,4071	<0,000001
	CpTII*	127,2295	<0,000001
	LBTII*	66,7037	<0,000001
	CA*	248,9753	<0,000001
Pré-enxameagem (Ps2)	LC*	21,00436	0,000001
	dmi*	7,69605	0,000842
	CpTI*	92,82127	0,000000
	AATI*	88,70852	0,000000
	AMS*	90,97495	0,000000
	LM*	3,93336	0,023197
	CpTII*	50,23403	0,000000
	LBTII*	32,77044	0,000000
CA*	31,75877	0,000000	

\* estatisticamente significantes ( $p < 0,05$ ).

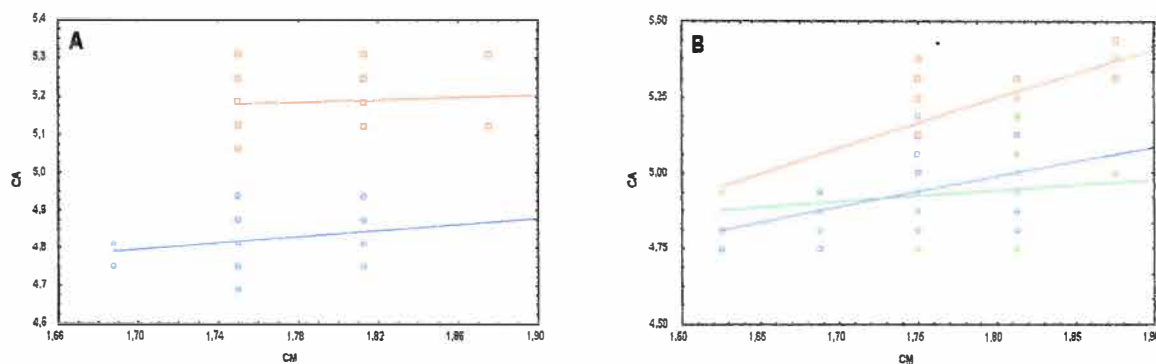


Figura 35 – Discriminação entre rainhas (□) e operárias (○) de *Protonectarina sylveirae*, em fase de estabelecimento (A) e pré-enxameagem (B), baseado em dois caracteres morfométricos.

#### 6.4.3 - Análise dos Componentes Principais (PCA)

Utilizando-se dos dados referentes à todas as operárias estudadas, a partir da análise dos componentes principais (PCA), extraíram-se 3 fatores, sendo que o primeiro abrangeu 29,3% da variância dos dados, o segundo 15,1% e o terceiro 11,9%. Portanto, com esta análise, avaliou-se 56,3% da variância total encontrada nas operárias de diferentes fases do ciclo colonial de *Protonectarina sylveirae*. Verifica-se a ocorrência de sobreposição nos grupos analisados, (colônias Ps1 e Ps2) sugerindo que não ocorre variação morfológica significativa das operárias nessas respectivas fases analisadas (Tabela LXVIII, Figura 36(A)).

Nas rainhas, a partir da análise dos componentes principais, avaliou-se 68,9% da variância total encontradas neste grupo (39,8% abrangida pelo primeiro fator, 17,8% pelo segundo e 11,3% pelo terceiro). Nas rainhas de *Protonectarina sylveirae* ocorre apenas uma pequena sobreposição nos grupos analisados (colônias Ps1 e Ps2), sugerindo a ocorrência de uma grande variação morfológica nas rainhas de diferentes fases do ciclo colonial (Tabela LXVIII, Figura 36(B)).

Tabela LXVIII - Correlação entre os componentes principais extraídos (1, 2 e 3) a partir dos dados logaritimizados das operárias de *Protonectarina sylveirae*.

Caráter	Componentes Principais Extraídos					
	Operárias			Intermediárias		
	1	2	3	1	2	3
LC	0,615405	0,411814	-0,166845	-0,642003	0,476726	0,237978
dmi	0,544104	0,015387	-0,294753	-0,636159	-0,313078	-0,234336
CpTI	0,623216	-0,183422	-0,414502	-0,604234	0,406875	-0,520966
AATI	0,437732	-0,421757	-0,480965	-0,505367	-0,134102	-0,760866
AMS	0,290493	-0,664741	0,384380	-0,519895	0,426843	0,127973
LM	0,684027	0,464790	0,132062	-0,690175	0,023964	0,365274
CM	0,594242	0,029144	0,361560	-0,822113	0,050435	0,045274
CpTII	0,527863	-0,455350	0,482163	-0,687143	-0,469127	0,151228
LBTII	0,371569	-0,309414	-0,273138	-0,650452	-0,501848	-0,016788
CA	0,599113	0,417801	0,270463	-0,789235	0,206011	0,294195

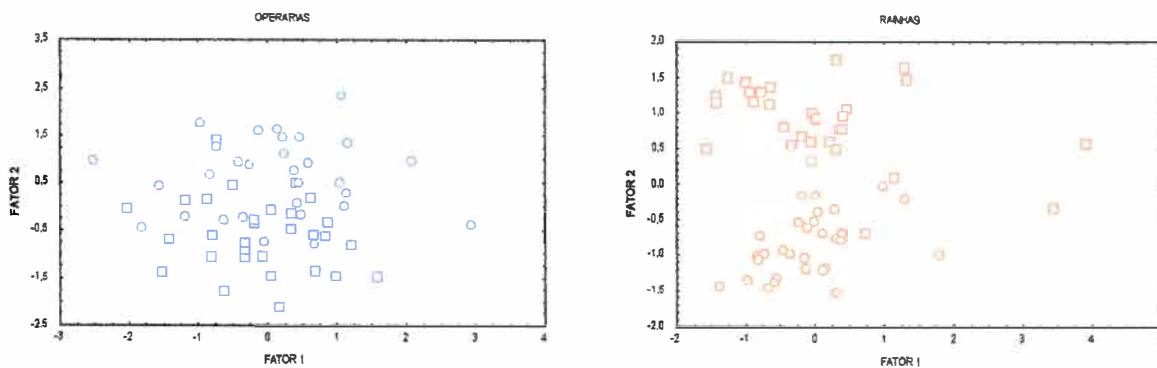


Figura 36 - Esquematização gráfica da distribuição dos valores dos componentes principais para rainhas (vermelho), operárias (azul) de *Pseudopolybia silveirae*: Ps1 (O) e Ps2 (□).

#### 6.4.4. - Distância Generalizada de Mahalanobis

As distâncias generalizadas de Mahalanobis ( $D^2$ ) de *Pseudopolybia vespiceps* e *Protonectarina sylveriae* podem ser vistas na Tabela LXIX.

Podemos observar que, de um modo geral, as maiores distâncias generalizadas de Mahalanobis são encontradas entre rainhas e operárias+intermediárias indicando uma grande separação entre estes grupos. Este fato também foi encontrado por Noll (1996) em *Polybia occidentalis* e *Polybia paulista*, por Shima (1991) em *Brachygastra lecheguana* e *Polybia ignobilis.*, por Baio (1998) em *Protopolybia sedula*.

Tabela LXIX - Distância generalizada de Mahalanobis encontradas nas colônias de *Protonectarina sylveriae*.

Fase colonial	Código da colônia	Rainha - Operária	Rainha - Intermediária	Operária - Intermediária
estabelecimento	Ps1	46,37485*	-	-
Pré-enxameagem	Ps2	41,71190*	42,46656*	1,88230*

\* valor significativo ao nível de  $p < 0,05$



## 7. *Protopolybia exigua*

### 7.1 Elenco comportamental

Da observação dos indivíduos no ninho, podemos caracterizar de um modo geral, as atividades e aspectos afins de *Protopolybia exigua*. Para permitir comparações mais gerais agrupamos estas atividades, também chamadas de atos comportamentais (Oster & Wilson, 1978; Jeanne *et al.*, 1988), em categorias comportamentais:

#### 1. Limpeza individual

- a) Auto-limpeza – onde o indivíduo esfrega as pernas posteriores no abdômen, asas e uma contra a outra; com as pernas anteriores limpam o tórax, cabeça, antenas e mandíbulas e, por fim, as lambe. Não necessariamente ocorrem todos estes passos e nem sempre eles estão na mesma ordem.

#### 2. Cuidados com imaturos

- b) Inspeção – indivíduos inserem rapidamente a cabeça dentro da célula;
- c) Inserção – indivíduos inserem a cabeça dentro da célula permanecendo por um intervalo de tempo maior que na inspeção. Esta pode ser classificada em: alimentação de imaturos, deposição de néctar na célula, limpeza da célula ou (no caso de indivíduos que botam) “limpeza” e fixação do ovo.
- d) Oofagia – o indivíduo retira o ovo da célula e o come. Este comportamento é, freqüentemente, observado em intermediárias após a própria postura;
- e) Larvofagia – o indivíduo retira a larva da célula e a come;
- f) Pupofagia – o indivíduo retira a pupa da célula e a come;

#### 3. Manutenção do ninho

- g) Construção de células – indivíduos constroem células girando em torno desta e batendo as antenas na parede que está sendo construída.
- h) Construção de invólucro – indivíduos constroem ou reparam invólucro batendo as antenas na parede deste;

#### 4. Forrageamento

- i) Campeiras – caracteriza o indivíduo que chega ao ninho trazendo algum material (fibra, néctar ou alimento);
- j) Receptoras – indivíduos que recebem o material trazido pelas campeiras;

#### 5. Defesa

- k) Ventilação ou alarme - consiste do batimento rápido das asas pelos indivíduos;
- l) Guarda – indivíduos colocam-se sobre as pernas posteriores ficam em estado de alerta e repelem parasitas ou predadores.
- m) Contração do abdômen – indivíduos contraem o abdômen várias vezes.

#### 6. Dominância reprodutiva

- n) Postura – o indivíduo insere o gaster dentro de uma célula (vazia ou recém construída) e bota um ovo.

- o) Dominância – consiste de uma leve inclinação do corpo (indivíduo dominante) e um movimento do gaster para o lado
  - p) Submissão – fuga ou imobilidade do indivíduo subordinado perante o dominante.
7. Contato Bucal
- q) Trofalaxis – é o contato bucal para troca de alimento entre indivíduos adultos;
8. Sem atividade
- r) Paradas sobre o favo – indivíduos aparentemente em repouso;

Simões (1977) identificou 14 comportamentos trabalhando com a mesma espécie, dos quais 2 (dominância e subordinação) não foram descritos como os aqui tratados, e outros 2 ocorrem fora do favo, portanto, não foram por nós observados. Apresentamos, assim, 6 outros comportamentos (d, e, f, m, o, p).

## 7.2 Estudo do comportamento

**Colônia matura (PE5):** a quantificação dos comportamentos na colônia PE5, em estágio maduro, foi realizada durante 16 dias (num total de 34 horas e 31 minutos de observação). Esta colônia estava a 5 metros de altura, o que inviabilizou filmagens. Neste período, foram registrados os comportamentos de uma rainha, 45 operárias e 14 intermediárias. Os resultados são apresentados na Tabela LXX. Nesta colônia foram observados 15 padrões de comportamento dos 18 apresentados, sendo que, “larvofagia”, “pupofagia” e “contração do abdomen” não foram exibidos pelos indivíduos nesta amostragem.

Com relação aos outros comportamentos podemos notar que as rainhas apresentaram um repertório comportamental de 7 itens, as operárias de 12 e as intermediárias de 13 além disso, os itens d, g, h, i, j, k, l, são exclusivos de operárias + intermediárias, o que demonstra uma nítida divisão de trabalho entre rainhas e estas duas últimas castas.

Convém citar, que foram consideradas intermediárias (indivíduos com desenvolvimento de ovário porém não inseminados) justamente os indivíduos que botam ovo e o comem logo em seguida. Este comportamento é indispensável para diferenciarmos intermediárias e operárias já que, morfológicamente, não conseguimos distingui-las. O mesmo problema não ocorre entre estes dois grupos e rainhas já que esta, além de ter maior gaster, locomove-se lentamente pelo favo com as asas em “v” (Simões, 1977). Admitimos que possam haver falhas neste sistema. Pode-se por exemplo, estar considerando como operárias, alguma intermediária que não foi vista botando, mas, até não encontramos nenhum outro caracter definitivo, este é o único meio de fazermos esta distinção “in vivo”. Para visualizar-mos os padrões de desenvolvimento ovariano encontrados nas fêmeas de *Protopolybia exigua* podemos observar a Figura 37.

Verifica-se pela Figura 37 que os ovários padrões A, B e C apresentam ovariolos muito desenvolvidos com oócitos maduros de tamanho suficiente para postura (observados em rainhas); os ovários padrões D, E e F, ovariolos ligeiramente alargados com oócitos pouco menores (e em menor

número) que os padrões acima (observados em intermediárias) e; G, H e I, ovariolos com oócitos início de desenvolvimento ou ovariolos atrofiados(observados em operárias).

A partir dos resultados apresentados na Tabela LXX construímos o gráfico de frequência (Figura 38(A)) para cada categoria comportamental na colônia matura de *Protopolybia exigua*.

Como pode ser observado apenas o comportamento o (dominância) foi exibido com exclusividade pela rainha. As intermediárias apresentaram os comportamentos a, c, g, i, n, r com maior frequência que as outras castas e o comportamento d (oofagia) com exclusividade. Já as operárias apresentaram os comportamentos b, h, j, k, l, q com maior frequência e o comportamento p (submissão) com exclusividade.

Nesta fase do ciclo colonial verificou-se que a rainha ficou uma grande parte do tempo parada sobre o favo (31,74%). Já intermediárias e operárias passaram grande parte do tempo fazendo inspeções (22,19% e 24,30% respectivamente), o que condiz com o fato de que nessa fase existem muitas larvas no ninho que inspiram cuidados.

Outro fato interessante é a ocorrência, nessa fase do ciclo, de postura das chamadas intermediárias. Enquanto a rainha botou 12 ovos, as intermediárias botaram 20, sendo as intermediárias responsáveis por 62,5% das posturas observadas (Figura 38(A)). Além disso, todos os ovos botados por intermediárias foram comidos logo após a postura, pelo indivíduo que a realizou (auto-oofagia).

Após tratamento estatístico dos dados através da análise de variância (one way ANOVA) construímos a Tabela LXXI e, por ela, podemos ver que: os comportamentos a, g, h, i, j e q não diferem entre os grupos; os comportamentos b e c diferem entre operárias e os dois outros grupos; os comportamentos e e f diferem somente entre operárias e intermediárias; o comportamento m difere entre intermediária e os outros 2 grupos; e os comportamentos d, k e l diferem entre os 3 grupos.

**Fase de pré-enxameagem, (PE7):** a quantificação dos comportamentos na colônia PE7, em estágio de pré-enxameagem, foi realizada durante 14 dias (num total de 8 horas e 27 minutos de filmagem). Esta colônia estava a 0,3 metros de altura, o que inviabilizou sua observação. Neste período, foram registrados os comportamentos de uma rainha, 16 operárias e 3 intermediárias. Os resultados são apresentados na Tabela LXXII. Nesta colônia foram observados 13 padrões de comportamento dos 18 apresentados, sendo que, “construção de células”, “construção de invólucro”, “campeiras”, “receptoras” e “guarda” não foram exibidos pelos indivíduos nesta amostragem.

Com relação aos outros comportamentos podemos notar que as rainhas apresentaram um repertório comportamental de 7 itens, as operárias de 10 e as intermediárias de 11.

A partir dos resultados apresentados na Tabela LXXII construímos o gráfico de frequência (Figura 38(B)) para cada comportamento observado na colônia, em pré-enxameagem (PE7), de *Protopolybia exigua*.

Como pode ser observado apenas o comportamento o (dominância) foi exibido com maior frequência pela rainha. As intermediárias apresentaram o comportamento n, com maior frequência que as outras castas, o comportamento f igual ao de operárias e o comportamento d (oofagia) com

exclusividade. Já as operárias apresentaram os comportamentos **a, b, c, m, p, q, r** com maior frequência e os comportamentos **k, e** com exclusividade.

Nesta fase do ciclo colonial verificou-se que a rainha, as intermediárias e as operárias passaram grande parte do tempo fazendo inspeções (48,25%, 50,34% e 52,61% respectivamente), o que condiz com o fato de que nessa fase a colônia está se preparando para deixar o ninho.

Outro fato interessante é a frequência de postura das intermediárias ser maior que da rainha. Enquanto a rainha botou 1 ovo, as intermediárias botaram 3, sendo as intermediárias responsáveis por 75% das posturas observadas (Figura 38(B)). Também nesta fase, todos os ovos botados por intermediárias foram comidos logo após a postura, pelo indivíduo que a realizou (auto-oofagia).

Após tratamento estatístico dos dados através da análise de variância (one way ANOVA) construímos a Tabela LXXIII.

Podemos observar por esta tabela que os comportamentos **c, d, e, f, k, m, p, r** não diferem entre as castas; o comportamento **q** difere entre operárias e os dois outros grupos; o comportamento **m** difere somente entre operárias e intermediárias e; o comportamento **o** difere entre rainhas e os outros 2 grupos.

**Fase de estabelecimento (PE8):** a quantificação dos comportamentos na colônia PE8, em fase de estabelecimento, foi realizada durante 23 dias (num total de 27 horas e 54 minutos de filmagem). Esta colônia estava a 0,40 metros de altura, o que inviabilizou sua observação direta e contínua. Neste período, foram registrados os comportamentos de 10 rainhas (colônia poligínica), 25 operárias e 5 intermediárias. Os resultados são apresentados na Tabela LXXIV. Nesta colônia foram observados 15 padrões de comportamento dos 18 apresentados, sendo que, “construção de invólucro”, “larvofagia” e “pupofagia” não foram exibidos pelos indivíduos nesta amostragem.

Com relação aos outros comportamentos podemos notar que as rainhas apresentaram um repertório comportamental de 9 itens, as operárias de 14 e as intermediárias de 13.

A partir dos resultados apresentados na Tabela LXXIV construímos o gráfico de frequência (Figura 38(C)) para cada comportamento da colônia em estabelecimento de *Protopolybia exigua*.

Como pode ser observado apenas os comportamentos **o** e **p** foram exibidos com maior frequência, que as outras castas, pela rainha. As intermediárias apresentaram os comportamentos **a, c, d, g, j, n**, com maior frequência que as outras castas. Já as operárias apresentaram os comportamentos **b, i, k, m, q, r** com maior frequência e o comportamento **l** com exclusividade.

Nesta fase do ciclo colonial verificou-se que as operárias ficaram uma grande parte do tempo fazendo trofalaxis (44,10%). Já intermediárias e rainhas passaram grande parte do tempo fazendo inspeções (43,86% e 61,30% respectivamente).

Outro fato interessante é a ocorrência, nessa fase do ciclo, de postura das intermediárias em baixa frequência. Enquanto as rainhas botaram 13 ovos, as intermediárias botaram 5, sendo as intermediárias responsáveis por 27,8% das posturas observadas (Figura 38(C)). Todos os ovos botados por intermediárias foram comidos logo após a postura, pelo indivíduo que a realizou (auto-oofagia).

Após tratamento estatístico dos dados através da análise de variância (ANOVA) construímos a Tabela LXXV.

Podemos observar por esta tabela que os comportamentos i, k, l não diferem entre os grupos (castas); o comportamento n difere entre operárias e os dois outros grupos; o comportamento b difere somente entre operárias e intermediárias; os comportamentos a, c, f, g, j, m, r diferem entre intermediária e os outros 2 grupos; o comportamento o difere entre rainhas e os dois outros grupos; o comportamento q difere somente entre rainhas e intermediárias e; o comportamento p difere somente entre rainhas e operárias.

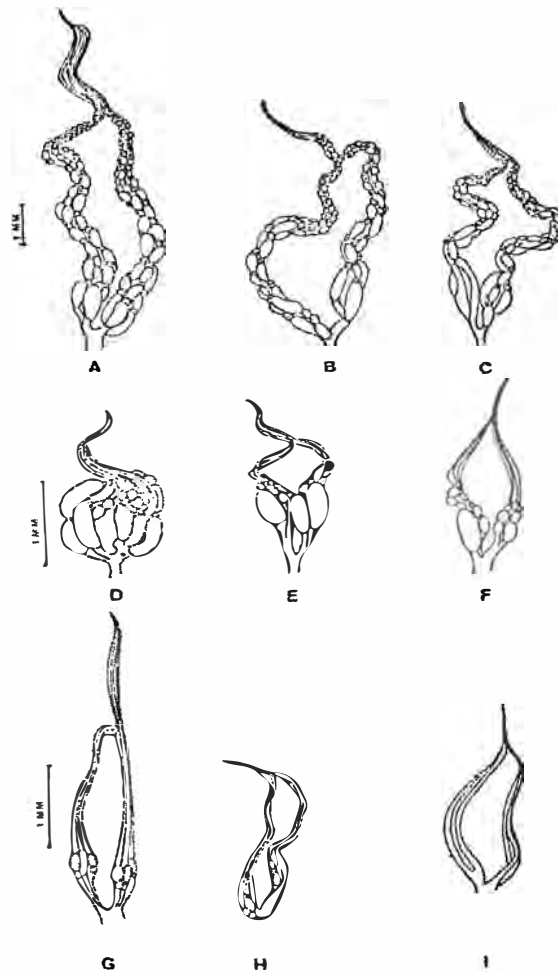


Figura 37 - Representação esquemática dos padrões de desenvolvimento ovariano encontrados em *Protopolybia exigua*. A, B, C - Rainhas; D, E, F - Intermediárias e; G, H, I - Operárias. (Retirado de Simões, 1977)

Tabela LXX. Padrões comportamentais apresentados por rainhas, operárias e intermediárias de *Protopolybia exigua*, na colônia PE5, em fase madura.

Padrões de Comportamento	Rainhas (1)		Operárias(45)		Intermediárias(14)	
	N	%	N	%	N	%
a. Auto-limpeza	4	6,35	32	6,94	34	8,88
b. Inspeção	12	19,05	112	24,30	85	22,19
c. Inserção	12	19,05	37	8,03	60	15,67
d. Oofagia	0	0	0	0	20	5,22
e. Larvofagia	0	0	0	0	0	0
f. Pupofagia	0	0	0	0	0	0
g. Construção de células	0	0	14	3,03	17	4,44
h. Construção de invólucro	0	0	80	17,35	64	16,71
i. Campeiras	0	0	63	13,67	10	2,61
j. Receptoras	0	0	8	1,74	6	1,57
k. Ventilação	0	0	3	0,65	1	0,26
l. Guarda	0	0	14	3,03	5	1,31
m. Contração do abdomen	0	0	0	0	0	0
n. Postura	12	19,05	0	0	20	5,22
o. Dominância	1	1,58	0	0	0	0
p. Submissão	0	0	1	0,22	0	0
q. Trofalaxis	2	3,18	40	8,68	30	7,83
r. Paradas sobre o favo	20	31,74	57	12,36	31	8,09
Total	63	100	461	100	383	100

N – número de observações; % - Frequência do comportamento por grupo; () – número de indivíduos observados por grupo

Tabela LXXI – Médias, desvios padrões (DP) e os valores do Teste LSD de 15 comportamentos observados em rainhas, operárias e intermediárias de *Protopolybia exigua* em fase madura (colônia PE5). Entre parênteses número de indivíduos observados.

Comportamento	Médias ( $\pm$ DP)			Teste LSD		
	Rainhas (1)	Operárias (45)	Intermed. (14)	Rainhas – Intermed.	Rainhas - Operárias	Operárias – Intermed.
a. Auto-limpeza	4,00 $\pm$ 0,00	0,71 $\pm$ 0,94	2,50 $\pm$ 2,34	0,302	0,023*	0,000*
b. Inspeção	12,00 $\pm$ 0,00	2,42 $\pm$ 2,55	6,07 $\pm$ 5,07	0,088	0,006*	0,001*
c. Inserção	12,00 $\pm$ 0,00	1,37 $\pm$ 1,46	4,28 $\pm$ 6,03	0,021*	0,002*	0,004*
d. Oofagia	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	1,57 $\pm$ 0,85	0,000*	1,000	0,000*
g. Construção de células	0,00 $\pm$ 0,00	0,31 $\pm$ 0,67	1,14 $\pm$ 1,09	0,166	0,697	0,001*
h. Construção de invólucro	0,00 $\pm$ 0,00	1,86 $\pm$ 2,01	3,85 $\pm$ 2,41	0,082	0,384	0,003*
i. Campeiras	0,00 $\pm$ 0,00	1,40 $\pm$ 2,14	0,71 $\pm$ 0,99	0,724	0,479	0,254
j. Receptoras	0,00 $\pm$ 0,00	1,17 $\pm$ 0,49	0,42 $\pm$ 0,51	0,407	0,724	0,103
k. Ventilação	0,00 $\pm$ 0,00	0,06 $\pm$ 0,25	0,07 $\pm$ 0,26	0,788	0,797	0,951
l. Guarda	0,00 $\pm$ 0,00	0,33 $\pm$ 0,60	0,35 $\pm$ 0,63	0,573	0,591	0,898
n. Postura	12,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	1,57 $\pm$ 0,85	0,000*	0,000*	0,000*
o. Dominância	1,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	1,000	1,000	1,000
p. Submissão	0,00 $\pm$ 0,00	0,02 $\pm$ 0,14	0,00 $\pm$ 0,00	1,000	0,867	0,581
q. Trofalaxis	2,00 $\pm$ 0,00	1,53 $\pm$ 1,85	2,21 $\pm$ 2,83	0,922	0,828	0,297
r. Paradas sobre o favo	20,00 $\pm$ 0,00	1,31 $\pm$ 0,79	2,21 $\pm$ 2,11	0,000*	0,000*	0,019*

\* Diferenças estatisticamente significantes ( $p < 0,05$ ).

Tabela LXXII. Padrões comportamentais apresentados por rainhas, operárias e intermediárias de *Protopolybia exigua*, na colônia PE7, em fase de pré-enxameagem

Padrões de Comportamento	Rainha (1)		Operárias (16)		Intermediárias (3)	
	N	%	N	%	N	%
a. Auto-limpeza	12	5,97	51	5,78	19	4,72
b. Inspeção	97	48,25	444	50,34	212	52,61
c. Inserção	35	17,41	152	17,23	57	14,14
d. Oofagia	0	0	0	0	3	0,74
e. Larvofagia	0	0	2	0,23	0	0
f. Pupofagia	0	0	1	0,11	1	0,25
g. Construção de células	0	0	0	0	0	0
h. Construção de invólucro	0	0	0	0	0	0
i. Campeiras	0	0	0	0	0	0
j. Receptoras	0	0	0	0	0	0
k. Ventilação	0	0	2	0,23	0	0
l. Guarda	0	0	0	0	0	0
m. Contração do abdomen	1	0,50	28	3,18	18	4,47
n. Postura	1	0,50	0	0	3	0,74
o. Dominância	14	6,97	0	0	1	0,25
p. Submissão	0	0	10	1,13	4	0,99
q. Trofalaxis	33	16,42	141	15,99	69	17,12
r. Paradas sobre o favo	8	3,98	51	5,78	16	3,97
Total	201	100	882	100	403	100

N – número de observações

% - Frequência do comportamento por grupo.

() – número de indivíduos observados por grupo

Tabela LXXIII – Médias, desvios padrões (DP) e os valores do Teste LSD de 13 comportamentos observados em rainhas, operárias e intermediárias de *Protopolybia exigua* em fase de pré-enxameagem (colônia PE7) Entre parênteses número de indivíduos observados..

Comportamento	Médias ( $\pm$ DP)			Teste LSD		
	Rainha (1)	Operárias (16)	Intermed. (3)	Rainhas – Intermed.	Rainhas - Operárias	Operárias – Intermed.
a. Auto-limpeza	12,00 $\pm$ 0,00	3,19 $\pm$ 8,04	6,33 $\pm$ 2,67	0,367	0,089	0,586
b. Inspeção	97,00 $\pm$ 0,00	27,75 $\pm$ 36,35	70,66 $\pm$ 43,08	0,548	0,088	0,084
c. Inserção	35,00 $\pm$ 0,00	9,50 $\pm$ 15,45	19,00 $\pm$ 3,00	0,616	0,234	0,564
d. Oofagia	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	1,00 $\pm$ 0,00	1,000	1,000	1,000
e. Larvofagia	0,00 $\pm$ 0,00	0,12 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	1,000	0,710	0,543
f. Pupofagia	0,00 $\pm$ 0,00	0,06 $\pm$ 0,25	0,33 $\pm$ 0,57	0,360	0,845	0,179
k. Ventilação	0,00 $\pm$ 0,00	0,12 $\pm$ 0,34	0,00 $\pm$ 0,00	1,000	0,710	0,543
m. Contração do abdomen	1,00 $\pm$ 0,00	1,75 $\pm$ 3,29	6,00 $\pm$ 1,73	0,187	0,820	0,046*
n. Postura	1,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	1,00 $\pm$ 0,00	1,000	1,000	1,000
o. Dominância	14,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	1,00 $\pm$ 0,00	0,029*	0,004*	0,164
p. Submissão	0,00 $\pm$ 0,00	0,62 $\pm$ 1,50	1,33 $\pm$ 2,30	0,484	0,712	0,495
q. Trofalaxis	33,00 $\pm$ 0,00	8,81 $\pm$ 0,29	23,00 $\pm$ 7,00	0,396	0,030*	0,036*
r. Paradas sobre o favo	8,00 $\pm$ 0,00	3,18 $\pm$ 4,36	5,33 $\pm$ 4,04	0,600	0,296	0,441

\* - Diferenças estatisticamente significantes ( $p < 0,05$ ).

Tabela LXXIV. Padrões comportamentais apresentados por rainhas, operárias e intermediárias de *Protopolybia exigua*, na colônia PE8, em fase de estabelecimento.

Padrões de Comportamento	Rainhas (10)		Operárias (25)		Intermediárias (5)	
	N	%	N	%	N	%
a. Auto-limpeza	15	1,59	15	0,62	18	1,25
b. Inspeção	580	61,30	883	36,43	632	43,86
c. Inserção	43	4,55	46	1,90	53	3,68
d. Oofagia	0	0	2	0,08	3	0,21
e. Larvofagia	0	0	0	0	0	0
f. Pupofagia	0	0	0	0	0	0
g. Construção de células	0	0	66	2,72	83	5,76
h. Construção de invólucro	0	0	0	0	0	0
i. Campeiras	0	0	33	1,36	5	0,34
j. Receptoras	0	0	67	2,76	69	4,79
k. Ventilação	0	0	5	0,21	1	0,07
l. Guarda	0	0	3	0,12	0	0
m. Contração do abdomen	15	1,59	53	2,19	33	2,29
n. Postura	13	1,37	0	0	5	0,34
o. Dominância	22	2,33	6	0,25	0	0
p. Submissão	15	1,59	7	0,29	2	0,14
q. Trofalaxis	220	23,25	1069	44,10	437	30,33
r. Paradas sobre o favo	23	2,43	169	6,97	100	6,94
Total	946	100	2424	100	1441	100

N – número de observações

% - Frequência do comportamento por grupo.

() – número de indivíduos observados por grupo

Tabela LXXV – Médias, desvios padrões (DP) e os valores do Teste LSD de 15 comportamentos observados em rainhas, operárias e intermediárias de *Protopolybia exigua* em fase de estabelecimento (colônia PE8). Entre parênteses número de indivíduos observados.

Comportamento	Médias ( $\pm$ DP)			Teste LSD		
	Rainhas (10)	Operárias (25)	Intermed. (5)	Rainhas – Intermed.	Rainhas – Operárias	Operárias – Intermed.
a. Auto-limpeza	1,50 $\pm$ 1,58	0,60 $\pm$ 0,04	3,60 $\pm$ 0,60	0,003*	0,312	0,002*
b. Inspeção	58,00 $\pm$ 51,99	35,32 $\pm$ 65,33	126,4 $\pm$ 99,32	0,070	0,371	0,008*
c. Inserção	4,30 $\pm$ 6,54	1,84 $\pm$ 3,19	10,60 $\pm$ 6,73	0,018*	0,168	0,001*
d. Oofagia	0,00 $\pm$ 0,00	0,08 $\pm$ 0,27	0,60 $\pm$ 0,54	0,001*	0,460	0,001*
g. Construção de células	0,10 $\pm$ 0,31	3,32 $\pm$ 7,62	13,20 $\pm$ 11,30	0,002*	0,238	0,007*
i. Campeiras	0,00 $\pm$ 0,00	1,32 $\pm$ 4,28	1,00 $\pm$ 2,23	0,608	0,324	0,854
j. Receptoras	0,00 $\pm$ 0,00	2,68 $\pm$ 7,67	13,80 $\pm$ 11,36	0,001*	0,328	0,003*
k. Ventilação	0,00 $\pm$ 0,00	0,20 $\pm$ 0,81	0,20 $\pm$ 0,44	0,591	0,432	1,000
l. Guarda	0,00 $\pm$ 0,00	0,12 $\pm$ 0,33	0,00 $\pm$ 0,00	1,000	0,237	0,365
m. Contração do abdomen	1,50 $\pm$ 3,25	1,12 $\pm$ 2,68	6,60 $\pm$ 5,41	0,003*	0,574	0,003*
n. Postura	1,30 $\pm$ 1,25	0,00 $\pm$ 0,00	1,00 $\pm$ 0,70	0,411	0,000*	0,003*
o. Dominância	2,20 $\pm$ 2,20	0,24 $\pm$ 0,72	0,00 $\pm$ 0,00	0,002*	0,000*	0,693
p. Submissão	1,50 $\pm$ 1,58	0,28 $\pm$ 0,67	0,40 $\pm$ 0,89	0,051	0,002*	0,807
q. Trofalaxis	22,00 $\pm$ 14,26	42,76 $\pm$ 56,67	87,40 $\pm$ 61,22	0,023*	0,277	0,078
r. Paradas sobre o favo	2,30 $\pm$ 2,98	6,76 $\pm$ 11,22	20,00 $\pm$ 15,34	0,004*	0,261	0,013*

\* Diferenças estatisticamente significantes ( $p < 0,05$ ).



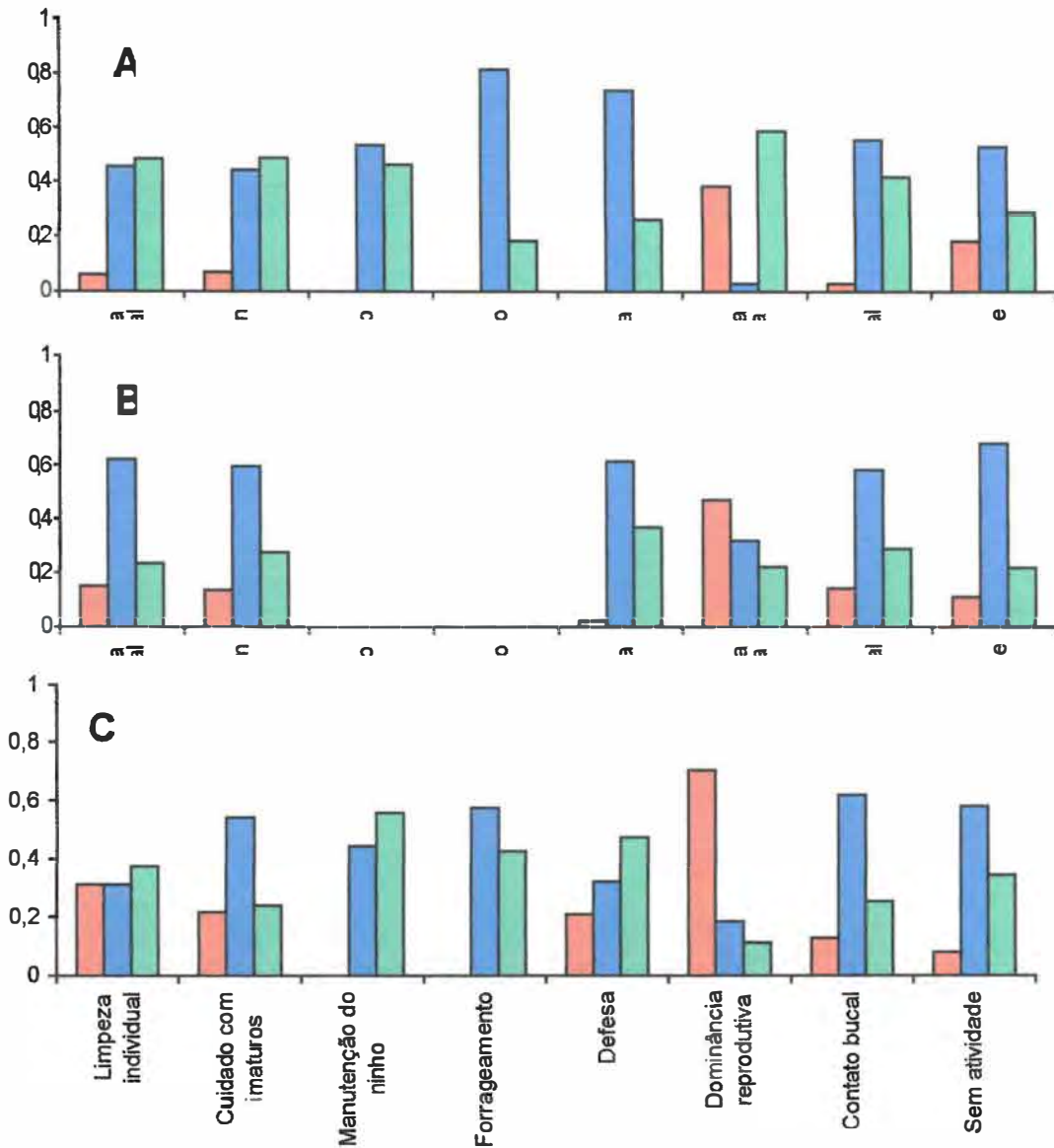


Figura 38 – Frequência dos comportamentos realizados pelas rainhas (barras vermelhas), intermediárias (barras verdes) e operárias (barras azuis) de *Protopolybia exigua* em diferentes fases do ciclo colonial. A – fase madura, B – fase de pré-enxameagem, C – fase de estabelecimento.

### 7.3 Considerações gerais sobre os padrões de comportamento das castas de *Protopolybia exigua* em diferentes fases do ciclo colonial.

O número de rainhas variou nas colônias observadas de *Protopolybia exigua* assim como, a frequência dos comportamentos.

As rainhas apresentaram um repertório comportamental de 9 itens entre as fases do ciclo colonial. Um dos comportamentos interativos mais interessantes feitos pelas rainhas é o que chamamos de dominância (o). As rainhas apresentaram este comportamento com uma maior frequência na fase de pré enxameagem do que nas fases madura e de estabelecimento. É interessante

notar que este comportamento ocorreu com mais frequência entre rainhas e operárias (21 vezes) do que em rainhas e rainhas (17 vezes) e rainhas e intermediárias (5 vezes). Em colônias poliginicas este comportamento rainha-rainha não apresentou qualquer relação com taxa de postura.

Com relação à postura, esta parece ser a principal (talvez a única) função da rainha na colônia. Foram observadas 26 posturas de rainhas durante o período de observação das 3 colônias. Como era de se esperar a menor frequência de postura ocorreu na colônia em fase de pré-enxameagem (3,85%), já que os indivíduos estão se preparando para deixar o ninho, contra 46,85% da fase madura e 50% da fase de estabelecimento.

As rainhas são caracterizadas por caminharem sobre o favo fazendo inspeções às células com as asas em “v” e também por passarem grande parte do tempo paradas sobre o favo e fora dele (entre o ninho e a folha a que está preso).

As rainhas fazem trofalaxis com maior frequência com as operárias (para uma visão geral desta interação ver Figura 39) e, em baixa frequência, com outras rainhas.

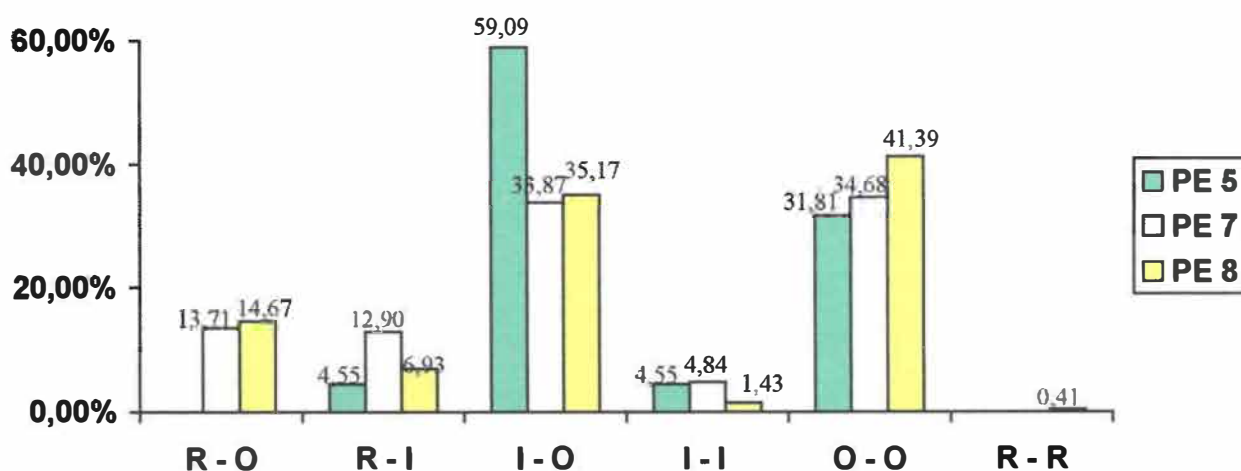


Figura 39 – Frequência (em %) do comportamento de trofalaxis realizado pelas rainhas (R), intermediárias (I) e operárias (O) de *Protopolybia exigua* nas colônias em diferentes fases do ciclo colonial PE5 – fase madura; PE7 – fase de pré-enxameagem; PE8 – fase de estabelecimento.

As operárias apresentaram um repertório comportamental de 17 itens entre as fases do ciclo colonial. As operárias de *Protopolybia exigua* também apresentaram o comportamento de dominância, sendo este apresentado exclusivamente na fase de estabelecimento. É interessante notar que este comportamento ocorreu com rainhas (6 vezes). Em colônias poliginicas este comportamento operária-rainha pode talvez ocorrer em uma fase de substituição de rainhas velhas, mas a necessidade de estudos mais detalhados se faz presente.

As operárias são as fêmeas que não desenvolvem seus ovários (Figura 37) e portanto não realizam postura

Podemos notar pela Figura 39 que, em todas as fases do ciclo, as operárias fazem trofalaxis com maior frequência que as outras castas, ou seja interações do tipo trofalaxis onde um dos indivíduos é operária é mais freqüente, portanto, acreditamos que as operárias sejam as principais responsáveis pela alimentação dos adultos na colônia.

As intermediárias apresentaram um repertório comportamental de 16 itens entre as fases do ciclo colonial.

Um dos comportamentos mais interessantes feitos pelas intermediárias é a postura. Foram observadas 28 posturas de intermediárias durante o período de observação das 3 colônias, sendo que a menor frequência de postura (em comparação com os outros comportamentos) ocorreu na colônia em fase de estabelecimento (0,34%), Este fato pode ser explicado pelo grande número de rainhas nesta colônia. Outro fato importante é o tempo de duração das posturas das intermediárias, menor, com relação ao das rainhas. A Figura 40 mostra graficamente esta diferença. As intermediárias apresentaram uma média de  $49,83 \pm 25,05$  segundos em 18 posturas cronometradas e as rainhas uma média de  $123,00 \pm 50,63$  segundos em 26 posturas. Esta diferença é estatisticamente significativa ( $p < 0,05$ ) segundo o t-test para amostras independentes.

É importante dizer que as intermediárias fazem oofagia de seu próprio ovo. Após essa oofagia ela caminha sobre o favo inspecionando células e fazendo inserções em células com larvas. Este fato aparentemente sugere o significado destes ovos para a colônia – alimentação de larvas. Porém a possibilidade destes ovos não serem comidos em uma outra fase do ciclo e dar origem a machos não pode ser descartada.

As intermediárias fazem trofalaxis com maior frequência com as operárias (Figura 39) e menor frequência com rainhas e entre si mesmas.

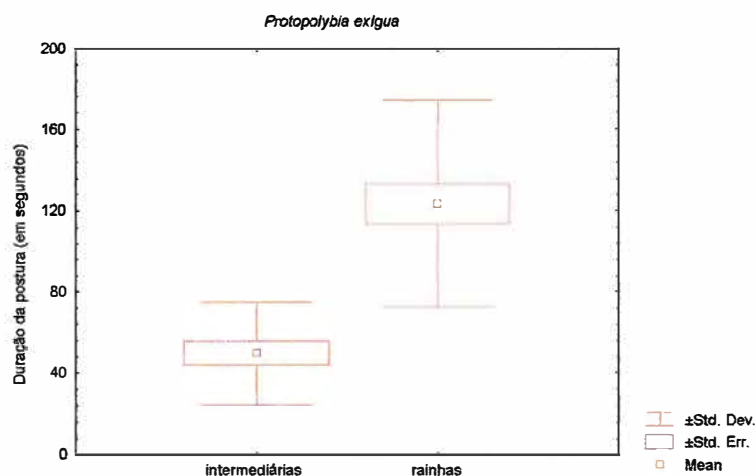


Figura 40 – Média, desvio padrão, e erro padrão da duração das posturas observadas em rainhas e intermediárias de *Protopolybia exigua*.

## 8 - Considerações gerais sobre os Epiponini.

### 8.1 Morfometria e ciclo colonial

Como observado em *Metapolybia aztecoides* (West-Eberhard 1978), *Parachartergus colobopterus*, *Protopolybia exigua*, *Polybia occidentalis* (Strassmann *et al.* 1998), *Apoica flavissima*, *Chartergellus communis*, *Chartergus globiventris* (Noll, 2000), *Protopolybia sedula* (Baio, 1997) o número de rainhas variou com a progressão do ciclo colonial nas colônias analisadas de *Brachygastra augusti*, *B. lecheguana*, *Metapolybia docilis*, *Agelaia pallipes*, *Pseudopolybia vespiceps* e *Protonectarina sylveirae*. Associado a esta variação, as diferenças entre as castas também aumentaram em *Brachygastra augusti*, *B. lecheguana*, *Agelaia pallipes*, segundo a análise discriminante Stepwise e a distância generalizada de Mahalanobis. Esse padrão já havia sido observado em algumas *Polybia* (Noll & Zucchi, 2000) e *Protopolybia sedula* (Baio, 1997), *Protopolybia exigua* e *Chartergus globiventris* (Noll, 2000). Este aumento nas diferenças das castas unido à diminuição no número de rainhas mostra que o padrão monogínico clássico de insetos sociais se torna mais próximo quando a fase de produção de sexuais se aproxima, como sugerido por Strassmann *et al.* (1998).

Segundo Reeve (1991) em vespas sociais o tamanho corporal da rainha pode ter importância na habilidade competitiva. Colônias poligínicas de vespas sociais, frequentemente, apresentam dominância social (Pardi 1948; Jeanne 1991), o que é refletido através de interações de dominância entre múltiplas rainhas. Em *Polistes*, dominância social normalmente leva à dominância reprodutiva - fêmeas que estão em posição alta na escala de dominância, têm acesso preferencial à postura, enquanto as rainhas subordinadas se tornam o equivalente fisiológico de operárias (West-Eberhard 1969).

As rainhas dominantes podem exibir maior desenvolvimento ovariano (Queller & Strassmann 1998) e podem ser maiores que fêmeas subordinadas (Sullivan & Strassmann 1984). Uma hierarquia reprodutiva desta natureza deveria tender a favorecer os atributos morfológicos e comportamentais dos competidores mais promissores no processo de alternância entre poliginia e monoginia na colônia (Noll, 2000). Segundo este último autor, a possibilidade de que as maiores diferenças entre rainhas e operárias encontradas em colônias mais velhas sejam consequência de uma produção de rainhas-filhas, maiores que suas mães, durante o ciclo da colônia (Noll & Zucchi, 2000). Essas novas rainhas não deixariam a colônia com um novo enxame, mas substituiriam as rainhas mais velhas existentes fazendo com que a descontinuidade morfológica entre rainhas e operárias aumentasse.

Diferentemente das outras espécies estudadas, o padrão de seleção pelo tamanho não é tão evidente em *Metapolybia docilis*, *Pseudopolybia vespiceps* e *Protonectarina sylveirae*. Este aspecto sugere que outras características, possivelmente não relacionadas com o tamanho, também possam estar influenciando na sobrevivência diferencial das rainhas. Noll & Zucchi (2000) sugerem um mecanismo envolvido com o decréscimo no número de rainhas, no qual as operárias podem representar um papel importante no processo seletivo. De fato, foram relatadas interações comportamentais entre castas em *Metapolybia aztecoides* (West-

Eberhard 1978a; Forsyth 1978), *Polybia occidentalis* (Forsyth 1978), *Protopolybia acutiscutis* (Naumann 1970), *Agelala pallipes* (Simões 1977), mas só em *M. aztecoides* e *P. occidentalis* foram observadas as operárias supostamente selecionando as rainhas.

O ciclo colonial na maioria das espécies de Epiponini atua como agente modulador na organização social, uma vez que o fenômeno de oligoginia cíclica (West-Eberhard, 1978; Queller *et al.* 1993) ocorre próximo à fase de produção de novas rainhas, ou seja, quando a colônia apresenta alto parentesco devido à presença de uma ou poucas “rainhas-mãe” (Strassmann *et al.*, 1998).

De um modo geral, segundo proposta de Noll (2000), há quatro padrões básicos de variabilidade das diferenças entre as castas:

A) Durante o desenvolvimento do ciclo colonial praticamente não ocorre variações no padrão de dimorfismo entre as castas. Nesse padrão, as rainhas são sempre distintas das operárias em morfologia e fisiologia e não são encontradas intermediárias na colônia.

B) Em todo o ciclo colonial as diferenças entre as castas também não sofrem variações. Entretanto, nenhum dimorfismo morfológico e fisiológico entre as castas ocorre, inclusive com o aparecimento de intermediárias durante todo o ciclo colonial.

C) Conforme a progressão do ciclo colonial, as rainhas tomam-se mais distintas das operárias, provavelmente pela eliminação de rainhas menores (Noll & Zucchi, 2000). Desse modo, rainhas e operárias não apresentam diferenças morfológicas no início do ciclo colonial, mas em estágios mais adiantados do ciclo colonial, há diferenças no tamanho das rainhas e fêmeas intermediárias são encontradas em todas as fase do ciclo colonial.

D) Esse padrão proposto seria similar ao padrão anterior. Entretanto, as intermediárias tem seus ovários grandemente ativados em apenas algumas fases do ciclo colonial.

Estes padrões, sugerem que as possíveis variações encontradas no desenvolvimento ovariano das castas e nas diferenças de tamanho entre as castas, tenham implicações no surgimento de diferentes tipos de regulação social existentes nos Epiponini.

Com relação ao tamanho Jeanne *et al.* (1995) verificaram que rainhas e operárias em *Apoica pallens* diferem significativamente em proporções de corpo, mas na maioria dos casos elas diferem pouco no tamanho geral. Jeanne & Fagen (1974) analisando amostras de um ninho de *Agelaiia areata*, sugeriram que o crescimento alométrico positivo do tergo I, nas rainhas, provavelmente tenha um significado adaptativo no papel reprodutivo desta casta, servindo para a acomodação dos ovários bem desenvolvidos. Por outro lado, o crescimento alométrico negativo do tergo I nas operárias, pode ser interpretado como uma adaptação para a atividade de defesa, garantindo maior mobilidade abdominal o que seria importante para a ação mais eficiente do ferrão.

Desse modo, em pelo menos alguns Hymenoptera eussociais, castas morfológicamente distintas de rainhas e operárias podem não derivar de crescimento alométrico ao longo de um gradiente de tamanho

corporal, diferentemente das subcastas de operária em formigas, como descrito por Weller (1986, 1991). Isto permite sugerir que na divergência de rainhas e operárias nestas vespas (e talvez em outros Hymenoptera sociais) ocorre uma reprogramação de parâmetros de crescimento na fase pré-adulta.

O fato de que as castas diferem pouco em tamanho e proporções corporais ao longo do eixo longitudinal do corpo sugere que as castas difiram em taxas de crescimento exponencial diferentes para cada um dos vários discos imaginiais (Jeanne, 1996).

A ocorrência de determinação pré-imaginal de castas em gêneros basais e apicais de Epiponini sugere a universalidade do fenômeno (Noll, 2000). Nesse sentido, dimorfismo pré-imaginal acentuado foi previamente observado para *Agelaia* (*A. flavipennis*, Evans & West-Eberhard, 1970, *Agelaia areata*, Jeanne e Fagen, 1974; *A. multipicta*, Noll et al. 1997b; *A. vicina*, Sakagami et al., 1996; Baio et al., 1998), *Protopolybia exigua* (Noll et al., 1996), *Protopolybia acutiscutis* (Richards & Richards, 1951), *Polybia occidentalis* (Richards & Richards, 1951), *Polybia bistriata* (Richards & Richards, 1951), *Polybia emaciata* (Hebling & Letizio, 1973); *Polybia dimidiata* (Maule-Rodrigues & Santos, 1974); *Apoica flavissima* (Shima et al., 1994); *A. pallens* (Jeanne et al., 1995); *Polybia dimidiata* (Shima et al., 1996 a), *Protonectarina sylveirae* (Shima et al., 1996 b), *Pseudopolybia difficilis* (Jeanne, 1996), *Epipona guerini* (Hunt et al., 1996) e outras espécies aqui analisadas. Numerosas outras diferenças morfológicas e de coloração entre as rainhas e operárias nos Epiponini são descritas por Richards (1978).

Entretanto, evidências de que variações nutricionais, no período pré-imaginal, influenciam os papéis de rainha e operárias, aparecem em outros polistines como *Ropalidia marginata*, que apresenta fundação independente (Gadagkar et al., 1988, 1990, 1991). Além disso, Grechka (1986) relata a determinação pré-imaginal de castas de *Polistes dominulus*. Contudo apenas uma apreciação global envolvendo o gênero ainda pouco estudado, inclusive com observações diretas, auxiliará na melhor compreensão desse fenômeno.

## 8.2 Fêmeas intermediárias

Os Epiponini são muito flexíveis e complexos em relação à diversidade dos sistemas de diferenciação de castas como já dito anteriormente (ver item 8.1) e em várias espécies, a presença das intermediárias é bastante comum. Richards (1971) sugeriu que sua função está relacionada com a produção de ovos tróficos ou de machos. Embora Forsyth (1978), West-Eberhard (1978a), Gastreich *et al.* (1993) e O'Donnell (1998) as tenham considerado como rainhas jovens. Além disso, evidências de atividade de intermediárias foram raramente registradas (Naumann 1970, Simões, 1977, S. Mateus, não publ. e este trabalho).

Em grupos como *A. vicina* (Sakagami *et al.* 1996), *A. pailipes* e *A. multipicta* (Noll *et al.* 1997) e *Apoica flavissima* (Shima *et al.* 1994), apenas operárias estéreis foram encontradas. Entretanto, disseções em colônias de *A. vicina* mostraram rainhas não inseminadas e com oócitos maduros menores que aqueles de rainhas inseminadas (Sakagami *et al.* 1996; Baio *et al.* 1998). Rainhas não inseminadas também foram encontradas em *Polybia dimidiata* (Maule-Rodrigues & Santos, 1974; Shima *et al.* 1996) e *Ropalidia marginata* (Chandrashekara & Gadagkar, 1991). Uma explicação para esses registros ainda é prematura (Shima *et al.* 1998), embora a contribuição eventual de rainhas não inseminadas para produção de machos não possa ser descartada (mas veja Strassmann *et al.*, 1998, para uma outra opinião).

Richards (1971) considerou que, de um modo geral, intermediárias têm o desenvolvimento de seus ovários relacionado ao número de rainhas, ou seja, na presença de poucas rainhas elas apresentam ovários maiores (e vice-versa). Isso sugere que as afirmações encontradas em Strassmann *et al.* (1998) referentes à produção de machos sempre em fases da colônia com alto número de rainhas não são válidas para todos os epiponines. Em adição, a presença de intermediárias, simultaneamente à presença de machos e poucas rainhas pode favorecer a sugestão de Richards (1971) sobre o envolvimento das intermediárias na produção de machos. Os resultados aqui obtidos parecem mostrar que presença das intermediárias podem ou não ser dependentes do ciclo colonial, como em *Protonectarina sylveirae* ou em *Brachygastra augusti*, *B. lecheguana* e *Pseudopolybia vespiceps*, respectivamente. Além disso, nossos resultados não são semelhantes aos encontrados pelos autores acima citados, ou seja, não encontramos qualquer relação entre intermediárias e número de rainhas ou presença de machos, o que torna mais difícil o estabelecimento de um padrão geral para os Epiponini.

As intermediárias estão presentes principalmente em espécies com baixo dimorfismo entre as castas (Richards, 1978; Noll *et al.* 1996; Mateus *et al.* 1997; Shima *et al.* 1998). Contudo, a maioria das espécies estudadas anteriormente por outros autores precisam ser reanalisadas utilizando métodos padronizados, uma vez que, em muitos casos, não foi analisada a inseminação das fêmeas, como, por exemplo, em *Pseudopolybia difficilis* (Jeanne, 1996). Naumann (1970) e Simões (1977), observaram a presença de intermediárias em *Protopolybia acutiscutis* (citada como *P. pumila*) e *P. exigua*, as quais apresentam diferenças morfológicas acentuadas entre as castas. Os ovos botados pelas intermediárias eram comidos pela própria poedeira (auto oofagia) (ver item 7 deste trabalho) ou pelas rainhas, o que sugere sua importância econômica da colônia. É interessante notar a similaridade com os ovos tróficos

amplamente distribuídos nos Meliponinae, abelhas sem ferrão, (Zucchi, 1993). Esse aspecto sugere que o surgimento de fêmeas intermediárias, que até agora vem sendo interpretado principalmente baseado nos interesses genéticos rainha e operária, também deveria ser encarado à luz de aspectos ecológicos como estocagem e circulação de alimento (Hunt, 1991). As observações feitas por Naumann (1970) e Simões (1977) suportam a hipótese de que estes seriam ovos tróficos e desempenhariam um papel na circulação de energia em insetos que não apresentam meios adequados para estocagem de proteína (Hunt, 1991). Os resultados aqui apresentados corroboram esta hipótese. Em adição, em várias espécies já analisadas, todas as fêmeas apresentam algum grau de desenvolvimento ovariano ao longo da vida. Como sugerido por Gastreich et al. (1993), grupos com baixa diferenciação apresentariam uma espécie de "totipotência" para desempenhar atividades reprodutivas. Desse modo, as intermediárias também poderiam estar relacionadas ao trabalho reprodutivo nas colônias. De fato, análises morfométricas em *Parachartergus smithii* (Mateus et al., 1997), em *Polybia flavifrons hecuba* (Noll, 1996) e em *Pseudopolybia vespiceps* (Shima et al., 1998), evidenciaram fêmeas com ovários desenvolvidos e inseminadas mas que apresentavam padrões de coloração mais similares a operárias que a rainhas.

Colônias com intermediárias apresentam uma combinação curiosa de diferenças e similaridades entre os três tipos de fêmeas, que seria relacionado provavelmente com o grau de diferenciação entre as castas:

- a) Grau zero: rainhas e operárias e intermediárias sem dimorfismo. Podemos encontrar este nível em *Pseudopolybia vespiceps* (Shima et al., 1998 e neste trabalho – quando em fase madura e pré-enxameagem), *Parapolybia varia*, quando em poliginia (Shima, 1991), *Polybia flavifrons hecuba* e *Polybia fastidiosuscula* (Noll, 1996), *Chartergellus communis* (Mateus et al. 1999);
- b) Grau baixo: espécies com intermediárias mais similares às rainhas. Podemos encontrar este nível em *Polybia sericea* (Shima, 1991), *Polybia occidentalis*, *P. paulista*, *P. scutellaris* (Noll, 1996), *Parachartergus smithii* (Mateus et al., 1997), *Brachygastra bilineolata*, *Pseudopolybia compressa* morph *laticincta*, (Richards, 1978) e *Brachygastra lecheguana*, quando em estabelecimento (este trabalho);
- c) Grau médio: espécies com intermediárias mais similares às operárias. Como o encontrado em *Polybia ignobilis* (Shima, 1991), *Protopolybia exigua exigua* (Noll et al., 1996), *P. pumila* (= *acutiscutis*), (Richards, 1978; Naumann, 1970); *P. sedula* (Baio, 1997), *Polybia emadata*, (Hebling & Letizio, 1973), *Brachygastra lecheguana* (Shima et al. 2000 e neste trabalho quando em fase madura, pré-enxameagem e de pós enxameagem), *Brachygastra augusti* (este trabalho), *Metapolybia docilis* (neste trabalho, quando em fase de estabelecimento e madura), *Pseudopolybia vespiceps* (neste trabalho, quando em fase de estabelecimento), *Protonectarina sylveirae* (neste trabalho, quando em fase de pré-enxameagem);
- d) Grau alto ou altíssimo: ausência de intermediárias. Como em *Apoica flavissima*, *Protonectarina sylveirae* (Shima 1991 e neste trabalho quando em fase de estabelecimento), *Parapolybia varia*, em monoginia, *Polybia dimidiata* (Shima, 1991), *Agelaia vicina* (Baio et al, 1998), *A. p. pallipes* (Noll et al., 1997 e neste trabalho), e *A. m. multipicta* (Noll et al., 1997), *Metapolybia docilis* (neste trabalho).



De qualquer forma torna-se precoce, com a discordância de resultados encontrados na literatura, chegarmos a uma conclusão definitiva sobre a função das intermediárias nas espécies de Epiponini. Este fato mostra que esse grupo necessita de estudos mais detalhados, inclusive com observações diretas, no futuro.

## CONCLUSÕES

Os principais resultados obtidos, permitem as seguintes conclusões:

1. Todas as colônias de *Brachygastra augusti*, *Brachygastra lecheguana*, e de *Pseudopolybia vespiceps* analisadas e que envolviam colônias em diferentes fases ontogenéticas, evidenciaram a presença das fêmeas chamadas intermediárias, cujos ovários encontraram-se razoavelmente desenvolvidos e com ausência de inseminação. Elas ocorreram em grande quantidade em todas as colônias analisadas (variando de 38 a 73% da população adulta em *Brachygastra augusti*; 35 a 51% em *Brachygastra lecheguana* sendo observadas em baixa porcentagem (8,7%) na fase de pós enxameagem e; 25 a 41% em *Pseudopolybia vespiceps*); Em *Protonectarina sylveirae* evidenciaram a presença das intermediárias aconteceu apenas na fase de pré-enxameagem;
2. Todas as colônias de *Metapolybia docilis* e *Agelaia pallipes* analisadas e que envolviam colônias em diferentes fases ontogenéticas, evidenciaram a ausência das fêmeas chamadas intermediárias;
3. O tratamento estatístico dos caracteres mensurados através de 4 análises multivariadas - Discriminante Canônica e Stepwise, Distâncias Generalizadas de Mahalanobis e Análise dos Componentes Principais - *Brachygastra augusti* mostrou um grau médio de diferenciação de castas, ou seja, colônias 1, 2, 3 e 4 apresentaram ausência de sobreposição inter-castas nos valores de  $CAN_1$ . A distância de Mahalanobis foi significativa em todas as colônias ao nível de 5%. *Metapolybia docilis* mostrou um grau médio e alto de diferenciação de castas, ou seja, colônias 1 e 3 apresentaram uma pequena sobreposição inter-castas nos valores de  $CAN_1$  (diferente das colônias 2, 5 e 7 – grau alto). *Agelaia pallipes*, por sua vez, mostrou um grau alto de diferenciação de castas, ou seja, colônias 1, 2 e 3 apresentaram ausência de sobreposição inter-castas nos valores de  $CAN_1$ . A distância de Mahalanobis foi significativa em todas as colônias ao nível de 5% e não ficou evidenciou aumento progressivo da diferenciação com o avanço do ciclo colonial. *Brachygastra lecheguana* mostrou um grau baixo e médio de diferenciação de castas, ou seja, colônias 1 e 3 apresentaram ausência de sobreposição inter-castas nos valores de  $CAN_1$ . Já as colônias 2 e 4 apresentaram uma pequena área de sobreposição inter-castas nos valores de  $CAN_1$ . As distâncias de Mahalanobis entre rainhas e operárias+ intermediárias foram significantes em todas as colônias ao nível de 5%. *Pseudopolybia vespiceps* mostrou um grau zero e médio de diferenciação de castas, ou seja, a colônia Pv3 apresentou ausência de sobreposição inter-castas nos valores de  $CAN_1$ . Já as colônias Pv2 e Pv4 apresentaram uma sobreposição quase que total inter-castas nos valores de  $CAN_1$ . As distâncias de Mahalanobis entre rainhas e operárias+ intermediárias foram significantes apenas em uma das colônias (Pv2) ao nível de 5%. *Protonectarina sylveirae* mostrou um grau médio e alto de diferenciação de castas, ou seja, colônia Ps2 não apresentou sobreposição inter-castas nos valores de  $CAN_1$  (mas com presença de intermediárias diferente da colônia Ps1 – grau alto). A distância de Mahalanobis foi significativa em todas as colônias ao nível de 5%.
4. Os caracteres mensurados que mais contribuíram para a diferenciação de castas foram: o comprimento alar (CA), a altura do metassoma (AMS), a altura e o comprimento do mesossoma

(AME e CME), a altura basal do tergo I (ABTI), a largura apical do tergo II (LATII) , a largura apical do tergo II (LATII) o comprimento do tergo I (CpTI), o comprimento da cabeça (CC) (em *Brachygastra augusti*). Em *Metapolybia docilis* foram: o comprimento alar (CA), a altura do metassoma (AMS), o comprimento do mesoscutelo (CMe), a largura basal do tergo II (LBTII), a largura do pronoto (LP) o comprimento da cabeça (CC), a largura da cabeça (LC) e a distância mínima interorbital (dmi). Em *Agelaia pallipes* foram, o comprimento alar (CA), a altura do metassoma (AMS), o comprimento do mesossoma (CME), a altura apical do tergo I (AATI), a largura do mesoscuto (LM) e a largura da cabeça (LC). Em *Brachygastra lecheguana* foram , o comprimento alar (CA), a altura do metassoma (AMS), a largura apical do tergo II (LATII) a largura da cabeça (LC), a largura do mesoscuto (LM) e a largura do pronoto (LP). Em *Pseudopolybia vespiceps* foram: a altura do metassoma (AMS), a largura apical do tergo II (LATII) , o número de hâmulos (NH) o comprimento do primeiro tergito gastral (CpTI) a altura basal do primeiro tergito gastral (ABTI) a distância mínima interorbital (dmi) e o comprimento do metanoto (CMt). E em *Protonectarina sylveirae* foram: o comprimento alar (CA), a altura do metassoma (AMS), a largura da cabeça (LC) e o comprimento do primeiro e do segundo tergito gastral (CpTI e CpTII).

5. O número de rainhas variou nas colônias analisadas, havendo uma correlação com as diferentes fases do ciclo colonial em *Brachygastra augusti* e de *Agelaia pallipes*. Desse modo, a tendência de diminuição do número de rainhas, segundo dados progressivos do ciclo colonial, apesar da necessidade de maiores detalhamentos futuros, pode ser comprovado. Em *Metapolybia docilis* ocorre exatamente o contrário, ou seja, observamos um aumento do número de rainhas, segundo dados progressivos do ciclo colonial. E em *Pseudopolybia vespiceps* e *Protonectarina sylveirae* não houve nenhuma correlação entre o número de rainhas e as diferentes fases do ciclo colonial. Desse modo, a comprovação da tendência de diminuição do número de rainhas, segundo dados progressivos do ciclo colonial, necessita de maiores detalhamentos futuros com a análise de outras colônias.

6. De uma forma geral, há uma nítida divisão de trabalho entre os grupos - Rainhas tem função de fazer postura e operárias em *Metapolybia docilis* e intermediárias+operárias em *Protopolybia exigua* de fazer a construção e manutenção do ninho, defende-lo e cuidar dos imaturos.

7. *Metapolybia docilis* e *Protopolybia exigua* quando em monoginia houve uma maior média de postura pelas rainhas,

8. As rainhas de *Metapolybia docilis* e *Protopolybia exigua* apresentaram um comportamento de dominância para com operárias e outras rainhas, sendo que este comportamento não apresentou qualquer relação com a taxa de postura das rainhas.

9. Intermediárias de *Protopolybia exigua* botam ovos e fazem auto-oofagia. Este fato pode estar relacionado com alimentação das larvas da colônia.

10. Após tratamento estatístico os comportamentos Auto-limpeza, Postura e Dominância em *Metapolybia docilis* e os comportamentos Inserção, Paradas sobre o favo e Postura em *Protopolybia exigua* mostraram-se estatisticamente diferentes entre as castas em todas as colônias e fases do ciclo colonial das duas espécies analisadas.

11. As operárias são responsáveis pela alimentação dos adultos da colônia em *Protopolybia exigua*.

12. Podemos separar comportamentalmente (e não morfológicamente) as operárias das intermediárias de *Protopolybia exigua* através dos comportamentos Limpeza, Auto-limpeza, Inspeção, Inserção, Ventilação, Guarda, Paradas sobre o favo e Submissão.

13. Em *Metapolybia docilis* as operárias jovens (1-5 dias) permanecem a maior parte do tempo sem atividade e são mais subordinadas as rainhas; operárias de meia idade (11-30 dias) cuidam dos imaturos e fazem a manutenção e defesa do ninho e; operárias mais velhas (26-40 dias) fazem forrageamento.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDERSON T.W. **Introduction to multivariate statistical analysis**. John Wiley and Sons Inc. New York, 1958. 374p.
- BAIO, M.V. **Diferenciação de castas e aspectos relacionado ao ciclo colonial de *Protopolybia sedula*, de Saussure (Hymenoptera, Vespidae)**. Ribeirão Preto: USP, 1997. 100p. Dissertação de Mestrado - Depto de Biologia, Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto (USP).
- BAIO, M.V., NOLL, F.B. ZUCCHI, R. & SIMÕES, D. Non-allometric caste differences in *Agelaia vicina* (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini). **Sociobiology** 32(3): 465 – 476, 1998.
- CARPENTER, J.M. Phylogenetic relationships and classification of the Vespinae (Hymenoptera: Vespidae). **Syst. Entomol.** 12: 413-431, 1987.
- CARPENTER, J.M. Phylogenetic relationships and the origin of social behavior in the Vespidae. pp. 7-32, In: K. G. Ross and R.W. Matthews (eds.), **The social biology of wasps**, Cornell University Press, Ithaca, New York, 1991.
- CARPENTER J.M. Biogeographic patterns in the Vespidae (Hymenoptera): Two views of Africa and South America. Pp. 139-155. *In* P. Goldblatt (ed.). **Biological Relationships between Africa and South America**; Yale Univ. Press, New Haven, 1993.
- CARPENTER, J.M. & ROSS, K.G. Colony composition in four species of Polistinae from Suriname, with a description of the larva of *Brachygastra scutellaris* (Hymenoptera, Vespidae). **Psyche** 91 (3-4): 237-250, 1984.
- CARPENTER, J.M. & RASNITSYN, A. P. Mesozoic Vespidae. **Psyche** 97: 1-20, 1990.
- CHANDRASHEKARA, K. & GADAGKAR, R. Unmated queen in the primitively eusocial wasp *Ropalidia marginata* Lep. (Hymenoptera, Vespidae) **Ins. Soc.** 38: 213-216, 1991.
- DUNN, G. & EVERITT, B.S. **An introduction to mathematical taxonomy**. Can. Univ. Press., 152p., 1982.
- EVANS, H.E. & WEST - EBERHARD, M.J. **The wasps**. USA: Univ. Michigan, Ann. Arbor, 1970. 265 p.
- FORSYTH, A.B. **Studies on the behavioral ecology of polygynous social wasps**. Ph. D Dissertation, Harv. Univ., 1978, 226p.
- GADAGKAR, R., VINUTHA, C., SHANUBHOGUE, A., & GORE, A. P. Pre-imaginal biasing of caste in a primitively eusocial insect. **Proc. Roy. Soc. London (B)** 233:175-189, 1988.
- GADAGKAR, R., BHAGAVAN, S., MAIPE, R. & VINUTHA, C.. On reconfirming the evidence for pre-imaginal caste bias in a primitively eusocial wasp. **Proc. Indian Acad. Sci (Animal Science)** 99 : 141-150, 1990.
- GADAGKAR, R., BHAGAVAN, S., CHANDRASHEKARA, K. & VINUTHA, C. The role of larval nutrition in pre- imaginal biasing of caste in the primitively eusocial wasp *Ropalidia marginata* (Hymenoptera: Vespidae). **Ecol. Entomol.** 16:435-440, 1991.
- GASTREICH, K.R., STRASSMANN, J.E. & QUELLER, D.C. Determinants of high genetic relatedness in the Swarm-founding wasp, *Protopolybia exigua*. **Ethol. Ecol. and Evol.** 5: 529-539, 1993.
- GENDRE, F. **L'analyse statistique multivarieé**. Librairie Droz. Genève, Paris. p. 169-275, 1976.
- GIANNOTTI, E., & LETIZIO-MACHADO, V.L. Colonial phenology of *Polistes lanio lanio* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera : Vespidae) **Rev. Bras. Ent.** 38(3/4): 639-643, 1994.
- GOBBI, N. & ZUCCHI, R. On the ecology of *Polistes versicolor versicolor* (Olivier) in southern Brazil. I- Phenological account. **Naturalia** 5:97-104, 1980.

- GOBBI, N. & SIMOES, D. Contribuição ao entendimento do ciclo básico de colônias de *Mischocyttarus* (*Monocyttarus*) *cassununga* (von Ihering, 1903) (Hymenoptera: Vespidae). **An. Soc. Ent. Brasil** 17(2): 421-436, 1988.
- GRECHKA, E. O. The regulation of seasonal development and caste determination in *Polistes* wasps. In V. B. Zinchuk (ed.), **Essays in Memory of N. A. Khotodkovskii**. Nauka, Leningrad, 1986.
- HAMILTON, W.D. The evolution of altruistic behavior. **Amer. Nat** 97: 354-356, 1963.
- HAMILTON, W.D. The genetical evolution of social behaviour I. **J. Theor. Biol.** 7: 1-16, 1964a.
- HAMILTON, W.D. The genetical evolution of social behaviour II. **J. Theor. Biol.** 7: 17-52, 1964b.
- HEBLING, N.J. & LETIZIO, V.L.G. Polimorfismo de las castas femininas de *Polybia emaciata*. **Bol. Soc. Ent.** 7(1): 23-24, 1973.
- HERMAN, R.A., QUELLER, D.C. & STRASSMANN, J.E. The role of queens in colonies of the swarm-founding wasp *Parachartergus colobopterus*. **Anim. Behav.** 59: 841-848, 2000.
- HOLLOBLER B. & WILSON E.O. **The Ants**. Cambridge M.A.; Harvard Univ. Press, 1977.
- HUNT, J.H. Nourishment and the evolution of social Vespidae. In K.G. Ross & R.W. Matthews (eds.). **The social Biology of wasps**. Cornell University Press, Ithaca, 1991.
- HUNT, J.H., JEANNE, R.L. & KEEPING, M.G. Observations on *Apoica pallens*, a nocturnal Neotropical social wasp (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae, Epiponini). **Ins. Soc.** 42: 223-236, 1995.
- HUNT, J.H., SCHMIDT, D.K., MULKEY, S.S & WILLIAMS, M.A. Caste dimorphism in the wasp *Epipona guerini* (Hymenoptera; Vespidae; Polistini, Epiponini): further evidence for larval determination. **J. Kansas Entomol. Soc.** 69 (4) 362-369, 1996.
- IHERING, R. VON. Des Vespides de l'Amerique du Sud. **Ann. Soc. Ent. France**, 72: 144-155, 1903.
- JEANNE, R.L. The adaptiveness of social wasp nest architecture. **Quart. Ver. Biol.** 50: 267-287, 1975.
- JEANNE, R.L. Evolution of social behavior in the Vespidae. **Ann. Rev. Entomol.**, 25: 371-395, 1980
- JEANNE, R.L. The swarm-founding Vespidae In: K. G. Ross and R.W. Matthews (eds.), **The social biology of wasps**, Cornell University Press, Ithaca, New York, 1991.
- JEANNE, R.L. Non-allometric queen-worker dimorphism in *Pseudopolybia difficilis* (Hymenoptera, Vespidae). **J. Kansas Entomol. Soc.** 69(4): 370-374, 1996
- JEANNE, R.L. & FAGEN, R. Polymorphism in *Stelopolybia areata* (Hymenoptera, Vespidae). **Psche**, 81: 155-166, 1974.
- JEANNE, R.L., DOWNING, H.A. & POST, D.C. Age polyethism and individual variation in *Polybia occidentalis*, an advanced eusocial wasp. In R.L. Jeanne (ed.), **Interindividual Behavioral Variability In Social Insects**, Westview Press, Boulder, CO. pp 323-357, 1988
- JEANNE, R.L., GRAF, C.A. & YANDELL, B.S. Non-size-based morphological castes in a social insect. **Naturwissenschaften** 82: 296-298, 1995.
- KLECKA, W.R. **Discriminant analysis**. Series Quantitative applications in the social sciences. Sage Univ. Press, London. 71 p., 1980.
- KOJIMA, J. A critique of variable reduction methods to analyze morphological caste differences in social wasps. **J. New York Entomol. Soc.** 108(3-4): 332-338, 2000.
- KOJIMA, J. & KOJIMA, K. Biometric comparison of body size between queens and workers in New Guinean swarm-founding *Ropalidia*. **Tropics** 4: 49-55, 1994.
- MACHADO, V.L.L. Aspectos da biologia de *Protopolybia pumila* (Saussure, 1863) (Hymenoptera, Vespidae). 1972. Tese de Mestrado, Esc. Sup. Agr. "Luiz de Queiróz" - USP, Piracicaba, 83 p., 1972.

- MACHADO, V.L.L. **Aspectos da biologia de *Protopolybia exigua* (Saussure, 1854) (Hymenoptera, Vespidae)**. 1974. Tese de Doutorado, Esc. Sup. Agr. "Luiz de Queiróz" - USP, Piracicaba, 105 p., 1974.
- MACHADO, V.L.L., GRAVENA, S. & GIANNOTI, S. Análise populacional e morfométrica em uma colônia de *Brachygastra lecheguana* (Latreille, 1824) na fase reprodutiva. **An. Soc. Ent. Brasil.**, 17(2): 491-506, 1988.
- MATEUS, S., NOLL, F.B. & ZUCCHI, R. Morphological caste differences in the neotropical swarm-founding Polistine wasps: *Parachartergus smith* (Hymenoptera: Vespidae). **J. New York Entomol. Soc.** 105(3-4): 129 – 139, 1997
- MATEUS, S., NOLL, F.B. & ZUCCHI, R. Caste differences and related bionomic aspects of *Chartegellus communis*, a neotropical swarm-founding Polistine wasp (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini). **J. New York Entomol. Soc.** 107(4): 390-405, 1999
- MAULE - RODRIGUES, V. & SANTOS, B.B. Vespídeos sociais: Estudo de uma colônia de *Polybia dimidiata* (Oliver, 1791)(Hymenoptera, Polistinae). **Rev. Bras. Ent.**, 18(2): 37-42, 1974.
- NAUMANN, M.G. **The nesting behavior of *Protopolybia pumila* in Panamá (Hymenoptera, Vespidae)**. USA: Kansas, 1970. 182 p. PhD. thesis, - Univ. of Kansas.
- NOLL, F.B. **Diferenciação inter-castas e a sua variação conforme o ciclo colonial em algumas espécies de *Polybia* (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini)**. Ribeirão Preto: USP, 1995. 100 p. Dissertação de Mestrado - Depto de Biologia, Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto (USP).
- NOLL, F.B. **Uma análise da evolução das castas nos Epiponini (Hymenoptera: Vespidae)**. Ribeirão Preto: USP, 2000. 217 p. Tese de Doutorado - Depto de Biologia, Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto (USP).
- NOLL, F.B., MATEUS, S. & ZUCCHI, R. Morphological caste differences in neotropical Swarm-founding Polistinae wasps. V - *Protopolybia exigua exigua* (Hymenoptera, Vespidae) **J. New York Entomol. Soc.** 104(1-2): 62-69, 1996
- NOLL, F.B. SIMÕES, D. & ZUCCHI, R. Morphological caste differences in the neotropical swarm-founding Polistine wasps: *Agelaia m. multipicta* and *A. p. pallipes* (Hymenoptera Vespidae). **Ethology Ecology & Evolution** 9: 361 - 372, 1997
- NOLL, F.B. & ZUCCHI, R. Increasing caste differences related to life cycle progression in some neotropical swarm-founding polygynic wasps (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini). **Ethology Ecology & Evolution** 12(1): 43-65, 2000.
- NOLL, F.B. & ZUCCHI, R. Castes and the influence of the colony cycle in swarm-founding polistine wasps (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini). **Insectes Soc.** 49: 62-74, 2002
- O'DONELL S. Reproductive caste determination in eusocial wasps (Hymenoptera: Vespidae). **Ann. Rev. Entomol.** 43: 323-346, 1998.
- OSTER, G.F. & WILSON, E.O. **Caste and ecology in the social insects**. Princeton University Press, New Jersey, 1978
- PARDI, L. Dominance order in *Polistes* wasps. **Physiological Zoology** 21: 1-13, 1948.
- PELLEGRINI, P.F. **Diferenciação de castas e aspectos relacionados em *Apoica pallens* (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini)**. Ribeirão Preto: USP, 1996. 37p. Trabalho de Conclusão de Curso - Depto de Biologia, Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto (USP).
- QUELLER, D.C. & STRASSMANN J.E. Kin selection and social insects. **Bioscience** 48(3): 165-175, 1998.

- QUELLER, D.C., NEGRON-STOMAYOR, J.A., HUGHES, C. R. & STRASSMANN, J. E. Queen number and genetic relatedness in a neotropical wasp, *Polybia occidentalis*. *Behav. Ecol.* **4**: 7-13, 1993.
- RAO C.R. *Linear statistical inference*. John Willey and Sons, New York, 1973.
- REEVE, H.K. *Polistes*. In *The social Biology of wasps* (ed. Ross & R.W. Matthews). Cornell University Press, Ithaca, 1991.
- RICHARDS, O.W. The biology of the social wasps (Hymenoptera, Vespidae). *Biol. Rev.* **46**: 483-528, 1971.
- RICHARDS, O.W. *The social wasps of the Americas excluding the Vespinae*. London: British Museum (Natural History), 1978. 580p.
- RICHARDS O.W. & RICHARDS, M. J. Observations on the social wasps of South America (Hymenoptera, Vespidae). *Tr. roy. ent. Soc. lond.*, **102**: 1-170, 1951.
- ROSS, K.G. & MATTHEWS, R.W. *The social biology of wasps*. Cornell Press, New York, 1991. 678p.
- SAKAGAMI, S.F, ZUCCHI, R. YAMANE, S., NOLL, F.B. & CAMARGO, J.M.F. Morphological caste differences in *Agelaia vicina*, the neotropical swarm-founding Polistine wasp with the largest colony size among social wasps (Hymenoptera, Vespidae). *Sociobiology* **28(2)**: 207-223, 1996.
- SHIMA-MACHADO, S.N. *Diferenciação de castas em algumas espécies de vespas sociais do Brasil (Hymenoptera, Vespidae, Polybiini)*. Dissertação de Mestrado Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, USP, 276p., 1983.
- SHIMA-MACHADO, S.N. *Variabilidade das castas em algumas espécies de vespas sociais (Hymenoptera, Vespidae, Polybiini)*. Dissertação de Doutorado Instituto de Biociências de Rio Claro, UNESP, 254p., 1991.
- SHIMA, N.S., YAMANE, S. & ZUCCHI, R. Morphological Caste Differences in Some Neotropical Swarm-founding Polistine Wasps I. *Apoica flavissima* (Hymenoptera, Vespidae). *Jpn. J. Ent.*, **62(4)**: 811-822, 1994.
- SHIMA, N.S., YAMANE, S. & ZUCCHI, R. Morphological Caste Differences in Some Neotropical Swarm-founding Polistine Wasps II. *Polybia dimidiata* (Hymenoptera, Vespidae). *Jpn. J. Ent.*, **64(1)**: 131-144, 1996a.
- SHIMA, N.S., YAMANE, S. & ZUCCHI, R. Morphological Caste Differences in Some Neotropical Swarm-founding Polistine Wasps III. *Protonectarina sylveirae* (Hymenoptera, Vespidae). *Bull. Fac. Educ., Ibaraki Univ.*, **45**: 56-67, 1996b.
- SHIMA, N.S., NOLL, F.B., ZUCCHI, R. & YAMANE, S.. Morphological caste differences in the neotropical swarm-founding Polistine wasps IV: *Pseudopolybia vespiceps*, with a preliminary considerations on the role of intermediate females in the social organization of the Epiponini (Hymenoptera, Vespidae). *J. Hym. Res.* **7(2)**: 280 – 295, 1998
- SHIMA, N.S., NOLL, F.B. & ZUCCHI, R. Morphological caste differences in the neotropical swarm-founding Polistine wasps, *Brachygastra lecheguana*, (Hymenoptera, Vespidae, Polistineae, Epiponini). *Sociobiology* **36(1)**: 41-52, 2000
- SIMÕES, D. *Etologia e diferenciação de castas em algumas vespas sociais (Hymenoptera, Vespidae)*. Ribeirão Preto: USP, 1977. 182 p. Tese de Doutorado - Depto. de Genética, Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto (USP).
- SIMOES, D. & MECHE, M.R. Estudo sobre a fenologia de *Polybia (Myrapetra) paulista* IHERING, 1896 (Hymenoptera, Vespidae). *Naturalia* **8**: 185-191, 1983.



- STRASSMANN J.E., GOODNIGHT K.F., KIHGER C.J. & QUELLER, D.C. The genetic structure of swarms and the timing of their production in the queen cycles of neotropical wasps. **Molecular Ecology** 7: 709-718, 1998.
- SUGDEN, E.A. & MCALLEN, R.L. Observations on foraging, population and nest biology of the Mexican honey wasp, *Brachygastra mellifera* (Say) in Texas (Vespidae: Polybiinae). **Journal of the Kansas Entom. Soc.** 67(2): 141-155, 1994.
- SULLIVAN, J. D. & STRASSMANN, J. E. Physical variability among nest foundresses in the polygynous social wasp, *Polistes annularis*. **Behavioral Ecology and Sociobiology** 15: 249-256, 1984.
- TURILLAZI, S. & WEST-EBERHARD, M.J. **Natural History and Evolution of paper-wasps**. Oxford University Press. Pp 400, 1996
- WEST-EBERHARD, M.J. The social biology of Polistinae wasps. *Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Midi*, 140. 1-101, 1969.
- WEST-EBERHARD, M.J. Monogyny in "polygynous" social wasps. **Proc. 7th Int. Cong. Int. Union Study Soc. Insects**, pp. 396-403, 1973.
- WEST-EBERHARD, M.J. The evolution of social behavior by kin selection. **Quart. Rev. Biol.** 50: 1-33, 1975.
- WEST-EBERHARD, M.J. The establishment of reproductive dominance in social wasp colonies. Proc. 8<sup>th</sup> Intl. Congress International Union for the Study of Social Insects (IUSSI), Wageningen, The Netherlands. Pp223-227, 1977.
- WEST-EBERHARD, M.J. Temporary queens in *Metepolybia* wasps: nonreproductive helpers without altruism? **Science**, 200: 441-443, 1978a.
- WEST-EBERHARD, M.J. Polygyny and the evolution of social behavior in wasps. **J. Kansas Entomol. Soc.**, 51(4): 832-856, 1978b.
- WEST-EBERHARD, M.J. The nature and evolution of swarming in tropical social wasps. (Vespidae, Polistinae, Polybiini). **Soc. Ins. Tropics**. Jaisson, I.P. (ed). XIII Press, 97-128, 1982.
- WEST-EBERHARD, M.J. The genetic and social structure of polygynous social wasp colonies (Vespidae: Polistinae). In G.K. Veeresh, B. Mallik and C.A. Viraktamah (eds.), **Social Insects and the Environment**. Oxford & IBH, New Delhi, Pp 254-255, 1990
- WHEELER, D. E. Developmental and physiological determinants of caste in social Hymenoptera: evolutionary implications. **Am. Nat.** 128:13-34, 1986.
- WHEELER, D.E. The development basis of worker castes polymorphism in ants. **American Naturalist** 138: 1218 – 1238, 1991.
- YAMANE, S. KOJIMA, J. & YAMANE, Sk. Queen/worker size dimorphism in na Oriental polistine wasp, *Ropalidia montana* Carl (Hymenoptera: Vespidae) **Insectes Soc.** 30: 416-422, 1983
- ZUCCHI, R. Ritualized dominance, evolution of queen-worker interactions and related aspects in stingless bees (Hymenoptera: Apidae). Pp207-249. In. T. Inoue & S. Yamane (eds.). **Evolution of Insect Societies**, 1993.
- ZUCCHI, R., NOLL, F.B., SHIMA, S.N. & MATEUS, S. Similar trends in Hymenoptera eusociality (Meliponini, Bombini, Epiponini). XIII International Congress of Entomology. Florenca - Italia. p.: 391, 1996.