

ASPECTOS BIOLÓGICOS DE Protopolybia exigua var. exigua (SAUS-
SURE, 1854) (HYM.-VESPIDAE).

VERA LIGIA LETIZIO MACHADO

Orientador: Prof.Dr. Livre-Docente Frederico M. Wiendl

Tese apresentada à Escola Superior de
Agricultura "Luiz de Queiroz", da Uni-
versidade de São Paulo, para obtenção
do grau de Doutor.

- Piracicaba -

Estado de São Paulo - Brasil

Maio - 1974

I

Ao meu
esposo, pais e mestres

DEDICO

AGRADECIMENTOS

A autora registra aqui seus agradecimentos às seguintes instituições e pessoas:

Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (F.A.P.E.S.P.), pela subvenção deste trabalho.

Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Rio Claro, na pessoa de seu diretor, Prof. Dr. Antonio Buschinelli, pela utilização de equipamentos e trabalhos desenvolvidos em seus laboratórios.

Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", pelos materiais fornecidos.

Prof. Dr. Frederico Maximiliano Wiendl, Livre-Docente do Departamento de Entomologia da E.S.A. "Luiz de Queiroz", orientador.

Profa. Dra. Vilma Maule Rodrigues, Assistente-Doutor do Departamento de Fisiologia Animal e Zoologia da F.F.C.L. de Rio Claro, pela amizade, críticas e sugestões recebidas no decorrer dos trabalhos, bem como pela facilitação no uso de trabalhos especializados de sua biblioteca particular.

Dr. O. W. Richards, Emerity Professor of Zoology & Applied Entomology of London, pela confirmação da identidade da espécie.

Dra. Sâmia Maria Tauk, e os demais membros do Departamento de Química da F.F.C.L. de Rio Claro, pela assistência técnica especializada.

Senhores: Francisco A. Zanello por serviços técnicos prestados, José Carlos Ribeiro e Maria Isabel B. dos Santos pelos serviços de datilografia.

Professor Evoneo Berti Filho pelos serviços de fotografia.

Professores e colegas do Departamento de Fisiologia Animal e Zoologia da F.F.C.L. de Rio Claro, assim como aos professores e colegas do Curso de Pós-Graduação de Entomologia da E.S.A.L.Q., pelos estímulos recebidos.

ÍNDICE

	Pág.
1. <u>INTRODUÇÃO</u>	1
2. <u>OBJETIVOS</u>	2
3. <u>REVISÃO BIBLIOGRÁFICA</u>	4
3.1. Considerações sobre a classificação das Vespas	4
3.2. Posição Sistemática	5
3.3. Sinonímias e nomes vulgares	5
3.4. Distribuição Geográfica	6
3.5. Caracterização Morfológica	6
3.5.1. Caracteres de <u>Protopolybia</u> DUCKE	6
3.5.2. Caracteres de <u>Protopolybia exigua</u> var. <u>exigua</u>	7
3.6. Descrição do Ninho	8
3.7. Diversidade de organização das colônias de Vespas	9
3.7.1. Organização social dos Polybiini	11
3.7.2. As castas	13
3.7.3. Determinação das Castas Femininas	15
3.7.4. Desenvolvimento da Colônia	18
3.7.5. Ciclo da Colônia	21
3.7.6. Divisão de Trabalho	22
3.7.7. Atividade Enzimática do Tubo Digestivo	23
4. <u>MATERIAIS E MÉTODOS</u>	25
4.1. Materiais	25
4.1.1. Instalações e Equipamentos	25
4.1.2. Insetos	26
4.2. Métodos	26
4.2.1. Captura	27
4.2.2. Translocação	27
4.2.3. Conservação	27
4.2.4. Procedimento no Laboratório com a colônia	28
4.2.4.1. Ninho	28
4.2.4.2. Cria	29
4.2.4.3. Adultos	29
4.2.4.4. Confecção de Tabelas e Figuras	30
4.2.5. Ensaio Bioquímico	30
4.2.5.1. Atividade Enzimática	30

	Pág.
4.2.6. Microbiologia.....	31
5. <u>APRESENTAÇÃO E DISCUSSÃO DOS DADOS</u>	35
5.1. Coleta e análise de populações de enxames e ninhos em diferentes fases de desenvolvimento.....	35
5.2. Ciclo da colônia.....	53
5.2.1. Periodismo anual.....	56
5.3. Determinação do número de estágios larvais e a curva de crescimento da cria.....	56
5.4. Análise dos Dados Biométricos.....	64
5.5. Aspectos do ninho.....	67
5.5.1. Material de construção.....	67
5.5.2. Análise química.....	67
5.5.3. Atividade construtora.....	68
5.6. Translocação de Colônias Naturais.....	69
5.7. Divisão de Trabalho.....	71
5.8. Alimentação.....	72
5.8.1. Trofalaxis.....	75
5.9. Ensaio Bioquímicos.....	76
5.9.1. Atividades Enzimáticas.....	76
5.10. Microbiologia.....	83
6. <u>RESUMO DAS OBSERVAÇÕES E CONCLUSÕES</u>	87
7. <u>SUMMARY</u>	91
8. <u>BIBLIOGRAFIA</u>	95

1. INTRODUÇÃO

A organização das sociedades de insetos, principalmente a dos himenópteros constitui uma das fontes apreciáveis para o estudo do comportamento social dos animais. Entre eles, a família Vespidae destaca-se pela falta de especialização estrutural entre os vários grupos (DUCKE, 1914) e pela presença de uma especialização comportamental, extremamente desenvolvida em complexidade, desde os tipos solitários aos sociais. As principais referências desta família acham-se condensadas em BODENHEIMER (1937) e em EVANS (1956) principalmente sobre a evolução da vida social, em SPRADBERRY (1965) sobre a organização de comunidades de vespas, em RICHARDS & RICHARDS (1951) sobre vespas sociais da América do Sul e em RICHARDS (1971) sobre a biologia das vespas sociais.

A América do Sul, sem dúvida, é a região mais rica em espécies deste grupo e não menos certo é que no Brasil ocorre a maior parte delas, porque compreende formas setentrionais e meridionais.

Contando com um abundante material de uma fauna ainda praticamente inexplorada, as vespas da América do Sul constituem um campo imenso de investigações, devido às condições da vida tropical que permitem grandes possibilidades de mudanças aos insetos sociais. O trabalho a ser realizado com as vespas sul americanas deverá ser iniciado com uma revisão sistemática baseada em dados biológicos e atingir, pelo menos, alguns aspectos das diversificações intra-específicas,

2. OBJETIVOS

O presente trabalho visa estudar a biologia de Protopolybia exigua var. exigua (SAUSSURE, 1854), comparando sempre que possível aos aspectos biológicos de Protopolybia pumila (SAUSSURE, 1863), dados já parcialmente relatados por ocasião da dissertação apresentada à Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" para obtenção do grau de "Mestre".

Os objetivos do trabalho são os seguintes:

- determinar a composição da população de enxames e ninhos em diferentes fases de desenvolvimento.
- determinar a época de produção de operárias.
- determinar a época de produção das formas reprodutivas.
- correlacionar as características externas (largura de cabeça, comprimento de asa, etc.) e internas (desenvolvimento de ovário, situação da espermateca etc.).
- verificar o comportamento forrageiro.
- verificar a divisão de trabalho entre as castas.
- determinar a duração do ciclo da colônia.
- determinar o periodismo anual (ocorrência) das colônias.
- analisar o material de construção do ninho.
- determinar as principais presas maceradas para alimentação da cria.
- determinar o número de mudas larvais e o crescimento das formas jovens.
- testar a possibilidade de translocação e sua manutenção em Vespários próximos ao laboratório de trabalho.

- verificar a atividade enzimática do tubo digestivo, afim de comprovar-se uma possível diferenciação alimentar (teoria trofogenética) na determinação das castas.

Visando tais propósitos serão realizados estudos morfológicos e biométricos de populações de enxames e de colônias jovens e adultas. Enfim, espera-se determinar o grau de polimorfismo entre as fêmeas adultas; a proporção de fêmeas fecundadas entre as fundadoras; a existência de haplo ou pleometrose na colônia; verificar a época da produção dos machos e a proporção dos sexos, e tentar analisar as possíveis correlações entre as características externas e internas com o comportamento das fêmeas. Por outro lado, na batalha à poluição, um controle biológico pode ser recomendado, uma vez se constatado que as presas (insetos) utilizadas na alimentação da cria constituem-se de pragas importantes das plantas cultivadas (fato já comprovado para vários vespídeos sociais). Neste caso, conhecendo-se a possibilidade da manutenção dessas colônias em Vespários, poderia ser recomendada a translocação das mesmas para as culturas, como o idealizado por RABB & LAWSON (1957) para Polistes fuscatus e Polistes exclamans no controle da mandarová do fumo (Protoparce sexta) com bastante sucesso.

3. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

Esta revisão descreverá, brevemente as principais características das comunidades de vespas da família Vespidae seguida por uma pesquisa mais detalhada da organização social dos Polybiini.

3.1. Considerações sobre a classificação das Vespas

Atualmente o grupo das vespas está dividido em três famílias: duas solitárias Eumenidae e Masaridae, e uma social a Vespidae (com raras espécies de hábitos duvidosos).

Segundo RICHARDS (1962) as vespas sociais (Vespidae) podem ser divididas em três sub-famílias: Stenogastrinae, Vespinae e Polistinae. Destas, somente as Polistinae são representadas na América do Sul pelos Polistini e Polybiini.

Os Polistini têm uma larga distribuição geográfica (YOSHIKAWA, 1962). Constroem ninhos de um só favo, expostos. Segundo SPRADBERRY (1965), as espécies tropicais fundam ninhos por enxameação e as espécies de regiões temperadas o fazem por uma ou mais fêmeas de inverno.

As maiores especializações ocorrem nos Polybiini, onde um número de estruturas peculiares associadas com diferenças na estrutura do ninho tem levado ao conhecimento de muitos gêneros novos. Isto é necessário para reconhecer as correlações existentes na evolução desses gêneros afim de poder discutir a biologia dos mesmos.

Os Polybiini mais primitivos, como Belonogaster, fundam, sozinhos ou em grupos pequenos, colônias de um só favo de polpa de madeira e alimentam as larvas com insetos triturados. Há uma certa divisão de trabalho, em que as fêmeas adultas passam de nutridoras para forrageiras e, finalmente, poedeiras (ROUBAUD, 1916).

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

3.2. Posição Sistemática

Segundo a classificação dada por BERLAND & GRASSÉ (1951) a família Vespidae, ocupa, na classe Insecta a seguinte posição sistemática.

Ordem HYMENOPTERA
Sub-ordem APOCRITA
Grupo ACULEATA
Super-família VESPOIDEA
Família VESPIDAE

Segundo a divisão da família Vespidae (RICHARDS, 1962), o gênero Protopolybia pertence à:

Sub-família POLISTINAE
Tribo POLYBIINI

DUCKE (1910) reconheceu em sua monografia 11 espécies, várias delas com certo número de formas e cores (variedades e raças). Outras três espécies foram descritas por CAMERON (1912) mas, segundo BEQUAERT (1944 a), Polybia nana, Polybia sulciscutis e Charterginus rufoornatus, são de duvidosa afinidade.

3.3. Sinonímias e nomes vulgares

Protopolybia exigua foi Polybia exigua de SAUSSURE, 1854, Protopolybia punctulata de DUCKE (1907); Protopolybia sedula var. exigua DUCKE (1910), e Protopolybia minutissima var. exigua BEQUAERT (1944).

A figura e a descrição original, da P. exigua no Museu de Paris, são de uma vespa reduzidamente marcada de ama-

relo com a faixa basal do segundo tergito interrompida em 2 listras oblíquas. DUCKE (1907) não descreveu adequadamente a cor de sua P. punctulata, a qual ele próprio, mais tarde, tratou como sinonímia de P. sedula.

Entretanto, BEQUAERT (1944 a), considerou que a maioria dos espécimens é de P. exígua, com base no estabelecido por DUCKE (1910) que estes são menos profusamente marcados do que P. sedula.

Quanto à designação vulgar, estas pequenas vespas são conhecidas como "caba-mirim" mas, regionalmente (Estado de São Paulo), qualquer vespa pequena recebe o nome de "mariquinhas".

3.4. Distribuição Geográfica

Protopolybia é estritamente Neotropical, estendendo-se da Guatemala ao sul do Brasil, Paraguai e Bolívia. Possivelmente, ocorre também no sul do México e norte da Argentina (RICHARDS & RICHARDS, 1951 : 23).

BEQUAERT (1944 a : 108) examinou espécimens de Protopolybia exigua exigua provenientes de várias regiões do Brasil : em Santo Amaro e Mogi das Cruzes no Estado de São Paulo; em Aquidauana no Estado de Mato Grosso; em Itatiaia no Estado do Rio de Janeiro; Petrópolis no Estado da Guanabara; em Lasserance no Estado de Minas Gerais e em Belém no Estado do Pará.

3.5. Caracterização Morfológica

3.5.1. Caracteres de Protopolybia DUCKE.

As larvas deste gênero têm características semelhantes às de Polybia (DIAS & RODRIGUES, 1974). O dentículo da superfície ventral das mandíbulas é muito reduzido ou praticamente ausente.

A caracterização morfológica dos adultos, segundo a revisão do gênero por BEQUAERT (1944 a), compreende:

Cabeça: moderadamente achatada; ligeiramente longa; órbitas amplas, porém, mais reduzidas nas fêmeas do que nos machos; espaço óculo-malar obsoleto; côndilo mandibular aproximadamente tocando o olho; clipeo grande e largo; pequenos ocelos, mandíbulas moderadamente longa, com borda apical ligeiramente oblíqua, com 4 dentes aguçados; palpo maxilar com 6 segmentos, o último sem seta pré-apical forte.

Tórax: pronoto reto, truncado ou ligeiramente curvado anteriormente, com margem umeral levantada; mesoepisterno não dividido, mesoepímero separado do episterno por profunda e incompleta sutura; escutelo normal, ligeiramente convexo; post-escutelo formando uma porção oblíqua convexa, porção apical reduzida, dentro de um triângulo ou extensão lobar (língua) que alcança metade ou mais do comprimento do propodeo.

Abdome: músculo exterior do abdome é inserido no propodeo em ampla e oval cavidade. Abdome normal, 1º tergito curto em forma de xícara peciolada, em ambos os sexos.

Patas: normais; todos os segmentos de meio ao ápice são simétricos; tíbia da pata média com duas esporas; garras simples e simétricas.

Asas: com a usual venação de Polybiinae; estigma muito largo e centralmente membranoso, veia basal da asa anterior terminando fechada para o estigma, célula cubital muito pequena e comprida, frequentemente triangular, asa posterior, sem exceção, pré-axilar.

3.5.2. Caracteres de Protopolybia exigua var. exigua:

Segundo as descrições de DIAS & RODRIGUES (1974), as larvas desta espécie tem um corpo alongado. Segmento anal com lobo dorsal arredondado e lobos latero-dorsais também arredondados e evidentes. A cabeça da larva é de cor clara, inclusive antenas e bandas temporais. Covas tentoriais anteriores um pouco mais escuras que a cápsula cefálica.

Depressões alongadas na região central da cabeça e, acima de cada antena, há uma depressão muito reduzida. Pleurostomas pouco desenvolvidos.

Mandíbulas claras com o dentículo da superfície ventral representado por uma pequena protuberância. Mento alongado no sentido vertical.

Na caracterização morfológica dos adultos, procurou-se coligir informações das descrições existentes, segundo a original de SAUSSURE (1854), e as de DUCKE (1905, 1910) e BEQUAERT (1944a, 1944b).

Corpo opaco (preto-brúneo) ou ligeiramente brilhante, com manchas amareladas ou esbranquiçadas reduzidas e de coloração menos profusa do que P. sedula.

O post-escutelo muito comprido, igual a uma vez e meia o tamanho das patas; pronoto estreito; 1º segmento abdominal alongado podendo a base do tergito ser ligeiramente alargada para os lados e a faixa basal do 2º tergito interrompida por duas listras oblíquas.

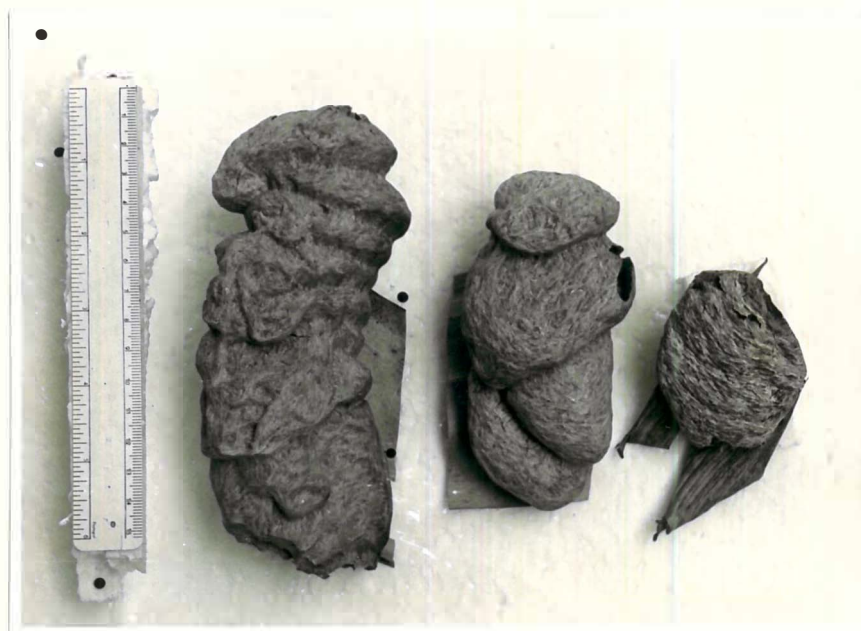
Segundo BEQUAERT (1944), a série de vespas de Trinidad parece ser uma transição entre P. sedula e P. exigua, pois a faixa basal do 2º tergito é parcial ou completamente dividida por uma estreita linha mediana.

Os machos apresentam clipeo amarelo, alongado e mais reduzido que as fêmeas; na maioria, os esternos marcados de amarelo; olhos dilatados e antenas com 13 segmentos.

3.6. Descrição do ninho

P. exigua exigua constroeu ninhos do tipo estelocítaro caliptódomo, sempre na face dorsal de folhas largas, presos por meio de pedúnculos de 2 mm de comprimento. Geralmente o ninho consiste em um simples favo de forma mais ou menos hexagonal ou ovalado (raramente com 2 ou mais de 3 favos). As

células são pequenas: 2 mm de diâmetro para 5 mm de altura e o envelope de cor branca acinzentada ou amarela, um tanto rugoso e listrado. A posição dos andares sobre o envelope do favo anterior é indiferente, ficando por vezes no seu centro (forma globular) ou então mais para o lado como "fatias de pão" (Figura 1). A entrada é lateral, uma para cada andar e de dimensões variáveis.



A cobertura destes ninhos assemelha-se bastante à da Protopolybia pumila, fina e imitando papel de seda, entretanto, de consistência um pouco mais grosseira e com inúmeras listras escuras.

Os ninhos foram bem descritos e figurados SAUSSURE (1954); RUDOW (1901); MOEBIUS (1856); DUCKE (1907); von IHERING (1904).

3.7. Diversidade de organização das colônias de Vespas:

Primeiramente seria interessante apresentar a classificação das colônias segundo SPRADBERRY (1965), visando a composição original da unidade de construção e seu subsequen

te comportamento. Uma colônia apresenta pleometrose quando contém duas ou mais fêmeas fecundadas, poedeiras (rainhas); e, haplometrose, quando há uma só rainha.

Pleometrose permanente - caracteriza-se pela fundação de colônias através de enxameação, constituída por rainhas ou rainhas e operárias, podendo também conter machos como foi registrado por DUCKE (1910) e RODRIGUES (1968). É típico para a maioria das sociedades dos Polybiinae e alguns Polistes tropicais.

Pleometrose primária (ou pleometrose periódica de YOSHIKAWA, 1957) - Descreve um tipo de associação onde um grupo de rainhas coopera na fundação da colônia e, depois da emergência das primeiras operárias, todas as fêmeas se dispersam menos uma RAU, 1940; PARDI, 1946; DELEURANCE, 1955; para várias espécies de Polistes. Esta dispersão é geralmente um resultado de competição entre as fêmeas das quais, a dominante expulsa as restantes (fêmeas auxiliares).

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

Pleometrose temporária - foi descrita por RAU (1940) e YOSHIKAWA (1957) para Polistes, onde duas ou mais fêmeas partilham de um ninho fundado por uma única, sem cooperação no seu desenvolvimento. Depois elas dispersam e formam colônias individuais.

Essa associação provavelmente é o estágio final de um período de pós-hibernação, migratório, onde o ninho é somente usado como abrigo. Foi observado também um caso de pleometrose temporária em Vespula (YOSHIKAWA, 1962).

Haplometrose temporária: é o estágio inicial de

colônia em Belonogaster e Polistes, onde uma só fêmea inicia o desenvolvimento da colônia e, ao ligar-se aos seus descendentes ou às fêmeas de outras colônias, produz uma sociedade pleométrica.

Haplometrose funcional - é estabelecida quando uma associação inicial de fêmeas, pleométrica, sofre uma mudança resultando numa sociedade haplométrica, pelo estabelecimento de uma dominância hierárquica ou "ordem de bicar", onde a fêmea dominante assume a função de postura e as outras formam uma ordem de dominância mais ou menos linear, devido às diferenças existentes entre elas (desenvolvimento dos ovários, idade etc.). Este fato foi bastante elucidado por PARDI (1940-51), DELEURANCE (1946 - 55) e GERVET (1956 - 64) para algumas espécies de Polistes.

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

3.7.1. Organização social dos Polybiini :

Para a maioria dos Polybiini a pleometrose permanente tem sido a regra, embora SPRADBERRY (1965) tenha identificado várias formas de metroses.

RICHARDS & RICHARDS (1951) dividem as espécies de Polybiini em três tipos, de acordo com a organização social das castas femininas: 1) Colônias com poucas intermediárias e uma ou mais rainhas: Polybia, Stelopolybia fulvofasciata (LEP.), Para chartergus fraternus (GRIB.), Metapolybia cingulata (FABR.). Poder-se-ia incluir também aqui, as situações observadas por MACHADO & HEBLING (1972), para Chartergus chartarius (OLIV.) e MACHADO & RODRIGUES (1974): para Parachartergus pseudoapicalis

(WILLINK) onde são encontradas várias rainhas e muitas operárias, faltando, entretanto, a casta intermediária. 2) Colônias com muitas rainhas e intermediárias: Brachygastera scutellaris (FABR.), Stelopolybia pallens (LEP.), Protopolybia pumila (SAUSS.), Protopolybia minutissima (SPIN.), e também Belonogaster (SAUSS.). Protopolybia holoxantha (DUCKE) e P. emortualis (SAUSS.) não foram satisfatoriamente estudadas, mas parecem ser do mesmo tipo. 3) Colônias com uma rainha e nenhuma intermediária: são colônias pequenas como as de Mischocyttarus (SAUSS.).

A série de formas polimórficas em Vespidae é extensa, ainda que não seja comparável à especialização encontrada em termitas e formigas.

CUMBER (1951) reconheceu três graus diferentes no desenvolvimento da casta operária: a) operária e rainha morfológicamente separadas; b) operárias e rainha, embora não tenham diferenças morfológicas, mostram marcada diferença no tamanho; c) operária e rainha não tem quaisquer diferenças morfológicas, nem sequer uma distinção em dois grupos de tamanho.

Segundo EVANS (1956), a condição de muitas intermediárias na colônia com a falta de diferenças externas entre rainhas, intermediárias e operárias, é, presumivelmente, mais primitiva que a condição encontrada para muitas espécies de Polybia, onde as intermediárias são raras e as rainhas frequentemente visíveis através de diferenças morfológicas.

RICHARDS & RICHARDS (1951), analisando uma colônia de P. pumila da Guiana Britânica puderam distinguir as rainhas das operárias e intermediárias através do maior volume do abdome e, posteriormente, os dados biométricos revelaram que as rainhas têm também, em média, asas mais longas e maior número de hâmulos.

Entretanto, rainhas significativamente menores -

são encontradas nas seguintes espécies de Polybiini: Polybia dimidiata (OLIVIER) por von IHERING (1903), Apoica pallida (OLIVIER) por HEBLING (1969) e Polybia emaciata (LUCAS) por HEBLING & LETIZIO (1973). Outro tipo de diferença entre rainhas e operárias ressaltado por RICHARDS (1971) ocorre em certos gêneros (muitas espécies de Polybia, Protopolybia, Brachygastera) é uma estrutura na parte final do penúltimo (5º) esternito gastral das fêmeas, algo análogo ao órgão de Vander VECHT, situado no 6º esternito. É uma região transversalmente estreita, com poros finos na cutícula, muitas vezes diferenciada pela cor do material gelatinoso deixado sobre a estrutura, a qual, certamente cobre uma glândula subcuticular. Em Apoica pallida e algumas espécies de Polybia, as rainhas destacam-se das operárias por apresentarem estas uma secreção escurecida (RICHARDS, 1971).

No grupo das Polybia occidentalis, Brachygastera e Protopolybia, o órgão está presente mas, é inconspícuo e quase não se nota sinal externo da secreção. Este aspecto tem grande importância no estudo das castas dos Polybiini.

3.7.2. As castas

As castas constituem um problema mais complexo do que se supõe. Inicialmente, deve-se lembrar a "teoria de Dzierson", a partir de observações feitas em 1845, sobre a origem citológica do sexo, na qual machos e fêmeas provêm de ovos haplóides ou diplóides, respectivamente. A existência de haplo-diploidia já foi sugerida por SIEBOLD (1871) e MARCHAL (1896), quando observaram que ovos de operárias, não férteis, de Vespu-la produzem machos.

MONTAGNER (apud SPRADBERRY, 1965) confirmou os achados de MARCHAL (1896) em que as operárias, isoladas da rainha sofreriam desenvolvimento dos ovários. Os ovários das operárias de colônias na fase de pré-produção de machos desenvolvem

-se em apenas 2 dias nas operárias de colônias macho-produtoras. Isto sugere que o desenvolvimento dos ovariolos da operária está em função da atividade ou nível de desenvolvimento da colônia, possivelmente correlacionado com um efeito da idade da rainha ou com efeito da alimentação, alterada nesta fase por diferentes razões.

Em todas as vespas exceto Vespinae, as diferenças externas entre as fêmeas são fracas. Entre os Polistes podem ocorrer diferenças morfológicas estatisticamente significativas (DELEURANCE, 1952), mas, essas não foram detetadas por CUMBER (1951) para Polistes humilis, nem por RODRIGUES (1968) para Polistes versicolor, P. canadensis e P. carnifex.

ROUBAUD (1916) não encontrou nenhuma diferença entre as fêmeas de Belonogaster, mas, já em Vespula, a disparidade de tamanho é marcante entre rainha e operária (BLACKITH, 1958); RICHARDS, 1949). GAUL (1947) identificou seis formas de fêmeas, incluindo fêmeas ápteras, mas, funcionalmente duas, rainhas e operárias, com intermediárias em algumas colônias de Polybiinae.

PARDI (1940-47) relata a existência de operária e fêmeas de transição (= intermediárias, para RICHARDS & RICHARDS, 1951), entre os Polistinae.

Segundo CUMBER (1951), o conceito de casta operária parece ser o desenvolvimento de relações de indivíduos de uma cadeia contínua de tamanho, uma vez que as fêmeas de todos os tamanhos podem ser fecundadas e desenvolver seus ovários.

JAY (1961), SPRADBERRY (1965) e MONTAGNER (1963a) mostraram que a expressão casta não é fixada rigidamente em vespas durante uma grande parte do desenvolvimento larval. A plasticidade inerente do genótipo feminino é de importância fundamental numa discussão dos fatores que controlam a diferencia--

ção de casta. Para uma revisão geral do assunto recomendam-se BRIAN (1956) e LIGHT (1942).

3.7.3. Determinação das Castas Femininas

Embora as castas femininas das vespas sejam pouco diferenciadas quando comparadas àquelas das abelhas e formigas, muito menos conhecidas são as causas que determinam a sua diferenciação. Isto porque nas espécies dos ninhos gimnodomos, como Polistes, que são fáceis de estudar-se, as castas não são distintas externamente, mas por outro lado, nas espécies de ninhos caliptodomos, onde as castas são muitas vezes bem marcadas; o comportamento é muito difícil de ser observado.

HELDMANN (1936) e PARDI (1942, 1946), trabalhando com Polistes gallica (L.) e RODRIGUES (1968), trabalhando com P. versicolor (OLIVIER), mostraram que, ainda que uma colônia seja fundada por várias rainhas, uma delas se torna a rainha verdadeira e ficam suprimidos os ovários e a função de postura das outras, chamadas "auxiliares". A rainha é aquela que, no momento, está com o ovário mais desenvolvido e domina as outras que cessam a postura (RODRIGUES, 1968). A pequena diferença entre elas é acentuada pelo maior consumo de energia por parte das dominadas ao cuidarem da alimentação, da construção e do suprimento extra de alimento para as dominantes. É provável, entretanto, que isto ocorra na grande maioria dos Polybiini, onde há muitas rainhas em todos os seus estágios de desenvolvimento de suas colônias (pleometrose permanente).

Duas possibilidades foram sugeridas para explicar a origem das castas femininas nos Hymenoptera: a teoria blastogênica e a teoria trofogenética.

Em 1953 e 1957, FLANDERS formulou a teoria blastogênica da determinação de casta em Hymenoptera sociais, baseando-se na biologia de Hymenoptera solitários, onde estabeleceu que os ovos repletos de gema produzem rainhas, e ovos com

uma quantidade reduzida de gema produzem operárias. Entretanto, FLANDERS (1962) reformulou a sua hipótese, dizendo que a rainha origina-se de qualquer ovo diplóide, desde que a larva de um ovo fecundado, mesmo com uma quantidade reduzida de gema, esteja bem alimentada.

Deve-se lembrar aqui que em Apis, as larvas que darão rainha recebem um suprimento maior e melhor de alimento e as que darão operárias, são iguais, mas não recebem a mesma alimentação (teoria Trofogenética).

Em Vespa orientalis as células que produzem rainhas são maiores e somente construídas no fim da estação ao mesmo tempo que são produzidos os machos.

ISHAY, IKAN & BERGMANN (1965) verificaram que a construção das células grandes (de rainhas) é estimulada por uma substância, a alfa-n-hexadecalactona, encontrada em abundância na cabeça de rainhas velhas.

Entretanto, diferenças na alimentação das vespas são difíceis de serem detetadas, exceto em colônias grandes onde se pode avaliar um relativo aumento na quantidade de alimento obtido. A troca recíproca de alimento é altamente praticada entre os indivíduos da colônia, de modo que qualquer substância química na dieta tenderia a espalhar-se largamente.

Em espécies com fraca diferenciação entre castas, mudanças na dieta podem resultar em uma profunda diferenciação funcional. Segundo MARCHAL (1897), a operária que sofreu uma "castração alimentar" inicial sofrerá ainda uma castração nutricional, pela fadiga e empobrecimento em proteínas, devido aos cuidados dispensados às larvas e não terá, pois condições para desenvolver os seus órgãos reprodutores. As observações deste trabalho conduzirão a mais uma explicação para origem dos machos nos Folybiini, bem como tenderão elucidar o problema da determinação das castas femininas. Em sociedade de vespas com

caracteres estruturais e morfológicos, separando as castas adultas é de se esperar que estas diferenças devam ser resultantes de tratamento variado, durante o estágio de pré-imago. Em Ves-pula, onde há diferenças grandes entre rainha e operária, uma alimentação diferencial só pode reforçar o polimorfismo.

CUMBER (1949) em seu trabalho sobre Bombus lucorum (L.) e RICHARDS & RICHARDS (1951) sobre Polistinae, sugeriram que as mudanças na razão larva/operária com o progresso da colônia levam a uma alimentação automaticamente aumentada e, portanto, à produção de rainhas. Mostraram que, em geral, a razão larva/operária aumenta gradualmente até certo ponto; então, sofre declíneo constante e é durante esse declíneo na razão larva/operária que são produzidas as rainhas e machos.

DELEURANCE (1948-1955) estabeleceu que as fêmeas de Polistes, futuras fundadoras, que nasceram no fim do desenvolvimento de uma colônia e se acasalaram, sofrem diapausa ovariana e só após a hibernação, seus ovariolos desenvolvem-se. Nenhum Polybiini, exceto uma ou duas espécies de Mischocyttarus (segundo SNELLING, 1953) hiberna, como acontece para os Vespinae e Polistes das regiões temperadas. Segundo RODRIGUES (1968: 49), uma diapausa rudimentar com machos presentes, ocorre nos meses frios do ano (junho-agosto) para Polistes versicolor e também para Polistes similimus (RODRIGUES - informação pessoal). Em junho de 1973 observou-se situação similar, para Apoica pallens (FABR.) e Polistes cinerascens, esta última, contendo machos presentes.

Segundo RICHARDS (1971), Polybia ruficeps SCHROTTKY, no Brasil, apresenta uma diapausa rudimentar que afeta rainhas e operárias, mas, geralmente, é inoperante a fonte potencial da diferenciação das castas.

Fatores estacionais, essencialmente temperatura, clima, suprimento de alimento devem desempenhar uma parte im-

portante em cada ciclo, pois machos e rainhas são geralmente produzidos num período de tempo fixo da estação.

Nas espécies tropicais, a mecânica de determinação de casta é desconhecida mas, a enxameação provavelmente é o resultado de um ciclo desenvolvimental intrínseco independente de fatores climáticos.

3.7.4. Desenvolvimento da Colônia

Após o acasalamento, as espécies de Polybiini tropicais iniciam a escolha de local do ninho, operação que leva alguns dias, de maneira que vários ninhos podem ser iniciados e abandonados até que se estabeleça definitivamente. Os fatores que podem influenciar a escolha de local foram descritos por WEYRAUCH (1935), VERLAINE (1926) para Vespinae; PARDI (1941-42) e MORIMOTO (1953) para Polistes e SCHWARZ (1931) e RICHARDS & RICHARDS (1951) para Polybiini. KEMPER (1960) estabeleceu que a luz pode desempenhar um papel crítico na escolha do ninho em Vespula, bem como Polistes chinensis antennalis tem preferência em edificar com relação a borda sudeste, onde de manhã cedo o sol pode atuar como catalizador para a atividade da colônia (MORIMOTO, 1953). Nos Polybiini tropicais, entretanto, tem-se observado uma preferência para locais com pelo menos uma fase livre para o vôo.

A constituição e arquitetura do ninho para os Polybiini tem sido descrita por vários autores, entre eles RICHARDS & RICHARDS (1951) e RICHARDS (1971). Os materiais utilizados geralmente incluem madeira (fibras vegetais), embora poucas espécies de Polybiini use exclusivamente barro, como por exemplo, Polybia emaciata e P. furnaria. LITH (1956) registrou um ninho de Dolichovespula saxonica feito de algodão e MACHADO (1972) observou que Protopolybia pumila elabora com pelos vegetais mortos (lignificados) todas as partes do ninho mas, neste último caso exemplifica-se também o gênero Apoica.

Análises detalhadas sobre o comportamento de construção do ninho foram feitas por DELEURANCE (1947, 1955 e 1957) para Polistes e NAUMANN (1971) para Protopolybia pumila.

Segundo DELEURANCE (l.c.) a atividade construtora é efetuada em duas etapas: "multiplicação celular" e "sobrelevação celular", a primeira, resultante de um instinto de construção inato controlado pelos ovários e a segunda, estimulada pelas larvas em desenvolvimento. O número de células construídas pela rainha (algumas vezes também por operárias e intermediárias) varia em diferentes espécies e o tamanho do ninho vai depender do número inicial de indivíduos fundadores. Colônias fundadas por enxames, às vezes, atingem um tamanho grande e constante antes da oviposição e fornecimento de alimento (RICHARDS & RICHARDS, 1951). ZIKAN (1935) registrou que ninhos grandes de Polybia podem ser construídos com 24 horas. RODRIGUES (1968) registrou detalhadamente a construção e o aprivisionamento iniciais de colônias de Polybia scutellaris (agora Polybia paulista). RODRIGUES (1971) observou que Protopolybia pumila constroi 6 ou 7 favos em 3 ou 4 dias.

Em Vespula (SPRADBERY, 1965), até a eclosão das primeiras operárias, o comportamento da rainha fundadora é típico de uma vespa solitária: seleção de local, construção do ninho, oviposição e o provisionamento progressivo de presas de insetos e carboidratos para o desenvolvimento das larvas (primeiro período de desenvolvimento = estágio de colônia embrião).

O desenvolvimento inicial de uma colônia foi estudado por BRIAN & BRIAN (1952) para V. sylvestris; JANET (1895) para V. crabro e V. germanica; YOSHIKAWA (1962), DELEURANCE (1948-55), MORIMOTO (1954) para Polistes e a dinâmica de sua população por BODENHEIMER (1937), SPIETH (1948), BALDUF (1961) e SPRADBERY (1971).

Com o aparecimento das operárias, a fase solitá-

ria de desenvolvimento da colônia sofre uma mudança significativa, uma vez que a rainha torna-se restrita à oviposição, e as operárias encarregam-se de todos os outros deveres. Quando as operárias da primeira geração emergem, a colônia entra em segundo período de desenvolvimento (colônia em estado juvenil). Esta rápida explosão é associada com um aumento da taxa de oviposição e construção de células. DELEURANCE (1948-55) e PARDI (1941-52) consideram que o desenvolvimento do ovaríolo das operárias em Polistes é parcialmente determinado pela ocorrência de células vazias no favo, mas não está claro ainda se o fator produtor da diminuição na taxa de oviposição da rainha é resultado de tal fato.

A duração do período de desenvolvimento é uma medida conveniente na idade do ninho, mas a unidade fundamental para as espécies é o tempo levado para produzir os primeiros machos e as jovens rainhas (fase reprodutiva). Raramente tem sido relatada a idade de colônias mais velhas que três períodos, como ocorre em Polybia rejecta (FABR.) e Polybia occidentalis scutellaris (WHITE), cujas colônias são de vida longa. Nestes casos, o conteúdo das sucessivas camadas de restos fecais deixados nos casulos velhos é muito importante.

Em colônias de clima temperado e mesmo tropical, os machos aparecem antes da enxameação; entretanto, em grandes colônias de muitos Polybiini, eles são relativamente raros, chegando mesmo, em algumas espécies, a ser desconhecidos. Pode-se concluir que são produzidos em certos intervalos, ~~que~~ sabe uma vez ao ano.

Na maioria dos Polybiini, os machos fecundam as rainhas antes da enxameação para fundar novas colônias, porque não são encontrados em colônias jovens de poucos dias, que contém somente células vazias e células com ovos. O gênero Apoica é, às vezes, exceção, pois DUCKE (1910) já encontrou uma popu-

lação enxameante contendo machos, e RODRIGUES (1968) relatou um enxame de Polistes versicolor com macho presente.

3.7.5. Ciclo da Colônia

O ciclo de desenvolvimento mais curto para uma colônia, entre os Polybiini, foi calculado por RODRIGUES (1971) em 90 - 100 dias para Protopolybia pumila. A explicação para isso, como foi observado por MACHADO (1972), seria a redução do tempo de duração dos estágios de ovo, larva e pupa (5, 8 e 10 dias respectivamente), totalizando 25 dias até a emergência do 1º imago.

As poucas referências ao assunto relataram que o tempo total de desenvolvimento desde a oviposição até a emergência do adulto foi de 35 dias para as vespas em geral (SPRADBERY, 1965).

Segundo RICHARDS & RICHARDS (1951) os ciclos das colônias de Polybiini tropicais são calculados em um ano, ou em vários anos. BRUCH (1936) observou uma colônia de Polybia occidentalis scutellaris intermitentemente, por 4 anos mas, esta espécie pode atingir até trinta anos (RODRIGUES, 1968).

No trabalho de JANET (1895) para Vespa crabro L. o período de ovo, larva e pupa, em condições ótimas, foi respectivamente 5, 12 e 13 dias. SCHWARZ (1931) estudando Polybia occidentalis spinolata CAM. (relatada como variedade scutellaris no Panamá), sugere que o desenvolvimento não tem sido muito diferente do de Vespa.

Outro fato importante, que pode estar associado diretamente ao período de desenvolvimento, é o número de estágios larvais. Assim, Protopolybia pumila, de tal ciclo tão curto, possui somente quatro estágios larvais (MACHADO, 1972). Resultados similares para o número de estágios larvais foram encontrados por CUMBER (1951) para Polistes humilis FABR.; HEBLING

& MACHADO (1974) para Polybia occidentalis cincta PROV. Entretanto, para outra espécie de Polybia occidentalis (provavelmente var. occidentalis) bastante comum na região de Rio Claro - SP., MACHADO (1973) encontrou cinco estágios larvais e RODRIGUES (1968) registrou o mesmo para Polistes versicolor, P. canadensis e P. carnifex. Os trabalhos de MACHADO (1972), HEBLING & MACHADO (1974) e MACHADO (1973) demonstraram que a cápsula cefálica das larvas crescem segundo a regra de DYAR, isto é, numa razão média constante de progressão geométrica, aproximadamente 1,4.

3.7.6. Divisão de Trabalho

O estabelecimento de uma sociedade de insetos prevê a possibilidade de diferenciação de seus membros nos distintos grupos de trabalhos. Certamente, alguma forma de divisão de trabalho cooperaria para a eficiência de um grupo, inicialmente numa base funcional e posteriormente o desenvolvimento estaria sujeito às modificações estruturais (como ocorre às sociedades de termitas e formigas mais avançadas).

Nas comunidades de vespas mais primitivas, como Belonogaster, há uma pequena divisão de trabalho entre as fêmeas, onde as recém-nascidas participam da nutrição larval, posteriormente tornam-se forrageiras e quando maduras, tornam-se poedeiras (ROUBAUD, 1916). Este mesmo autor verificou que esse comportamento é típico das Stenogastrinae e Ropalidiini sociais.

Os Polistinae exibem uma série de hábitos sociais e PARDI (1948 - 51) mostrou que a distribuição varia entre as fêmeas de acordo com interações psico-fisiológicas, por meio das quais as fêmeas adultas distribuem-se numa ordem linear de dominância. A divisão primária em Polistes é entre dois tipos de fêmeas: as poedeiras, aquelas que permanecem no ninho, ocupando alto lugar na escala social (dominantes) e, as forrageiras, aquelas cujas atividades requerem o abandono do ninho, es

tando num lugar inferior como subordinadas.

Dentro dos Vespinae, as diferenças fisiológicas entre rainhas e operárias resultaram no desenvolvimento de uma casta operária morfológicamente distinta. A rainha é responsável por toda ou quase toda a postura, enquanto que as operárias cuidam de todos os outros deveres da colônia. Entretanto, para os Polybiini faltam dados sobre a existência de uma divisão de trabalho, que possivelmente ocorre, numa situação mais complexa em suas grandes colônias.

Como RICHARDS (1953) apontou, geralmente a divisão de trabalho em Hymenoptera é uma forma de cooperação ou um meio de tornar a inabilidade de um indivíduo como vantagem da colônia.

3.7.7. Atividade Enzimática do Tubo Digestivo

Este estudo em insetos têm dependido sempre da fisiologia dos vertebrados, e nenhum conceito novo foi desenvolvido como resultado de pesquisa entomológica neste campo.

Os alimentos dos insetos geralmente consistem de qualquer tipo de substância orgânica natural, resultando como fontes finais de energia, os carboidratos, gorduras e proteínas. Os materiais requeridos na alimentação das colônias das vespas são variáveis (polpa de madeira, conteúdos celulares, presas, insetos e carboidratos). Segundo GRANT (1959), as presas utilizadas na alimentação das vespas são variáveis, estendendo-se de mosquitos a beija-flores adultos.

A maior parte da atividade enzimática ocorre no mesentério, onde as enzimas são secretadas, mas devido ao processo da regurgitação, muitas vezes tem lugar no papo. Em Schistocerca, a maior atividade da alfa-glucosidase ocorre no lúmen do stomodéu; entretanto, é no epitélio do mesentério que se encontra a maior atividade enzimática (EVANS & PAYNE, 1964).

Pouca ação enzimática ocorre no proctodéu, a não ser a digestão da celulose, que alguns insetos têm os microrganismos como responsáveis.

Os ênzimos presentes no mesentério são adaptados à dieta, assim, se uma lagarta de borboleta alimenta-se primariamente de proteína, proteases são importantes, entretanto, no adulto, com a alimentação de néctar, elas são ausentes. Do mesmo modo, os afídeos alimentados em floema desprovido de polissacarídeos ou proteínas, a presença da amilase e proteinase não foi detetada, mas a invertase parece ocorrer (AUCLAIR, 1963).

Uma vez constatado que nas espécies em estudo, o conteúdo do reto mostrou-se diferente entre as operárias e rainhas dissecadas, pensou-se numa possível diferenciação alimentar (teoria trofogenética), resultando uma mudança na atividade enzimática e conseqüentemente de metabolismo, entre as castas. Assim, achou-se de interesse introduzir nesta pesquisa alguns ensaios bioquímicos que revelassem tal possibilidade, na determinação das castas femininas. Para tal experimento, não foram encontrados quaisquer dados semelhantes em toda bibliografia consultada, portanto, esta pesquisa baseou-se principalmente em técnicas aplicadas à bacteriologia e bioquímica de microrganismos de vertebrados.

Os temas cuja bibliografia foi levantada constituem os principais objetivos da presente pesquisa.

4. MATERIAIS E MÉTODOS

A descrição deste capítulo, foi feita, abordando-se em separado, cada uma de suas partes.

4.1. Materiais :

Os materiais utilizados no presente trabalho foram os seguintes:

4.1.1. Instalações e Equipamentos:

Esta pesquisa foi realizada nos laboratórios de Fisiologia Animal e Zoologia e Química agregado, da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Rio Claro, sendo que pequena parte desta (análise química do material do ninho) foi realizada no Instituto de Tecnologia dos Alimentos de Campinas.

Para o projeto, além das instalações do laboratório (balcões, armários, prateleiras) existe no referido Departamento, um Vespário experimental.

A presente pesquisa é integrante de uma linha de trabalho sobre a "Organização Social dos Hymenoptera" que se desenvolve no Departamento de Fisiologia Animal e Zoologia da F.F.C.L. de Rio Claro.

Na captura das populações foram utilizados sacos plásticos, lanterna elétrica, tesoura de poda, facão, algodão, éter sulfúrico, rede entomológica e, quando necessário uma escada.

Os equipamentos de laboratórios constaram de uma geladeira, para conservação das populações desde a hora de coleta (à noite) até a hora de fixação (manhã seguinte); vidrarias; solução fixadora de Dietrich, álcoois 50% e 70%; lupa - Wild M₄, ocular micrométrica e os materiais usuais de dissecação (tesourinhas, alfinetes, placas de Petri, pinças etc.).

Nos ensaios bioquímicos da atividade enzimática

(carboidrases, proteases e lipases) e microbiologia do tubo digestivo das diferentes castas, foram utilizados estufas, banho-maria, colorímetro, espectrofotômetro, balança, vidrarias e drogas de laboratório. Para as análises químicas do material do ninho foram utilizados: triturador, microdestilador KJELDAHL e digestores.

Para as observações do comportamento no campo, o equipamento usualmente utilizado foi o seguinte: máscara de apicultura, luvas, chapéu, rede entomológica, máquina fotográfica, pinças, vidros, etiquetas, fixador, higrômetro, termômetro, fotômetro, livro de anotações e, algumas vezes, escada.

4.1.2. Insetos:

As populações de Protopolybia exigua exigua e P. pumila provieram, em sua maioria, de várias localidades do Estado de São Paulo (Rio Claro, Campinas, Ribeirão Preto); somente uma de P. exigua exigua foi coletada no Estado de Minas Gerais.

A determinação de todas as populações coletadas encontradas baseou-se na monografia de SAUSSURE (1954) e nos trabalhos de BEQUAERT (1944 a e b) e DUCKE (1905, 1907 e 1910).

Primeiramente a identificação como Protopolybia minutissima sedula foi dada pelo professor OWAIN WESTMACOIT RICHARDS da University of London, quando de passagem pelo Brasil (Curitiba - PR), em março de 1970. Posteriormente, quando de visita a Rio Claro, em outubro de 1971, redeterminou a espécie como sendo Protopolybia exigua exigua. A confirmação taxonômica das populações de Protopolybia pumila estudadas, também foi dada nestas ocasiões.

4.2. Métodos:

Serão apresentados os métodos usados na captura, translocação, conservação, procedimento no laboratório com a colônia e atividade enzimática:

4.2.1. Captura

A localização da colônia foi realizada durante o dia e a captura verificou-se à noite.

Os ninhos de P. exigua exigua localizaram-se especificamente na face dorsal de folhas largas de várias espécies de bananeiras (Musaceae), palmeiras (Palmeira do passeio-Livistona chinensis R. BR. e Trinax parviflora (Palmaceae), agaves e coqueirinhos de jardins (Cordiline - Liliaceae).

O procedimento para a captura foi o mesmo indicado por RICHARDS & RICHARDS (1951) bem como RODRIGUES (1968) para os Polybiini e Polistini.

Com o mínimo de luz incidente, colocou-se o saco plástico em torno do ninho, fechando-o em seguida ao redor da folha, que foi cortada com auxílio de uma tesoura ou facão.

O uso de algodão embebido em éter, no fundo do saco de captura, foi facultativo. Raramente, esse processo foi usado; porém, rede e algodão embebidos foram mantidos de prontidão no caso de extravio de algum habitante do ninho.

4.2.2. Translocação

Na translocação, as colônias foram colhidas à noite em sacos de tecido de algodão, onde permaneceram até a manhã seguinte ou foram imediatamente fixadas nos novos locais previamente escolhidos no Vespário experimental.

Procurou-se prendê-las, sempre, de maneira semelhante ao local de origem. Tanto na coleta como na reinstalação da colônia, tentou-se danificar o menos possível as paredes e coberturas dos ninhos bem como evitar-se o uso de anestésicos.

4.2.3. Conservação

As populações destinadas à dissecação foram anestesiadas com gás carbônico ou éter e fixadas em solução de

DIETRICH. Quando coletadas distantes do laboratório, as populações foram conservadas em geladeira até a manhã seguinte, antes da fixação.

Para o processo de fixação, toda a população, salvo o lote alfinetado para a determinação, foi mergulhada em uma solução de DIETRICH. Segundo a técnica utilizada por DIAS & RANZANI (1957), para melhor fixação da população adulta (importante na dissecação, esta foi colocada em um recipiente ligado a uma bomba de vácuo por 10 a 15 minutos.

Após permanecer no fixador por 24 horas. o material foi lavado em álcool 50% por 24 horas e depois conservados em álcool 70%.

4.2.4. Procedimento no laboratório com a Colônia

O procedimento no laboratório com o ninho e com seus habitantes (cria e adultos), foi o seguinte:

4.2.4.1. Ninho

Com o auxílio de uma tesoura, os favos foram retirados e, após a determinação de suas áreas, foi estimada a idade e também o número total de células do ninho. A idade estimada representou os períodos de desenvolvimento do ovo ao adulto, assim, quando o primeiro casulo, que apareceu no ninho estava apto a produzir uma vespa jovem, a idade da colônia correspondeu ao primeiro período de desenvolvimento. Se alguma célula estava sendo usada por uma segunda vez, a idade era maior que 1 (período) e assim sucessivamente; podendo-se estimar a idade somente pela aparência das células e o conteúdo dos favos. A idade da colônia que continha somente ovos foi representada por 0 - 0,2; ovos e larvas de 0,2 - 0,6; e ovos, larvas e pupas de 0,6 - 1,0. O papel envelope (cobertura protetora) foi examinado ao microscópio. A partir desse material triturado, foram efetuadas as análises químicas, utilizando-se o Método KJELDAHL para determinação de proteínas, a partir da porcentagem de Nitrogênio; Méto

do dos Reagentes - Método de MUNSEN & WALKER para a determinação dos açúcares totais e redutores; o cálculo da porcentagem da umidade pela perda de peso a 110°C e, o método da determinação de fibras para comprovar a presença de celulose e hemicelulose.

4.2.4.2. Cria

Os ovos, larvas, pré-pupas e pupas foram retirados, separados, contados e obtidos os dados biométricos (mensurações da largura máxima de ovos, da cabeça das larvas, pré-pupas e pupas). Frequentemente, para cada variável foi efetuado um número de cem mensurações, e assim, estas foram distribuídas nas figuras, em porcentagem da população.

As mensurações foram obtidas em lupa Wild M₄, usando-se ocular micrométrica e posteriormente convertidas em milímetros.

Na aplicação da regra de DYAR, foram realizadas somente 10 mensurações para cada estágio de desenvolvimento larval.

4.2.4.3. Adultos

Os adultos foram contados em sua totalidade e as rainhas e machos separados, a olho nu, por apresentarem diferenças morfológicas. Toda a população adulta, menos o lote afinetado, foi dissecada e os dados biométricos obtidos (mensurações da largura máxima de cabeça, comprimento de asa, contagem do número de hâmulos).

Os dados obtidos pela dissecação observaram: desenvolvimento dos ovários, situação da espermateca, conteúdo do tubo digestivo, presença de parasitas internos etc.

Cada ovário compreende três ovaríolos do tipo meróístico politrófico e semelhantes entre si.

O desenvolvimento do ovário, padronizado em 5 tipos: ND - fêmeas com ovaríolos filamentosos e espermateca vazia, corresponderam a casta das operárias estéreis de RICHARDS &

RICHARDS (1951); ID - fêmeas apresentando o início de desenvolvimento (1 a 4 óvulos) e espermateca vazia; D - fêmeas com ovários desenvolvidos (5 - 8 óvulos) e espermateca vazia; BD - fêmeas estéreis ou férteis com ovários bem desenvolvidos, contendo 9 a 12 óvulos; e fêmeas férteis (espermateca cheia) com ovários muito desenvolvidos (MD), possuindo mais de 13 óvulos, foram consideradas rainhas, as maiores e com nítidas diferenças externas.

As fêmeas estéreis ID ou D correspondem à casta das intermediárias de RICHARDS & RICHARDS (1951), ou às fêmeas de transição de PARDI.(1940-47).

4.2.4.4. Confecção de Tabelas e Figuras

De cada colônia (G) foram preparados registros e tabelas para a anotação dos dados obtidos. Dos primeiros constaram local e data de coleta, condições meteorológicas; uso ou não de anestesia; tempo de permanência na geladeira; histórico do desenvolvimento do ninho, vizinhos da mesma espécie, fotografias; número da cria e adultos; e eventualmente, outros dados. Nas tabelas registraram-se os dados obtidos por mensurações, dissecação, contagem etc., e assim, foram confeccionadas as figuras de frequência em porcentagem da população.

4.2.5. Ensaio Bioquímicos:

4.2.5.1. Atividade Enzimática:

Inicialmente, foram capturados vários indivíduos de uma colônia fêmeo-produtora de P. exigua exigua em plena atividade, utilizando-se de um saco plástico introduzido ao redor do ninho e agitando-se levemente.

Em seguida, as vespas capturadas foram anestesiadas em CO₂ e dissecadas, retirando-se o tubo digestivo que foi separado em três partes: Stomodéu (S), Mesentéru (M) e Proctodéu (P). Foram preparados para cada teste, 5 disseções de cada casta feminina (rainha, operária e intermediária). Os ensaios

bioquímicos realizados tentaram detetar a atividade enzimática de algumas carboidrases, proteases, lipases do tubo digestivo nas diferentes castas femininas.

As carboidrases ; amilase, invertase, celulase e quitinase foram testadas segundo a técnica de SOMOGYI & NELSON como o estabelecido, a seguir (TABELAS I e II).

A presença da amilase foi verificada também com lugol, através da hidrólise do amido.

Para o teste das proteases, preparou-se primeiramente um teste simples, utilizando-se gelatina 5 % como substrato e 24 horas de incubação à 36°C. Posteriormente utilizou-se a técnica de VILLELA & BACILA & TASTALDI (1973: 248 - 249) para a determinação turbidimétrica da ação enzimática do tubo digestivo sobre a caseína.

A presença da lipase foi detetada através da técnica de MARTELLI & PANEK (1968) sobre a atividade enzimática de óleos e gorduras.

As leituras de pH foram obtidas, separando-se cada parte do tubo digestivo em água bidestilada.

Todos os testes foram feitos com repetições, procedendo-se da mesma forma para todas as castas femininas.

4.2.6. Microbiologia

Utilizou-se, para tal objetivo, um meio de cultura de identificação presuntiva de bacilos intestinais gram-negativos, segundo técnica apresentada por RUGAI & ARAUJO (1968) que inclui um meio complexo, permitindo observações de várias reações em um só tubo. O meio baseou-se principalmente na produção de indol; LTD; urease; H₂S; ácido ou ácido e gás em glicose; ácido e gás em sacarose e no aspecto do enduto bacteriano.

Para a detecção da presença de fungos foram utilizados meios simples de agar-agar.

Todos os testes foram feitos com repetições, procedendo-se igualmente para as castas femininas, larvas e pupas.

T A B E L A I

Teste das enzimas (invertase, amilase, celulase e quitinase)

Castas Operária

Tubos	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
ml de sacarose (2%)	-	-	-	2,0	2,0	2,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ml de celulose (0,5%)	-	-	-	-	-	-	2,0	2,0	2,0	-	-	-	-	-	-
ml de amido (2%)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2,0	2,0	2,0	-	-	-
g. de quitina	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,01	0,01	0,01
parte do tubo digestivo (S-M-P)	S	M	P	S	M	P	S	M	P	S	M	P	S	M	P
ml de H ₂ O destilada	3,0	3,0	3,0	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	2,5	2,5	2,5
ml de tampão citrato pH = 5,2 (0,01)M	-	-	-	0,5	0,5	0,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ml de tampão acetato pH = 4,7 (0,01)M	-	-	-	-	-	-	0,5	0,5	0,5	-	-	-	-	-	-
ml de tampão fosfato pH = 5,2 (0,01)M	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,5	0,5	0,5	-	-	-
ml de tampão fosfato pH = 5,2 (0,01)M	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,5	0,5	0,5
toluol	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1

Temperatura de incubação 36°C

Tempo 24 horas

Obs.: Procedeu-se igualmente para as castas das intermediárias e rainhas.

TABELA II
Método SOMOGYI & NELSON

Tubo	soluções de açúcares																		
	branco	50 g/ml	20 g/ml	10 g/ml	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
ml de solução padrão glicose	-	0,5	0,2	0,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ml de amostra	-	-	-	-	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
ml de H ₂ O	1,0	0,5	0,8	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9
ml de reagente SOMOGYI	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
apocimento por 10 minutos	sim	sim	sim	sim	sim	sim	sim	sim	sim	sim	sim	sim	sim	sim	sim	sim	sim	sim	sim
ml de reagente NELSON	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
H ₂ O p/ 10 ml	7,0	7,0	7,0	7,0	7,0	7,0	7,0	7,0	7,0	7,0	7,0	7,0	7,0	7,0	7,0	7,0	7,0	7,0	7,0

Leitura: A = 520 nm.

5. APRESENTAÇÃO E DISCUSSÃO DOS RESULTADOS

Os conhecimentos adquiridos sobre as vespas sociais da Europa baseiam-se em estudos sistematizados, principalmente, do ponto de vista da organização social, entretanto, para as vespas da América do Sul, o problema é mais complexo pois, vários tipos de diversificações ocorrem em suas populações, devido à variedade de organização entre os animais e associações inesperadas podem acontecer. Procurou-se então, no presente trabalho, registrar e analisar colônias em diferentes estágios de desenvolvimento, usando-se uma metodologia absolutamente essencial para populações: o levantamento maciço de dados, permitindo uma análise quantitativa dos mesmos e o aprofundamento num dos aspectos dessa organização.

5.1. Coleta e Análise de populações de enxames e ninhos em diferentes fases de desenvolvimento

Para um estudo de dinâmica de população, é necessário considerar a estruturação social que é cíclica e, portanto, o entendimento da espécie será tentado através do estudo das colônias coletadas desde 1970.

A primeira colônia, G₇, foi localizada em 29/XII/70, na cidade de Rio Claro, especificamente na face dorsal de uma folha de bananeira (Musa sapientum L.) a 1,70 metros do solo. A idade calculada foi de 3,0 períodos, pois, essa colônia encontrava-se em fase de enxameação, como se pode deduzir pela presença de machos e pela ausência de atividade construtora.

A presença de apenas dois machos adultos na colônia e a localização de uma população enxameante nas proximidades, parecem indicar uma fase finalíssima de desenvolvimento, tendo já emitido vários enxames.

O ninho G₇ apresentou a forma mais ou menos globular, pois os 4 favos de que era composto o ninho foram construídos um acima do outro em disposição central (não em "fatias de

pão" - disposição lateral, como os coletados por RODRIGUES em 1969). Este ninho apresentou 8 cm. de diâmetro e 6 cm. de altura e o 1º favo preso à folha, por meio de 6 pilares de 2 mm. de comprimento.

Utilizando-se as técnicas e métodos já descritos, os favos foram separados e enumerados a partir do mais recente, mostrando o seu conteúdo:

Favo I: ovos e mel

Favo II: pupas e ovos mais centralmente, mel na periferia.

Favo III: na mesma situação do favo anterior.

Favo IV: ovos no centro, pupas na periferia.

Esse ninho estava bastante parasitado por pupas e adultos de Megaselia scalaris LOEW (Diptera - Phoridae), uma espécie quase cosmopolita. A determinação do parasita foi feita por comparação com os exemplares identificados por BORGEMEIER.

Outras análises do conteúdo do ninho G₇ são mostradas nas TABELAS III_{G7} e IV_{G7} e, para melhor visualizar as possíveis correlações existentes entre os dados obtidos através das mensurações e dissecções, foi elaborada a FIGURA 2. A análise estatística desses dados foi realizada e será discutida mais adiante.

A colônia G₈ foi de uma população enxameante localizada especificamente na face dorsal de uma folha de bananeira a 1,20 metros do solo e a uns 5 metros da colônia G₇ (do qual saiu o enxame fundador da colônia G₈).

A idade calculada foi de 3 dias pois, o ninho era constituído de um único favo, contendo ovos e pouquíssimo mel nos bordos. O ninho G₈ apresentou a forma oval (4 cm de largura, 5 cm. de comprimento e 1,5 cm. de altura) e foi construído sob 4 pilares de 2 mm. de comprimento. Neste ninho não ocorreu parasitismo. Outros dados de análise do conteúdo da colônia G₈ constam das TABELAS III_{G8} e V_{G8} e da FIGURA 3.

TABELA III

Análise dos conteúdos dos ninhos de *Protonotaria crixana* eximia (Saussure, 1854)

Ninhos	Nº de vespas		Castas		Operárias	Nº estimado de células	Casulos	Larvas	Ovos	Média de células/vespas (nos ovos aquilados)	Células/operárias + interm. diárias	Ovos/raíhas (ovi postos ovários)	Oviposição/ovos	Células/população ocupante	Índice de raíhas (porfo dos)			
	Total	Machos	Raíhas	Intermediárias												pre-pupas	pupas	
G7	381	2	35	227	117	3.332	0	197	0	214	18,8	8,7	0	3,2	0,2	4,2	3	
		0,5% da população	9,2% da população	59,6% da população	30,7% da população													
G8	202	0	31	121	50	392	0	0	137	13,5	1,9	0	0	4,4	0,2	1,2	0,4	
			15,3% da população	59,7% da população	25,0% da população													
G34	71	0	3	40	28	336	0	0	15	70	18,0	4,7	0,2	23,3	0,3	3,9	0,4	
			4,3% da população	56,3% da população	39,4% da população													
G33	171	0	5	98	68	476	0	0	41	9	15,8	2,8	0,2	1,8	0,03	9,5	0,8	
			3,0% da população	57,2% da população	39,8% da população													
G25	365	0	16	262	87	1.428	18	0	345	251	16,1	3,9	1,0	15,6	0,4	1,4	1,6	
			4,4% da população	72,0% da população	23,6% da população													
G29	325	0	15	192	118	1.044	24	78	332	175	18,5	3,2	1,1	11,6	0,6	1,7	2,2	
			4,6% da população	59,0% da população	36,4% da população													
G39	113	19	4	71	19	1.092	36	176	336	115	20,5	7,6	3,7	28,8	0,4	1,4	2,8	
		34,2% da população	2,8% da população	49,7% da população	13,3% da população													

TABELA IV G₇

Dados da população de adultos da colônia G₇ de Protopolybia exigua var. exigua (SAUSSURE, 1854)

Frequência em % da população

espermateca	C	V	Total
Des. de ovário ND	-	117 op. 30,9%	117 op. 30,9%
ID	-	114 int. 30,1%	114 int. 30,1%
D	-	113 int. 29,8%	113 int. 29,8%
BD	-	-	-
MD	35 r. 9,2%	-	35 r. 9,2%
Total	35 r. 9,2%	117 op. + 227 int. 90,8%	117 op. + 227 int. + 35 r. (379) 100%

Obs.: Os ovários ND são encontrados nas operárias (ovário filamento), enquanto que ID, D, BD nas intermediárias (de 1 a 12 ovos nos ovários) uma vez que a espermateca esteja vazia (V), segundo classificação de PARDI (1940 - 47) e RICHARDS & RICHARDS (1951). São consideradas rainhas, quando os ovários estão desenvolvidos e a espermateca encontra-se cheia de esperma.

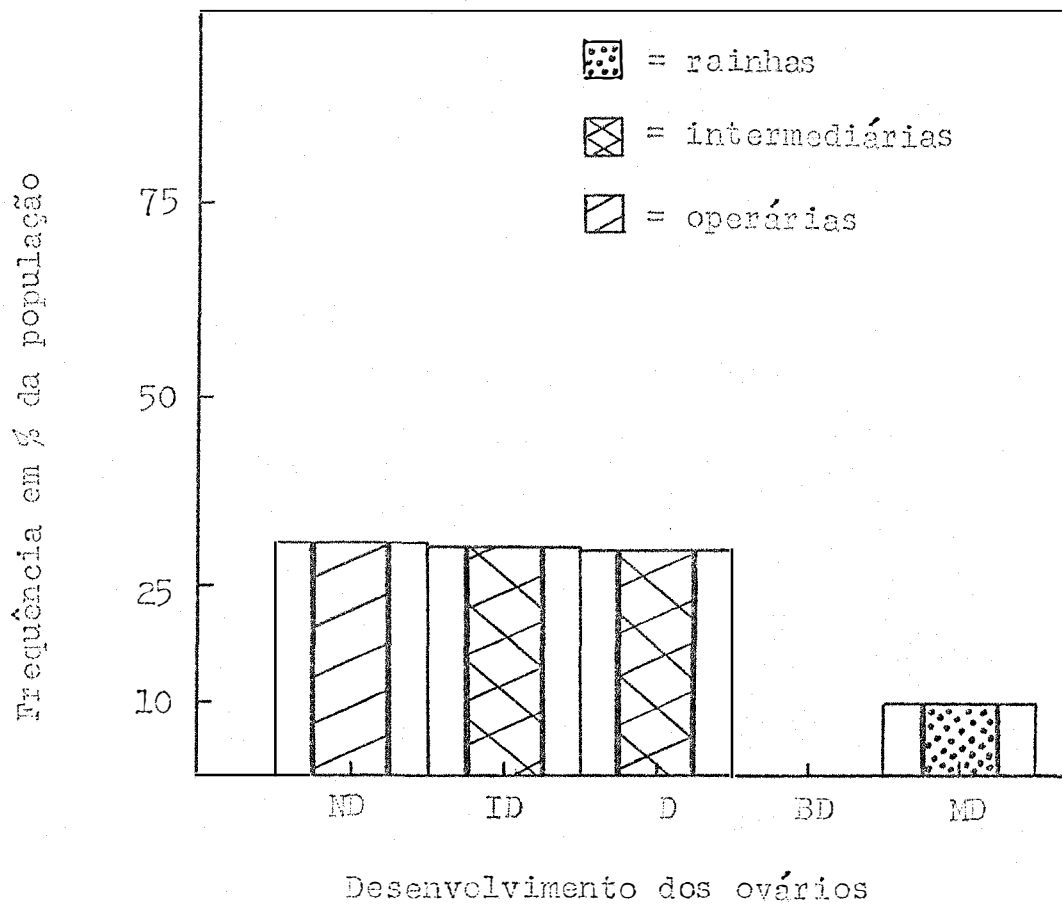


Figura (2). Dados da população de adultos da colônia G₇, de Protopolybia exigua var. exigua (SAUSSURE, 1854)

TABELA V G₈

Dados da população de adultos da colônia G₈ de Protopolybia exigua var. exigua (SAUSSURE, 1854)

Frequência em % da população

espermateca des. de ovário	C	V	Total
ND		50 op. 25,0%	50 op. 25,0%
ID		75 int. 37,0	75 int. 37%
D	1 r. 0,5%	46 int. 22,7%	46 int. - 1 r. 22,7% - 0,5%
BD	9 r. 4,4%		9 r. 4,4%
MD	21 r. 10,4%		21 r. 10,4%
Total	31 r. 15,3%	50 op. + 121 int. 84,7%	50 op. + 121 int. + 31 r. (202) 100%

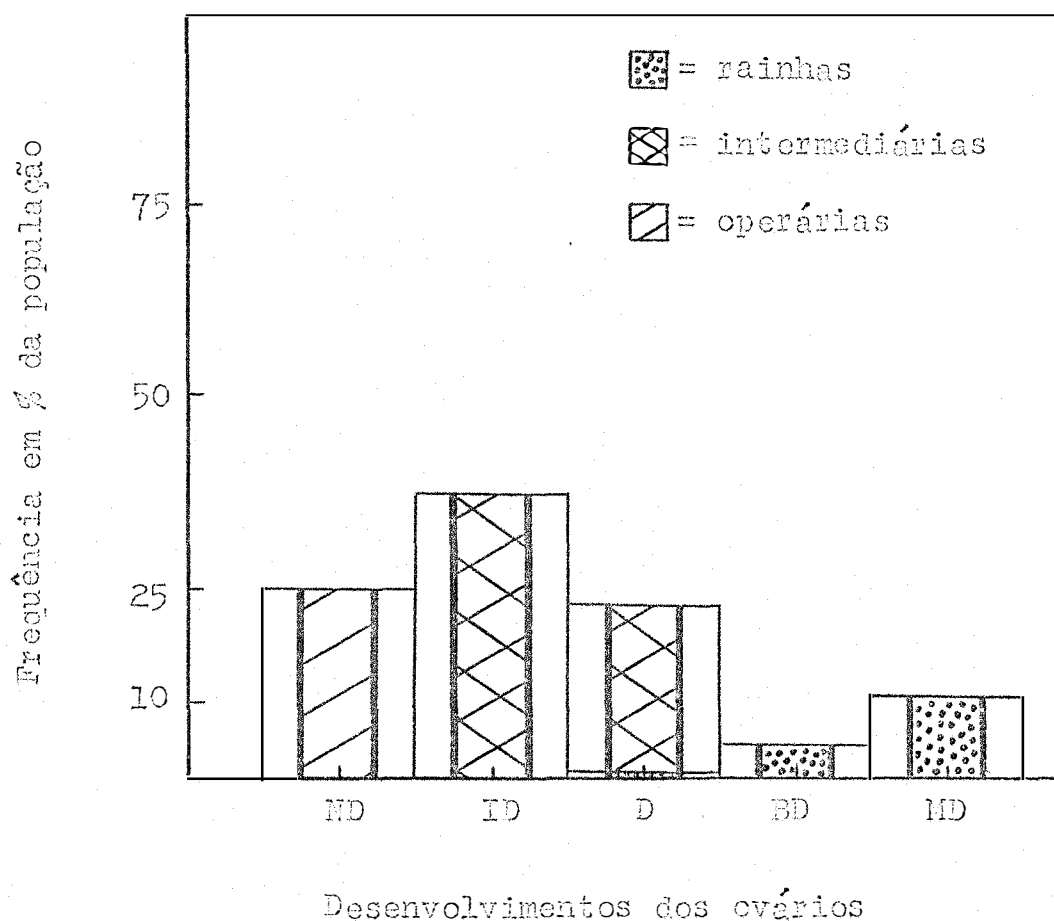


Figura (3). Dados da população de adultos da colônia G_8 de *Protopolybia exigua* var. *exigua* (SAUSSURE, 1854).

Freitas (1888) (apud von IHERING, 1904) relatou que a caba mirim frequentemente constroe sobre uma mesma folha, ou em folhas bem próximas, ninhos de tamanhos desiguais, vivendo uma mesma colônia em casas separadas. Desta maneira, as colônias G_7 e G_8 poderiam ser consideradas como uma única população, vivendo separadamente. Na verdade, a presença de rainhas jovens (D e BD) na colônia filha (G_8) é o indício de que as colônias se completam.

A colônia G₃₄ foi localizada também em folha de Cordiline (Liliaceae) a 1,50 do solo e distante da população anterior uns 50 metros. O ninho G₃₄ apresentou um único favo contendo somente ovos, poucas larvas de estágios iniciais e mel nos bordos. A idade para esta população enxameante foi estimada em 0,4 períodos. Este ninho (G₃₄) apresentou a forma mais ou menos ovalada com 3,5 cm. de altura, 4,5 cm. de comprimento e 1,5 cm. de largura, construído sob 2 pilares de 3 mm. Neste ninho não ocorreu parasitismo.

A análise dos conteúdos da colônia G₃₄ é mostrada nas TABELAS III_{G₃₄} e VI_{G₃₄} e FIGURA 4.

TABELA VI G₃₄

Dados da população de adultos da colônia G₃₄ de Protopolybia exigua var. exigua (SAUSSURE, 1854)

Frequência em % da população

espermateca des. de ovário	C	V	Total
ND	-	28 op. 39,4 %	28 op. 39,4 %
ID	-	23 int. 32,4 %	23 int. 32,4 %
D	-	17 int. 23,9 %	17 int. 23,9 %
BD	-	-	-
MD	3 r. 4,3 %	-	3 r. 4,3 %
Total	3 r. 4,3 %	28 op. + 40 int. 95,7 %	28 op. + 40 int. + 3 r. (71) 100 %

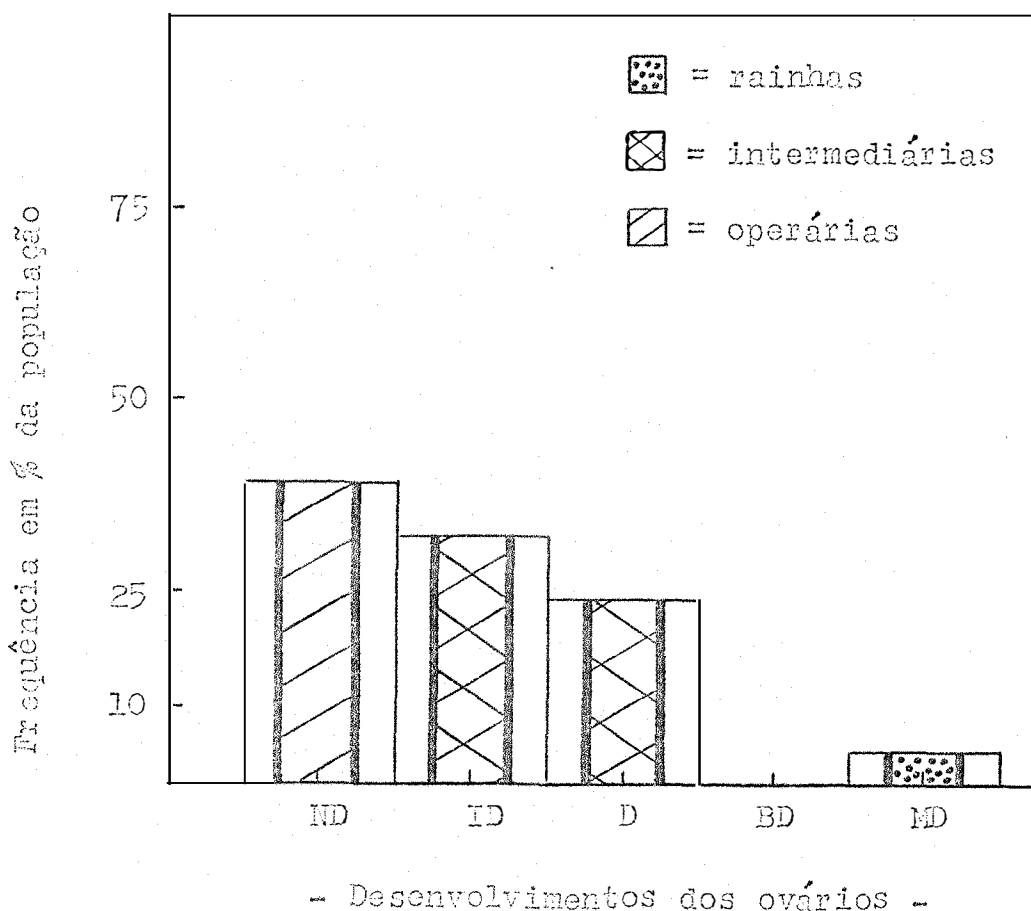


Figura (4). Dados da população de adultos da colônia G₃₄ de Protopolybia exigua var. exigua (SAUSSURE, 1854).

A colônia G₃₃ foi coletada em Ribeirão Preto (SP.) a 1/VI/73, especificamente localizada na face dorsal de uma folha de Cordiline (Liliceae) a 2,50 metros do solo. A idade estimada foi de 0,8 períodos ou cerca de 20 dias. O ninho G₃₃ era constituído de um único favo, contendo poucas larvas (do 3º e 4º estágios) e pré-pupas; apresentou a forma oval (3,5 cm de largura, 6 cm de comprimento e 1,5 cm de altura) e foi construído sob 2 pilares de 2 mm. de comprimento. Esta colônia, apesar de contar com uma população enxameante apresentou o seu ninho bastante parasitado por larvas e pupas de Megaselia sca-

laris, já relatado anteriormente como parasita da cria destas vespas. Estes dípteros, apresentando um ciclo mais curto, conseguem desenvolver-se à custa da cria de P. exigua exigua, razão pela qual neste ninho não foram encontrados ovos nem larvas de estágios iniciais. Na mesma planta, ainda foram encontrados dois ninhos abandonados evidenciando, portanto, frequentes enxameações desta espécie, provocados neste caso, pelo intenso parasitismo (observado através dos pupários desses dípteros, deixados nas células).

Esta população apresentou fêmeas férteis (BD) com ovariolos em degenerescência. Outros dados de análise do conteúdo da colônia G₃₃, constam das TABELAS III_{G₃₃} e VII_{G₃₃} e a FIGURA 5.

TABELA VII G₃₃

Dados da população de adultos da colônia G₃₃ de Protopolybia exigua var. exigua (SAUSSURE, 1854).

Frequência em % da população

espermateca des. de ovário	C	V	Total
MD	-	68 op. 39,8%	68 op. 39,8%
ID	-	83 int. 48,5%	83 int. 48,5%
D	-	15 int. 8,7%	15 int. 8,7%
BD	1 r. 0,6%	-	1 r. 0,6%
MD	4 r. 2,4%	-	4 r. 2,4%
Total	5 r. 3,0%	68 op. + 98 int. 97,0%	68 op. + 98 int. + 5 r. (171) 100%

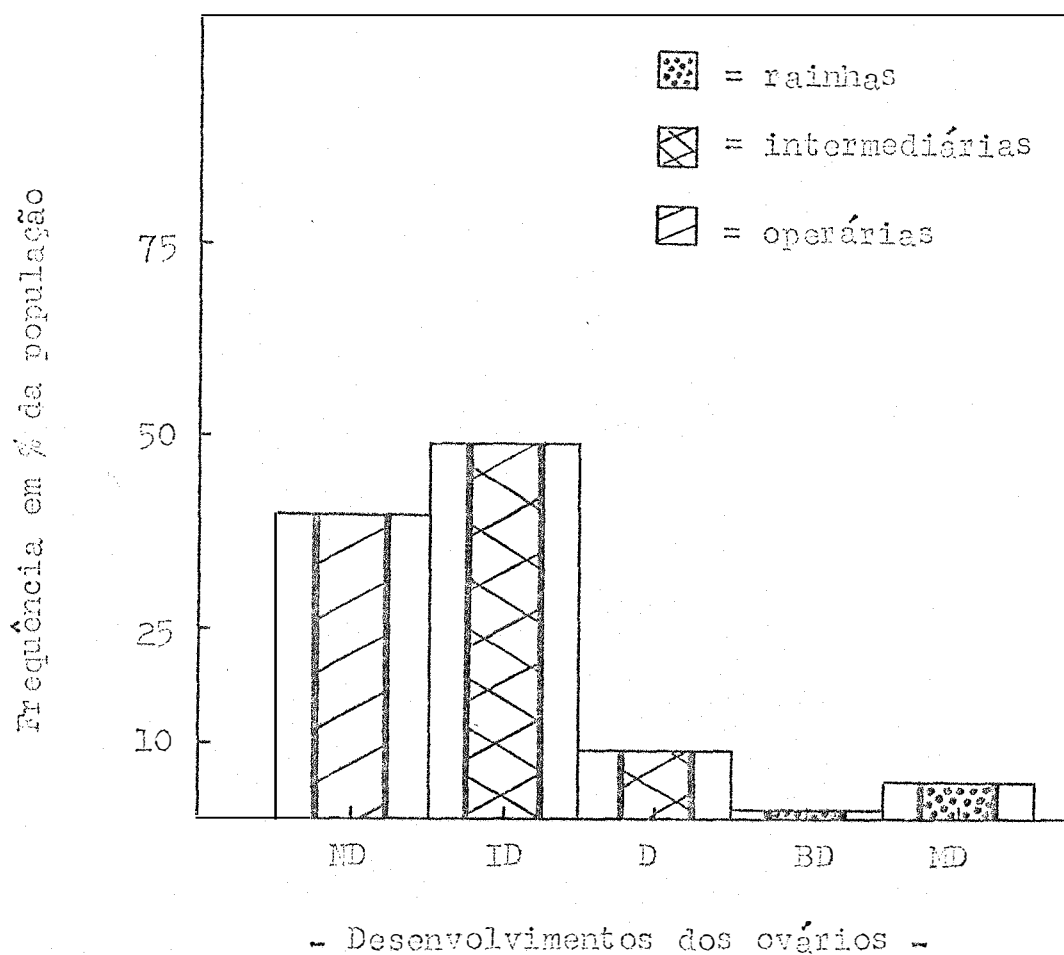


Figura (5). Dados da população de adultos da colônia G₃₃ de Protopolybia exigua var. exigua (SAUSSURE, 1854).

A colônia G₂₅ foi localizada em Rio Claro (Jardim da Botânica - F.F.C.L.) a 22/VII/71, especificamente em folha larga de palmeira (Trinax parviflora) a 2,0 metros do solo. A idade calculada foi de 1,6 períodos, tratando-se, portanto, de uma população em fase fêmeo-produtora com muitas rainhas características (MD) e algumas fêmeas estéreis (BD). O ninho G₂₅ apresentou a forma ovalada em "fatias de pão" com 10 cm de comprimento, 5 cm de largura e 2,8 cm de altura, e uma abertura lateral para o exterior.

Os dois favos componentes do ninho foram separados e mostraram o seguinte conteúdo:

Favo I : ovos e pouco mel

Favo II : ovos e larvas no centro reocupando células.

Neste ninho não ocorreu parasitismo. Outros dados de análise do conteúdo da colônia G₂₅, constam da TABELA III_{G₂₅} e VIII_{G₂₅} e FIGURA 6.

TABELA VIII G₂₅

Dados da população de adultos da colônia G₂₅ de Protopolybia exigua var. exigua (SAUSSURE, 1854).

Frequência em % da população

espermateca des. de ovário	C	V	Total
ND	-	87 op. 23,6%	87 op. 23,6%
ID	-	202 int. 55,5%	202 int. 55,5%
D	-	50 int. 13,7%	50 int. 13,7%
BD	-	10 int. 2,8%	10 int. 2,8%
MD	16 r. 4,4%	-	-
Total	16 r. 4,4%	87 op. + 262 int. 95,6%	87 op. + 262 int. + 16 r. (365) 100%

Considerando-se que a colônia é numerosa para a espécie e que as condições encontradas poderiam ser anormais, pois, no Jardim Experimental do Departamento de Botânica os ninhos eram constantemente derrubados, pode-se deduzir que as fêmeas (BD) estariam desempenhando a função de poedeiras na pro-

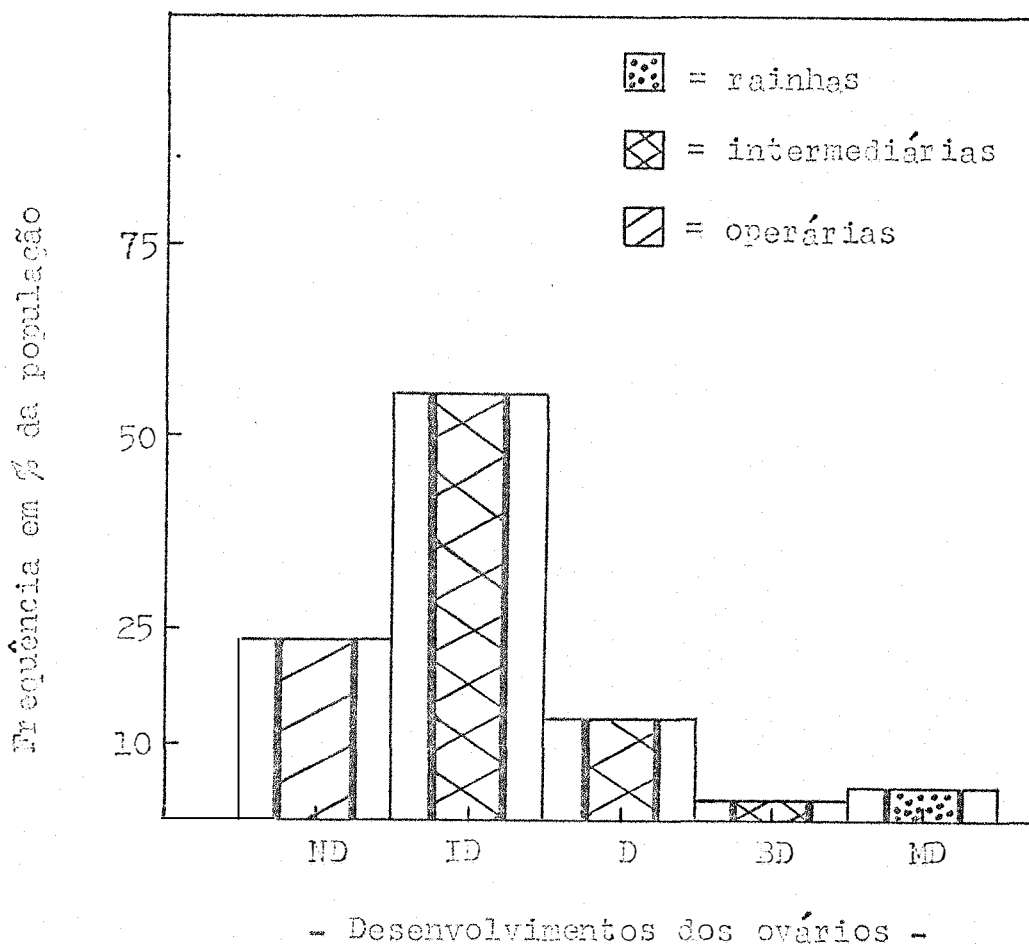


Figura (6). Dados da população de adultos da colônia G₂₅ de Protopolybia exigua var. exigua (SAUSSURE, 1854).

dução de machos. Desta maneira, a idade estimada (1,6 períodos), segundo o conteúdo das células, poderia ser 2,6 períodos. Confirmando-se esta hipótese, foi verificado em Vespário experimental, que uma colônia pode iniciar outro ninho em resposta às condições adversas naturais ou artificialmente provocadas, em qualquer fase de desenvolvimento. Em P. pumila (MACHADO, 1972), o aparecimento de fêmeas estéreis BD ("operárias poedeiras) foi registrado em colônias na fase final de desenvolvimento e que, evidentemente, estariam desempenhando seu papel na produção de machos.

A colônia G₂₉ foi coletada a 25/IV/72 em Campinas S.P., especificamente localizada na face dorsal de uma folha de bananeira (Musa sapientum L.) a 1,20 metros do solo. O ninho apresentou a forma aproximadamente hexagonal com 8 cm. de comprimento, 6 cm. de largura, 2,0 cm. de altura e 10 pedúnculos de 3 mm., com uma abertura única para o exterior. O único favo continha ovos, larvas e pupas reocupando células e sobre a cobertura (Favo II) as poucas células edificadas já possuíam ovos. A idade estimada para a colônia G₂₉ foi de 2,2 períodos. Encontrou-se uma fêmea parasitada por Strepsiptera (Stylopidae).

Outros dados de análise do conteúdo da colônia G₂₉ constam das TABELAS III₂₉ e IX₂₉. A FIGURA 7 foi elaborada para melhor visualização dos dados obtidos através das mensurações e dissecações da população adulta da colônia G₂₉.

TABELA IX G₂₉

Dados da população de adultos da colônia G₂₉ de Protopolybia exigua var. exigua (SAUSSURE, 1854).

Frequência em % da população

espermateca des. de ovário	C	V	Total
ND	-	118 op. 36,4%	118 op. 36,4%
ID	-	128 int. 39,3%	128 int. 39,3%
D	-	64 int. 19,7%	64 int. 19,7%
BD	-	-	-
MD	15 r. 4,6%	-	-
Total	15 r. 4,6%	118 op. + 192 int. 95,4%	118 op. + 192 int. + 15 r. (325) 100%

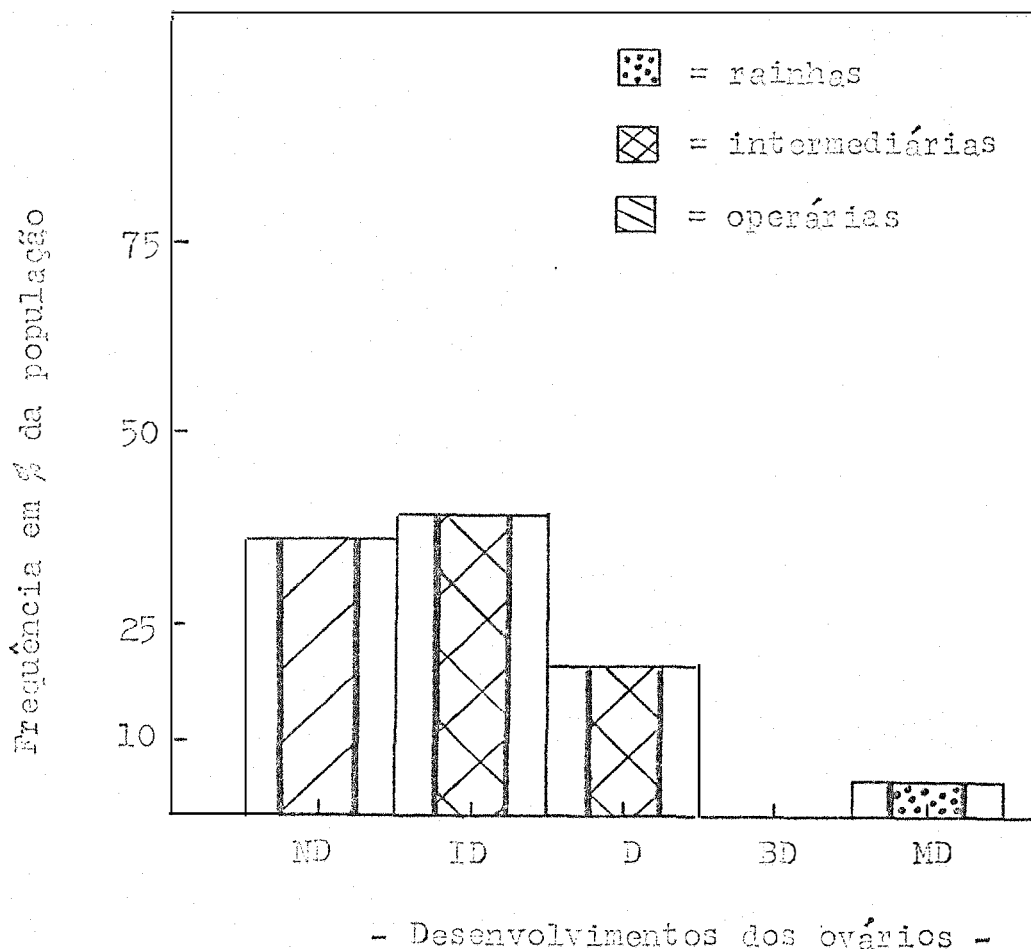


Figura (7). Dados da população de adultos da colônia G_{29} de *Protopolvybia exigua* var. *exigua* (SAUSSURE, 1854).

A colônia G_{39} foi coletada a 25/IV/73 nas dependências do Horto Florestal "Navarro de Andrade" especificamente em uma folha de bananeira, tombada e seca, a 1 metro do solo. O ninho G_{39} apresentou a forma ovalada com 7 cm. de comprimento, 5 cm. de largura e 4 cm. de altura, preso à folha - através de 4 pedúnculos de 3 mm. de altura e uma abertura lateral com o exterior. Os favos dos ninhos foram separados; e, enumerados a partir do mais recente, mostram seu conteúdo:

Favo I : casulos com machos e fêmeas dispostos mais centralmente, cercados por células com ovos e larvas, todos reocupando células.

Favo II : ovos e larvas na parte central em células contendo restos fecais e casulos - dispostos lateralmente.

Outros dados da colônia constam das TABELAS III_{G₃₉} e X_{G₃₉} e FIGURA 8.

TABELA X G₃₉

Dados da população de adultos da colônia G₃₉ de Protopolybia exigua var. exigua (SAUSSURE, 1854).

Frequência em % da população

espermateca des. de ovário	C	V	Total
ND	-	19 op. 20,2%	19 op. 20,2%
ID	-	52 int. 55,3%	52 int. 55,3%
D	-	19 int. 20,2%	19 int. 20,2%
BD	-	-	-
MD	4 r. 4,3%	-	4 r. 4,3%
Total	4 r. 4,3%	19 op. + 71 int. 95,7%	19 op. + 71 int. + 4 r. (94) 100%

A colônia G₃₉ apresentou machos e fêmeas indicando uma fase reprodutiva, portanto, em estágio final de desenvolvimento. Entretanto a grande desproporção sexual encontrada (12,2 machos : 1 fêmea) , vem indicar que os machos

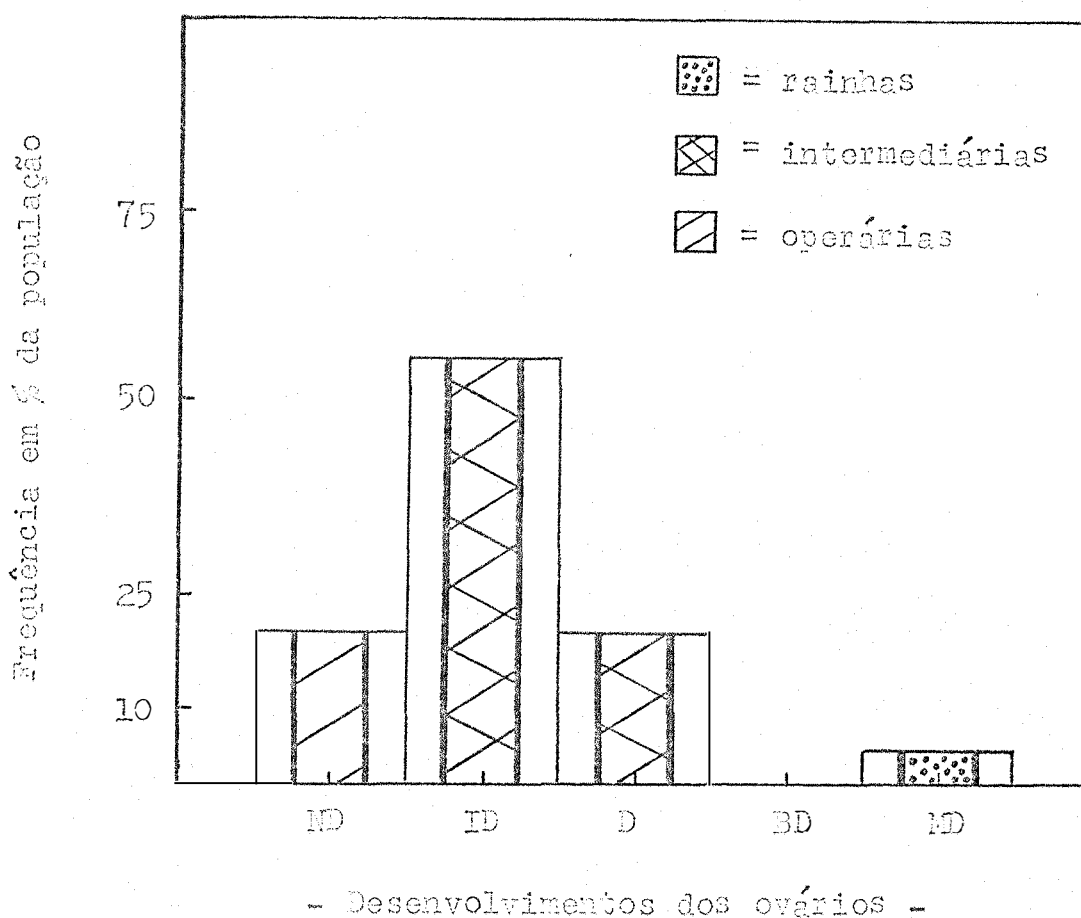


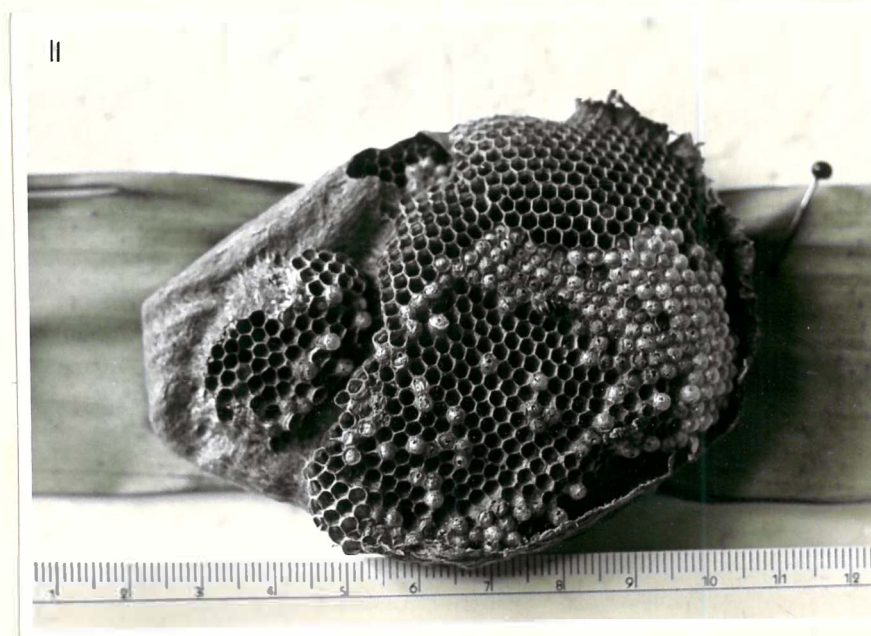
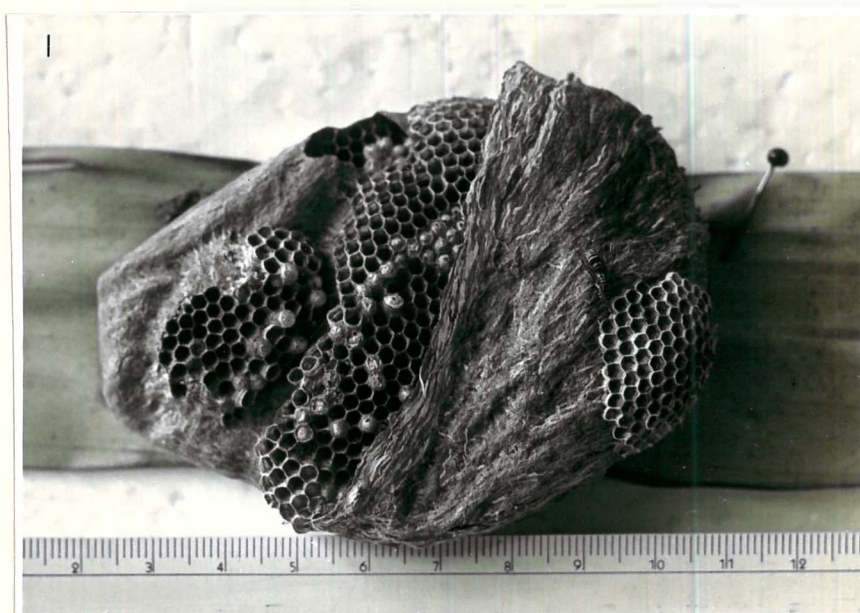
Figura (8). Dados da população de adultos da colônia G₃₉ de Protopolybia exigua var. exigua (SAUSSURE, 1854).

estariam provavelmente em fase de maturação e as jovens rainhas seriam ainda produzidas. A época da coleta e o estágio de desenvolvimento dessa colônia veio demonstrar que uma das enxameações anuais ocorre de fato durante nos meses de março a maio.

Muitas vezes na natureza são encontradas colônias que não correspondem às condições normais de uma população, e assim pode-se observar variações na sua organização social. Um exemplo disto foi a colônia G₁₈ (coletada em Guaranésia - M.G.), aparentemente uma colônia enxameante mas, sua análise revelou a presença de 111 rainhas com ovários BD, D e espermateca cheia

(42,7% da população) para o total de 260 indivíduos. Embora desconhecendo o histórico deste ninho, presume-se que tenha - ocorrido uma situação similar à relatada para P. pumila em MACHADO (1972), onde por falta de condições para a sobrevivência, grande parte das intermediárias (rainhas em potencial) foi fecundada.

A Figura 9 mostra a disposição da cria nos favos de uma colônia de Protopolybia exigua exigua, em fase final de desenvolvimento.



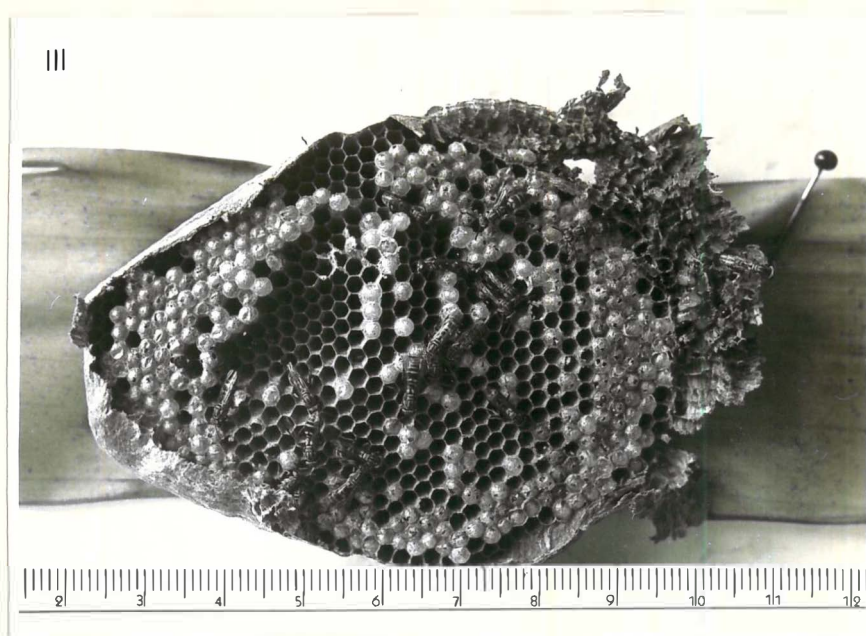


Figura (9). Favos de uma colônia de Protopolybia exigua exigua (SAUSSURE, 1854).

Favo I : contendo ovos e larvas pequenas.

Favos II e III : ovos e larvas na parte central e casulos na periferia, todos reocupando células.

Outras colônias ainda coletadas ou observadas durante esse período não foram analisadas, pois destinaram-se aos experimentos de translocação e estudos de comportamento.

5.2. Ciclo da colônia

Como pode ser observado pelas análises das populações de P. exigua exigua, o ciclo completo, assim como o de P. pumila, compreende 3 períodos ou gerações, sendo que no primeiro e segundo períodos ocorre produção de fêmeas (fase fêmeo-produtora) e, no terceiro, produção de machos e fêmeas (fase reprodutiva). O desenvolvimento inicial das colônias de P. exigua exigua depende de um grupo composto por várias fêmeas férteis (rainhas), acompanhadas por dezenas de fêmeas estéreis (operárias e intermediárias). Encontrou-se entretanto, colônias iniciais fracas, constituídas por menos de uma dezena de indivíduos (com uma só rainha) mas que nunca completaram o ciclo.

Observou-se também que a escolha de local pode ser iniciada por algumas intermediárias e operárias que visitam várias folhas, localizadas preferencialmente nas margens de estradas ou atalhos, com pelo menos uma porção livre, possibilitando o vôo. Posteriormente, juntam-se ao grupo fundador várias rainhas, acompanhadas de outras operárias e intermediárias, porém, não se registrou a ocorrência de machos nestes enxames. Toda a população enxameante pode, novamente, mudar-se antes de seu estabelecimento em ninho definitivo.

Pelas observações diárias de colônias translocadas para o Vespário experimental, foi possível verificar que a atividade construtora está diretamente associada ao aumento da população, bem como, a um aumento na taxa de oviposição. Assim, quando as operárias da 1ª ou 2ª gerações emergiram, houve uma rápida explosão de população, seguida da atividade construtora (multiplicação celular) e postura.

Uma análise detalhada da construção dos ninhos - foi realizada por DELEURANCE (1947, 55, 57 a e 57 b) para Polistes, verificando que a construção de células é efetuada em 2 etapas: "multiplicação celular" e "sobrelevação celular" (esta última consistindo em um aumento na altura das células, contendo as larvas em desenvolvimento). Rainhas ovarioectomizadas cessam todas as atividades construtoras mas, quando suas larvas amadurecem elas reiniciam a construção das paredes celulares.

Isto sugere que a multiplicação celular resulta de um instinto inato de construção controlado pelos ovários, mas que a sobrelevação é estimulada pelas larvas em desenvolvimento. Estes fatos ocorreram em todos os períodos de desenvolvimento de P. exigua exigua, finalizando com o aparecimento das formas reprodutivas e as consequentes enxameações. Os ciclos mais curtos para os Polybiini tropicais foram calculados em um ano, ou em vários anos, conforme referências encontradas em

RICHARDS & RICHARDS (1951), havendo registro de colônias de vida longa como Polybia occidentalis scutellaris que podem atingir até 25 anos (LUCAS, 1867 e 1885) ou 30 anos (RODRIGUES, 1971). Uma dessas colônias foi observada intermitentemente por 4 anos por BRUCH (1936). Em Epipona tatus (CUV.), FITZGERALD (apud RICHARDS & RICHARDS, 1951) observou um ninho que por dois anos não alterou seu tamanho e, concordando com IACORDAIRE (apud R. & R. o. c.) estas espécies provavelmente emitem enxames anualmente.

De acordo com determinação de RODRIGUES (1971), o ciclo completo de desenvolvimento de P. pumila é de 90 - 100 dias, desta forma, o menor ciclo registrado entre as vespas sociais. MACHADO (1972) observou que a explicação para isto, foi a redução do tempo de duração dos estágios de ovo, larva e pupa, que ocupam respectivamente 5, 8 e 10 dias.

Entretanto, para as populações menores de P. exigua exigua, o ciclo completo parece atingir 120 dias mas, dependendo das condições, pode reduzir para 40 dias (no caso de parasitismo) ou mesmo dobrar esse período, como é o caso das translocações favoráveis. Em Vespário experimental foi acompanhado o desenvolvimento de uma colônia e sua descendência por mais de um ano.

Observou-se também que o período de desenvolvimento para P. exigua exigua variou com a temperatura. Assim, em Rio Claro nos meses de fevereiro, março e abril de 1973 quando a temperatura oscilou em torno de 27°C, a duração do período de desenvolvimento para ovo, larva e pupa foi 3 a 5; 18 - 20; 20 dias respectivamente. No entanto, em maio a temperatura média baixou para 24,1°C e nos meses seguintes para 20,1°C e 18,5°C provocando um aumento na duração do período de desenvolvimento, encontrando-se um estágio de ovo com duração de 5 dias, de larva ao redor de 28 dias e de pupa ao redor de 28 a 30 dias.

5.2.1. Periodismo Anual

Conhecendo-se a duração do período de desenvolvimento de cada colônia, pode-se afirmar quando ocorreu sua fundação e prever sua enxameação. Desta forma, podem-se distribuir, nos meses do ano, (FIGURA 10) as colônias coletadas e observadas ao longo de vários anos, em diferentes estágios de desenvolvimento. Sabendo-se que o ciclo completo de desenvolvimento de P. exigua exigua parece atingir 120 dias, é possível a ocorrência de pelo menos três ciclos completos durante o ano; entretanto, um ciclo mais longo parece ocorrer durante os meses mais frios do ano, onde as baixas temperaturas, como já foi relatado, atuam diretamente sobre o desenvolvimento larval, prolongando-o.

Esses ciclos parecem ocorrer de janeiro a abril, de maio a setembro, de outubro a janeiro e assim sucessivamente. Entretanto, a alta incidência de parasitismo em seus ninhos pelo hábito de expor sua cria antes de elaborar o envelope protetor, tem levado a constantes enxameações da espécie. P. exigua exigua tem-se mostrado, também, bastante sensível às condições ocasionais, tais como, fumaça, cheiro forte etc., podendo-se esperar a ocorrência de variações em função das adversidades naturais ou artificialmente provocadas.

5.3. Determinação do número de estágios larvais e a curva de crescimento da cria.

Nos insetos, o principal mecanismo de crescimento é a ecdise, condicionada pelas propriedades da cutícula. Assim, o desenvolvimento pós-embrionário (do ovo ao adulto) é caracterizado por uma série de ecdises, cada uma delas precedida por um período de crescimento ativo e seguida por um período - no qual, o crescimento verdadeiro pode estar inteiramente ausente. Este período é caracterizado por um notável aumento de tamanho, ou por uma mudança de forma mais ou menos marcada, de modo que o grau de crescimento pode ser previsto por certas

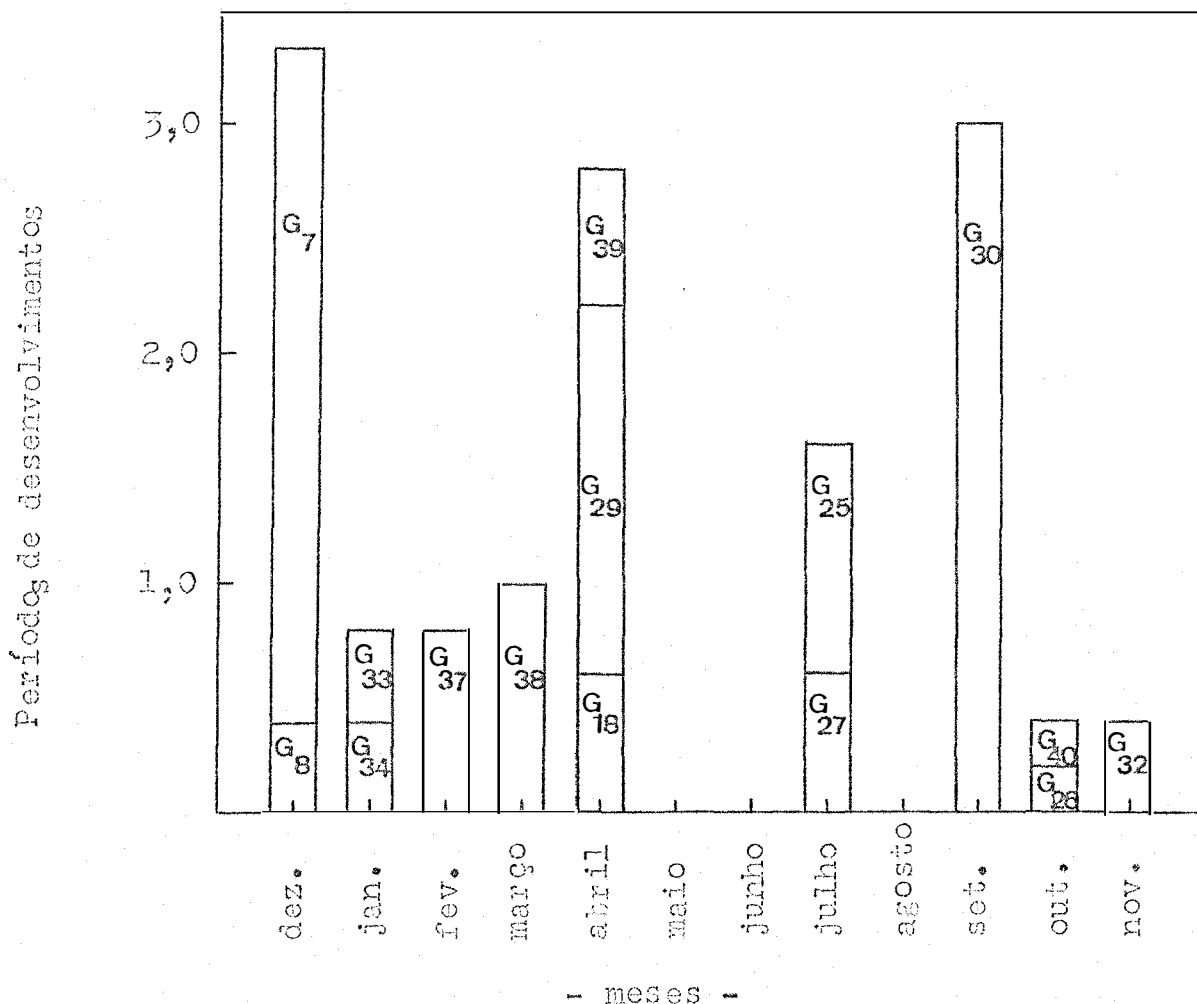


Figura (10). Ocorrência anual das populações de Protopolybia exigua var. exigua (SAUSSURE, 1854).

leis empíricas. Uma delas é a "Regra de DYAR" segundo a qual a cápsula cefálica de larvas ou lagartas cresce em progressão geométrica, aumentando em largura após cada ecclise, numa razão que é constante para uma determinada espécie e é, em média, 1,4. Esta regra aplica-se a muitas partes do corpo. CAMERON (1934) - mostrou que a faringe de Haematopoda (Tabanidae) cresce numa razão constante de 1,29 em cada estágio. Dispondo em um gráfico o número de estágios contra o logaritmo de uma medida do inseto, geralmente é obtida uma linha reta (TESSIER, 1936) (apud WIGGLESWORTH, 1965). A FIGURA 11, representa a reta comum obtida para as populações jovens estudadas. Com auxílio desta re-

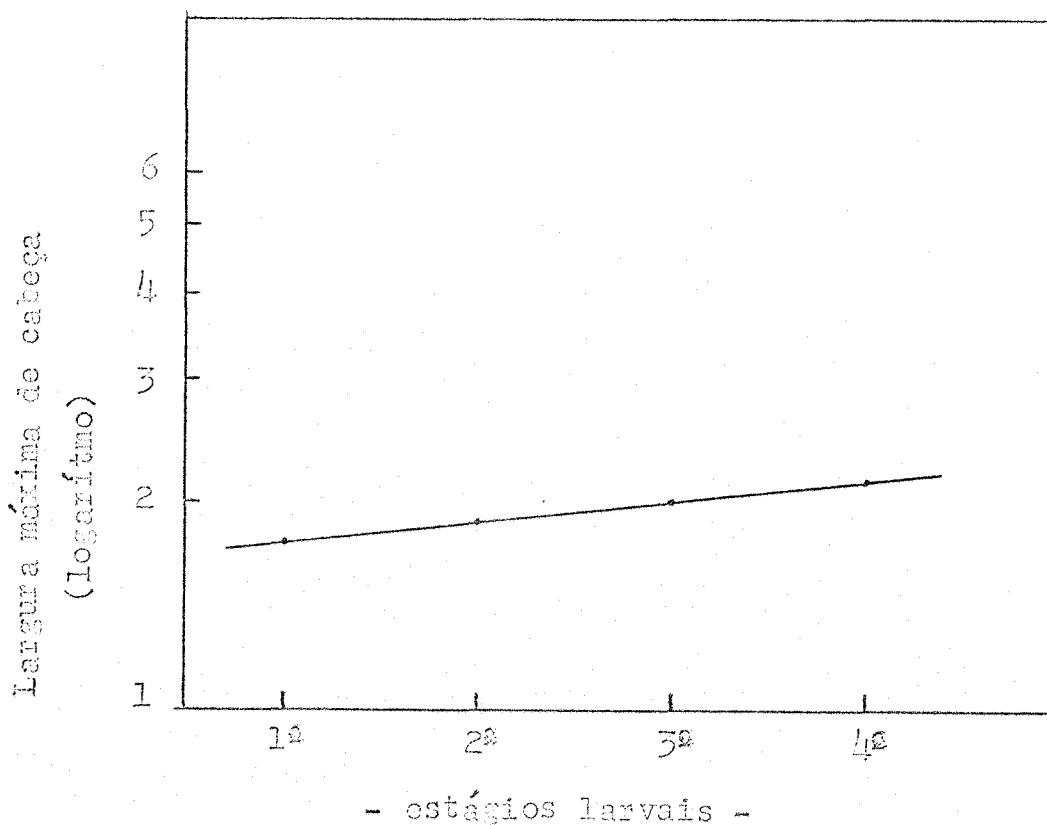


Figura (11). Reta obtida a partir da distribuição do ponto médio das medidas da largura máxima de cabeça nos vários estágios larvais.

gra, é possível deduzir-se, de uma série incompleta de enxúvias, qual o seu número real. A regra de DYAR foi aplicada e comprovada por MACHADO (1972) para P. pumila encontrando-se uma razão média constante de 1,35. Segundo HEBLING & MACHADO (1974) e MACHADO (1973) trabalhando com Polybia occidentalis cincta e Polybia occidentalis (provavelmente var. occidentalis) respectivamente, demonstraram que a cápsula cefálica das larvas crescem - segundo a regra de DYAR.

Na espécie em estudo, a regra foi aplicada somente às crias das colônias G_{18} , G_{25} , G_{29} e G_{39} , isto é, àquelas - que apresentaram todos os estágios de desenvolvimento. A razão média da progressão geométrica obtida para a colônia G_{18} foi - 1,34 e 1,35 para as demais colônias examinadas, o que vem demonstrar mais uma vez, a validade da Regra de DYAR para estas - espécies. Os dados obtidos constam da TABELA XI e FIGURA 12.

TABELA XI

Dados da cria de colônias de Protopolybia exigua var. exigua (Saussure, 1854), aplicando-se a regra DYAR.

Colônias	Número de mensurações	Média mm.	Log.	(r) P.G.	Mq.	S(m)	C.V.
G ₁₈	10	0,55	1,74	-			
	10	0,75	1,87	1,36			
	10	0,99	1,99	1,31			
	10	1,35	2,13	1,36			
					1,34	0,023	1,71%
G ₂₅	10	0,55	1,74	-			
	10	0,74	1,87	1,34			
	10	0,99	1,99	1,34			
	10	1,37	2,13	1,37			
					1,35	0,013	0,97%
G ₂₉	10	0,53	1,73	-			
	10	0,72	1,86	1,35			
	10	0,98	1,99	1,36			
	10	1,34	2,13	1,36			
					1,35	0,020	1,48%
G ₃₉	10	0,54	1,73	-			
	10	0,74	1,87	1,37			
	10	0,98	1,99	1,32			
	10	1,36	2,13	1,38			
					1,35	0,026	1,92%

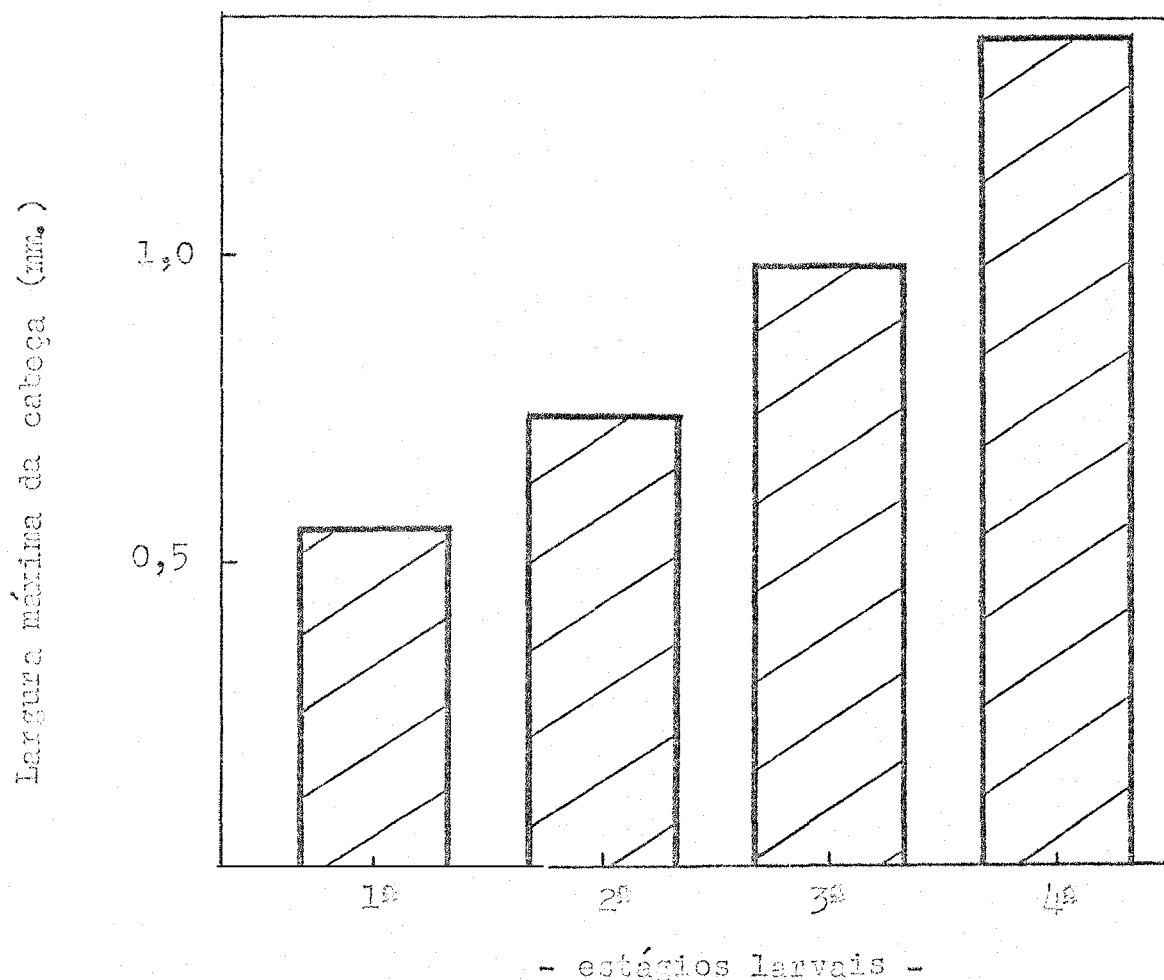


Figura (12). Distribuição das médias da largura máxima de cabeça dos vários estágios larvais das populações de Protopolybia exigua exigua (SAUSSURE, 1854).

Quanto ao número de estágios larvais, MACHADO (1972) encontrou em P. pumila, quatro estágios larvais mas, resultados similares também foram encontrados por CUMBER (1951) para Polistes humilis, HEBLING & MACHADO (1974) para Polybia occidentalis cincta e agora pela autora no presente trabalho. No entanto, algumas vespas do gênero Polybia (TELLES - informação pessoal), alguns Polistes (RODRIGUES, 1968) e uma Polybia occidentalis (MACHADO, 1973) apresentaram cinco estágios. Uma redução do número de estágios larvais parece estar relacionada com períodos de desenvolvimento mais curtos, como no caso das Protopolybia e Polybia anteriormente citadas.

Uma vez comprovado que a largura máxima da cabeça (distância entre os bordos laterais da cápsula cefálica logo abaixo dos ocelos) pode ser usada como índice de tamanho, tentou-se determinar essas diferenças entre as larvas, pré-pupas, pupas e adultos das colônias estudadas de P. exigua exigua (G₇, G₈, G₁₈, G₂₅, G₂₉, G₃₃, G₃₄ e G₃₉). Os dados obtidos pelas mensurações da largura máxima da cabeça e dos ovos, estão expressos nas FIGURAS 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19 e 20 respectivamente.

Utilizando-se a mesma escala estabelecida para Protopolybia pumila, procedeu-se à distribuição nos meios de classes (expressas em milímetros) da frequência em porcentagem da população. Isto foi feito afim de se comparar a variação de tamanho dos indivíduos nas espécies em estudo ou mesmo verificar esta variabilidade em colônias em diferentes fases de desenvolvimento, dentro de uma mesma espécie.

Os resultados dos estudos das populações das colônias G₁₈, G₂₅, G₂₉ e G₃₉ (FIGURAS 15, 16, 17 e 20) indicam claramente uma distribuição de frequência em quatro modas (quadrinodal) para larvas que correspondem aos quatro estágios.

Analisando-se a distribuição dos dados para a largura de cabeça de Protopolybia exigua exigua, pode-se verificar que a primeira moda teve sua frequência máxima no meio de classe 0,595 mm. (G₁₈, G₂₅ e G₂₉) ou 0,494 mm. (G₃₉); a segunda moda teve sua frequência máxima no meio de classe correspondente a 0,799 mm; a terceira no meio de classe 1,001 e a última no meio de classe correspondente a 1,305 mm. (G₁₈, G₂₉ e G₃₉) ou 1,407 mm (G₂₅). Estes resultados parecem diferir um pouco dos dados obtidos para P. pumila onde a 1ª, 2ª, 3ª e 4ª modas tiveram suas frequências máximas, respectivamente nos meios de classes 0,494 mm; 0,697 mm; 0,899 mm e 1,305 mm.

As pré-pupas, que nada mais são do que as próprias larvas do 4º estágio paralizadas, mostraram uma distri--

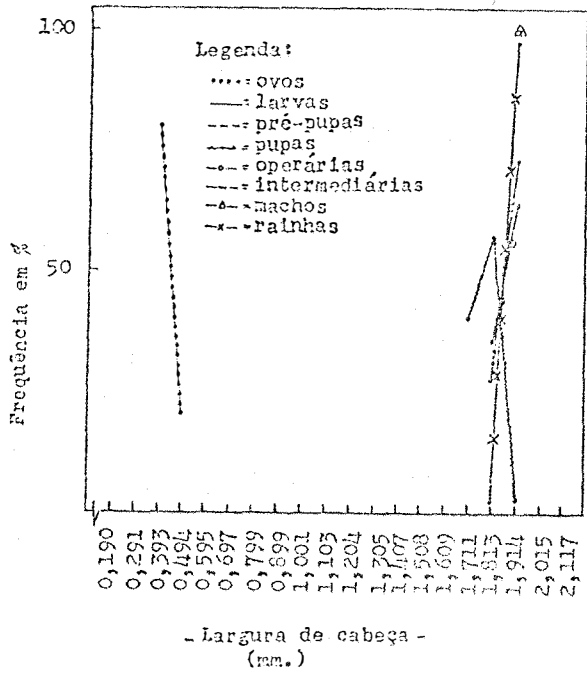


Figura 13 - Colônia G₇

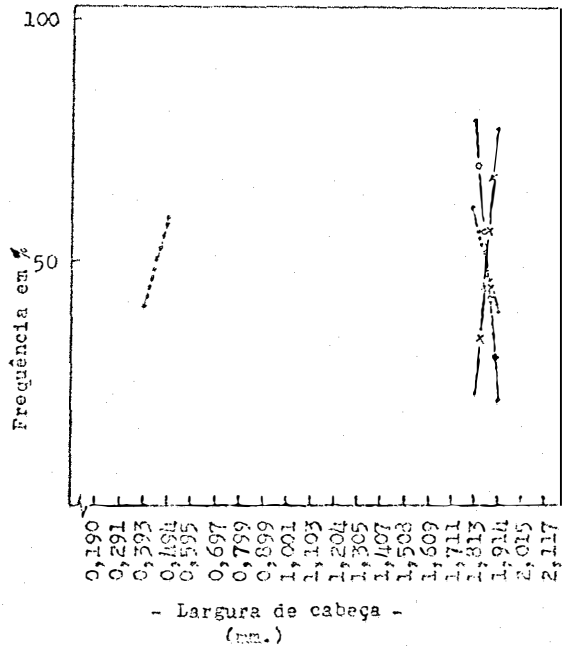


Figura 14 - Colônia G₈

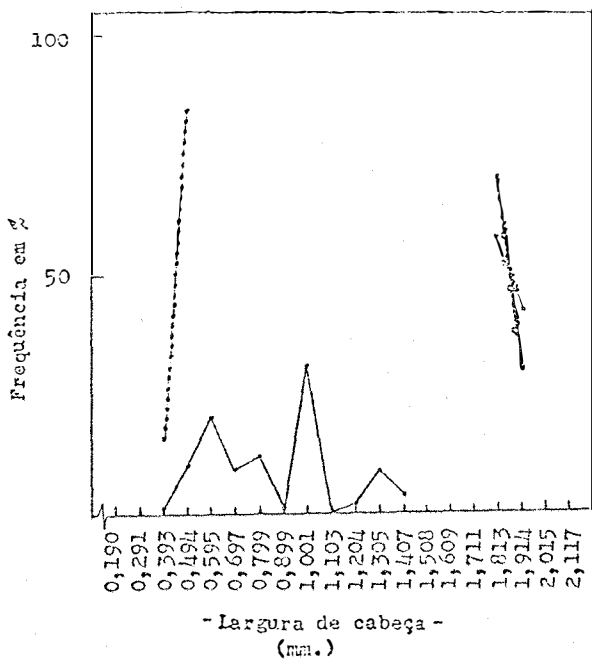


Figura 15 - Colônia G₁₂

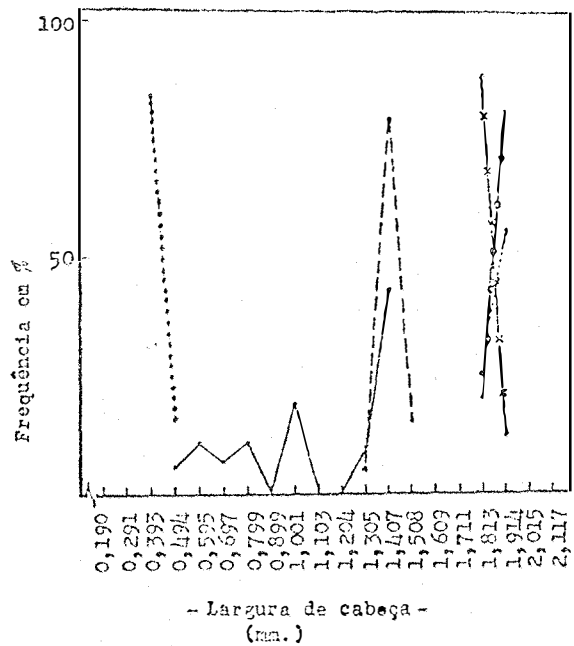
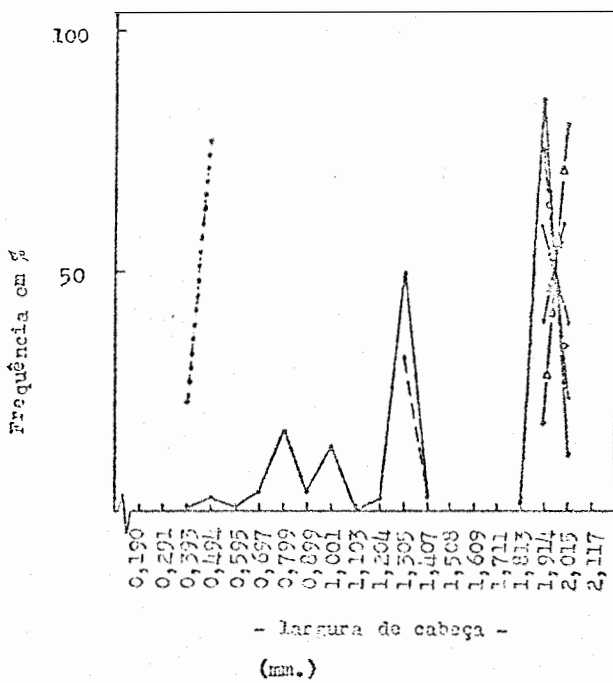
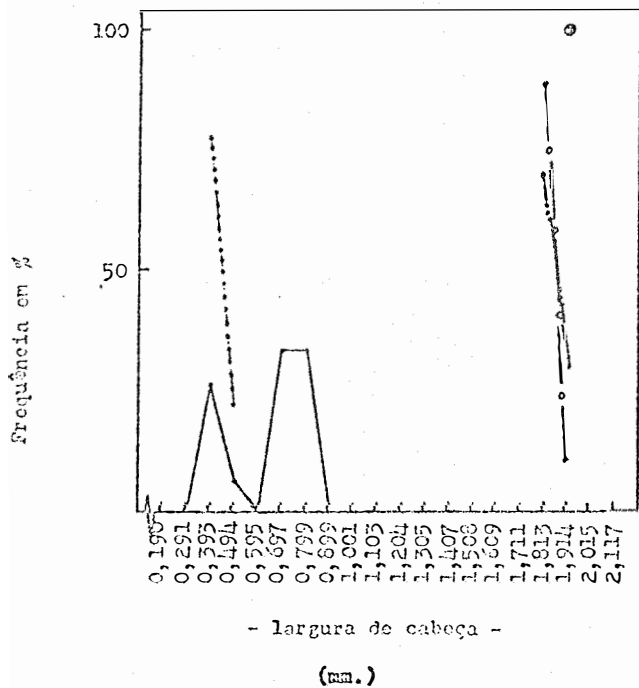
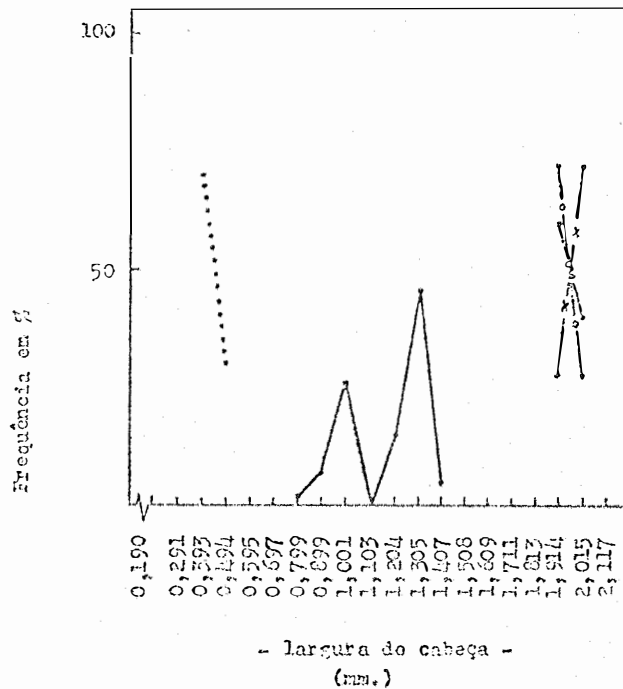
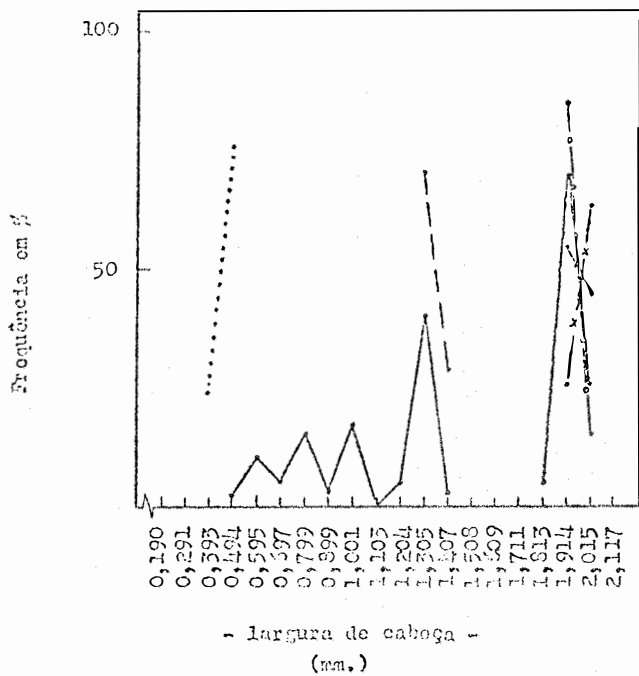


Figura 16 - Colônia G₂₅

Medidas da largura máxima de cabeça (e de ovos) da cria e adultos das colônias de *Protopolybia exigua* var. *exigua* (SAUSSURE, 1854).



Medidas da largura máxima de cabeça (e de ovos) da cria e adultos das colônias de Protopolrbia exigua var. exigua (SAUSSURE, 1854).

buição de frequência unimodal com a frequência máxima da largura da cabeça, coincidindo com o meio de classe do último estágio larval.

As pupas presentes nas colônias G_7 , G_{29} e G_{39} mostraram uma distribuição de frequência de caráter unimodal, com frequência máxima da largura de cabeça no meio de classe correspondente a 1,813 mm. na colônia fêmeo-produtora (G_{29}) ou a 1,914 mm. nas colônias em fase reprodutiva (G_7 e G_{39}).

A distribuição unimodal de frequência para operárias, intermediárias e rainhas foi mais ou menos constante, e suas frequências máximas da largura de cabeça coincidiram nos meios de classes correspondentes a 1,813 mm. e 1,914 mm. À primeira vista, parece não haver polimorfismo entre as castas femininas, mas, as análises estatísticas das médias da largura de cabeça entre operárias, intermediárias e rainhas de P. exigua exigua (apresentadas logo adiante) podem elucidar melhor o fato.

5.4. Análises dos Dados Biométricos

Considerando-se apenas 4 variáveis (desenvolvimento de ovário, comprimento de asa, número de hâmulos e largura de cabeça), as análises estatísticas dos dados biométricos, efetuados através do I.B.M. (ESALQ - U.S.P.) em Piracicaba, demonstraram a existência das seguintes correlações (Teste de correlação de SPERMANN):

Dados das populações adultas das Colônias de Protopolybia exigua exigua (G_7 e G_8).

- Correlação entre o comprimento de asa x número de hâmulos: o coeficiente de correlação foi de 0,09636, não significativo ao nível de 5%, segundo a tábua de "t" (OLIVIER & BOYD, 1943).
- Correlação entre o comprimento de asa x largura de cabeça: foi significativo ao nível de 1% e o coeficiente de correlação obtido foi 0,54735.
- Correlação entre o comprimento de asa x número de ovos nos ová

riões, o coeficiente de correlação obtido foi 0,55617, significativo ao nível de 1%, segundo a tábua de "t".

- Correlação entre a largura de cabeça x número de hâmulos : o coeficiente de correlação de 0,09870, não significativo ao nível de 5%, segundo a referida tábua de "t".
- Correlação entre largura de cabeça x número de ovos nos ovários : foi significativo ao nível de 1% e o coeficiente de correlação obtido foi de 0,28891.
- Correlação entre o número de hâmulos x número de ovos nos ovários: o coeficiente de correlação foi - 0,05169, não significativo ao nível de 5%, segundo a tábua de "t".

Aplicando-se o Teste da comparação das médias dos dados biométricos entre as castas femininas, observou-se os seguintes resultados :

TABELA XII

Castas	Nº de indivíduos mensurações	Média de largura de cabeça (mm.)	Média de comprimento de asa (mm.)	Média do nº de hâmulos
rainha	40	1,86	3,81	5,93
intermediária	40	1,84	3,68	5,73
operária	40	1,83	3,64	5,72
machos	2	1,88	3,78	6,00

- Comprimento de asa de rainha x comprimento de asa de intermediária : apresentou um valor "t" = 9,566 significativo ao nível de 1% .
- Comprimento de asa de rainha x comprimento de asa de operária : foi significativo ao nível de 1% com um valor "t" = 7,346.
- Comprimento de asa de intermediária x comprimento de asa de operária: o valor "t" observado foi de 3,121, significativo ao nível de 1% .

- Número de hâmulos de rainha x número de hâmulos de intermediárias : não foi significativo ao nível de 5% e o valor de "t" obtido foi de 1,125.
- Número de hâmulos de rainha x número de hâmulos de operária: mostrou um valor "t" igual a 1,082, não significativo ao nível de 5%.
- Número de hâmulos de intermediária x número de hâmulos de operária : não foi significativo ao nível de 5% com o valor de "t" = 0,137.
- Largura de cabeça de rainha x largura de cabeça de intermediária: foi significativo ao nível de 5% apresentando um valor "t" = 2,547.
- Largura da cabeça de rainha x largura da cabeça de operária foi significativo ao nível de 1% com um valor "t" = 3,485.
- Largura da cabeça de intermediária x largura da cabeça de operária apresentou um valor "t" = 2,300, significativo ao nível de 5%.
- Nessas análises estatísticas para as populações de Protopolybia exigua exigua evidenciam que as correlações observadas entre o comprimento de asa x desenvolvimento dos ovários e a largura de cabeça x desenvolvimento dos ovários foram fundamentadas, quando se comparou as médias biométricas para as diferentes castas femininas. Assim sendo, há um nítido polimorfismo entre rainhas x intermediárias e rainhas x operárias, não observando entretanto, diferenças estruturais altamente significativas entre operárias e intermediárias. Em P. pumila encontrou-se dados semelhantes, porém, as operárias e intermediárias não diferiram significativamente. Anatomicamente, as operárias, intermediárias e rainhas parecem ter as mesmas origens genéticas, pelo menos para a anatomia do sistema nervoso foi comprovado que tanto em P. pumila como em P. exigua exigua as castas femininas apresentaram dois gânglios torácicos e cinco abdominais (MACHADO & RODRIGUES, 1972). Por diferenciações fisiológicas posteriores, os ovários desenvolvem-se nas intermediárias e rainhas.

Em P. pumila (MACHADO, 1972), também o fato de algumas intermediárias poderem ser fecundadas em condições adversas vem provar uma potencialidade encoberta que poderia ser explicada através de interações psicofisiológicas.

5.5. Aspectos do Ninho

A habilidade para construir um cartão é importante fundamento biológico entre todas as vespas sociais. Assim, procurou-se no presente trabalho registrar alguns aspectos da edificação dos ninhos de P. exigua exigua, bem como as variações na atividade construtora.

5.5.1. Material de construção:

Os ninhos de P. exigua exigua analisados foram elaborados por pelos vegetais lignificados, mortos, argamassados com uma substância produzida provavelmente pelas glândulas salivares, podendo incorporar também fibras vegetais, pedaços de vasos condutores (xilema), macerados de células, grãos de pólen, ráfides etc. Os ninhos de P. pumila embora de construção diferente, também são elaborados em pelos vegetais (MACHADO, 1972); entretanto, nunca foram encontradas fibras vegetais incorporadas ao material de edificação, como acontece comumente em ninho de P. exigua exigua.

5.5.2. Análise química:

As análises químicas do material de construção dos ninhos de P. exigua exigua demonstraram a existência de 9,5% de proteínas (calculadas a partir da % de N x 6,25); 15,1% de fibras (celulose e hemicelulose), uma porcentagem desprezível (0,008%) de açúcares e umidade 91,1% (calculada a partir do peso seco). Utilizando-se também um corante específico para celulose (azul de toluidina) e lignina (Phloroglucinol), foi possível verificar que os pelos vegetais componentes do ninho eram lignificados e a pequena quantidade de celulose observada correspondeu principalmente às fibras vegetais, incorporadas no papel envelope. Essas análises deram apenas uma idéia da com-

posição química do material do ninho, pois, devido à escassez do mesmo, não foram feitas repetições.

5.5.4. Atividade Construtora

Das observações diárias de colônias translocadas para o Vespário experimental, foi possível ao verificar que a atividade construtora está diretamente associada com os aumentos da população e da taxa de oviposição.

Na construção das células de um ninho, raramente há reutilização do material de outro ninho. Isto, entretanto, parece real para P. exigua exigua que pode reutilizar o material de cobertura para construção de novas células do mesmo ninho. Os materiais reutilizados também podem ser provenientes de ninhos velhos da mesma ou de outras espécies como foi observado em Parachartergus por RICHARDS (1971).

As vespas são extremamente hábeis em modificar a forma e alguns detalhes da estrutura de seus ninhos quando estes são construídos em locais não usuais. Em muitos ninhos de Polybia tem-se verificado também que a orientação pode alterar-se quando a folha, na qual estão fixos, se enrola ou cai (RICHARDS, 1971).

Em P. exigua exigua, ocorreu fato semelhante e, assim, em resposta ao enrolamento da folha, novas células foram construídas não sobre o envelope anterior mas, diretamente sobre o envelope posterior (embaixo do ninho) como pode ser visto na FIGURA 21.



Outro fato interessante sobre a atividade construtora de P. exigua exigua é a habilidade em reusar as células. Entretanto, após o uso inicial antes da reocupação, o fundo das células é revestido por uma película transparente trabalhada com o produto das glândulas salivares. Isto também é válido para P. pumila. Assim, as sucessivas camadas de restos fecais deixados nas células tem facilitado grandemente as estimativas das idades das colônias dessas espécies.

Outro fato interessante sobre a atividade construtora foi a inexistência de "depósitos de lixo" no ninho destas vespas, como acontece para Synoeca cyanea (FABR.) (RODRIGUES - informação pessoal). Assim, da mesma forma que em P. pumila (MACHADO, 1972), foram vistos várias vespas transportando material de "lixo" (larvas e adultos mortos, fragmentos de insetos etc.) para fora do ninho.

5.6. Translocação de colônias naturais

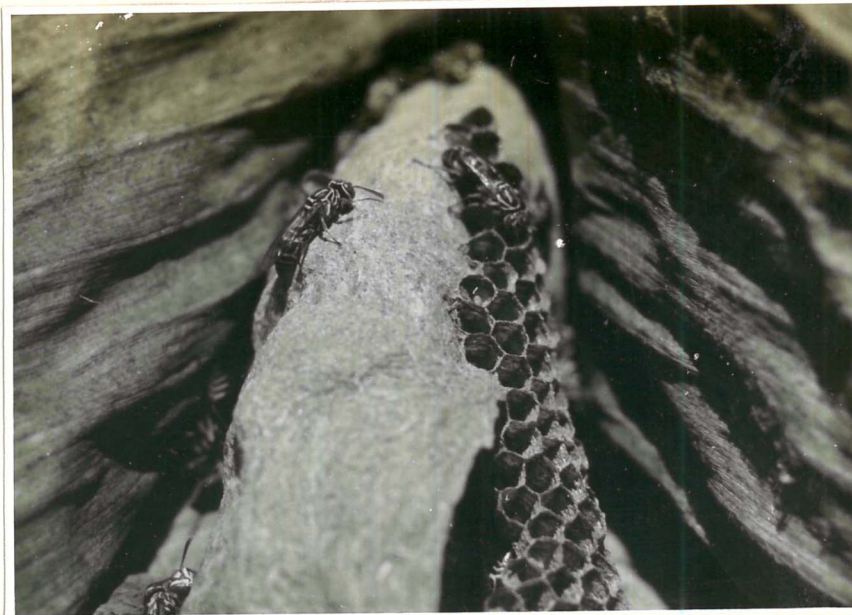
A translocação de colônias naturais já foi testada por RODRIGUES (1969), obtendo ótimos resultados para colônias de várias espécies de Polybia. Da mesma forma, transloca-

ções bem sucedidas foram conseguidas para P. pumila (MACHADO, 1972) mas, testando esta possibilidade para P. exigua exigua, várias colônias naturais foram utilizadas, inicialmente, com pouco sucesso. Entretanto, fazendo-se a translocação das colônias logo em seguida às coletas, de maneira a fixá-las imediatamente nos novos locais previamente escolhidos no Vespário experimental, conseguiu-se melhores resultados. Devido também, a pequena agressividade destas vespas, foi possível a translocação de suas colônias durante o dia, mesmo com perda de parte da população de forrageiras.

Nas FIGURAS 22 e 23 podem ser notadas translocações de colônias de P. exigua exigua bem sucedidas. A colônia G₃₇ foi translocada novamente para outra folha, com sucesso, após uma tempestade que ocasionou a queda da folha na qual havia sido originalmente presa.



Figura 22:
Colônia de Protopolybia
exigua var. exigua, trans-
locada para o Vespário e
presa a uma folha de bana-
neira.



-71-

Figura 23: Colônia de Protopolybia exigua var. exigua, aumentada 1,5x, focalizando uma intermediária que dispensa cuidados à cria.

5.7.Divisão de Trabalho

Um dos fundamentos da vida de comunidade é a habilidade de especialização comportamental que possibilita a diferenciação de seus membros nos distintos trabalhos de grupo. O desenvolvimento da vida social só se tornou possível pelo aumento em complexidade desses padrões comportamentais. Assim, a eficiência de um grupo indubitavelmente se beneficiará, de alguma forma, partindo-se inicialmente de uma base funcional - de distribuição de trabalho e deixando-se o desenvolvimento posterior às modificações estruturais. Tal desenvolvimento ocorre nos termitas e nas sociedades de formigas mais avançadas.

Nas comunidades primitivas de vespas, as poucas evidências sugerem que há uma pequena divisão de trabalho entre as fêmeas, tal como ocorre em Belonogaster mas, em espécies mais diferenciadas, com mais de um tipo de fêmeas, (Polybiini) deve existir uma série notável de hábitos sociais. PAR- DI (1948 - 51) mostrou que em Polistini, a divisão social das fêmeas varia de acordo com interações psicofisiológicas por meio das quais as vespas adultas distribuem-se numa ordem linear de dominância.

Das constantes observações das colônias de P. exigua exigua no campo, foi possível constatar uma divisão de trabalho entre as castas femininas. Assim, foram capturadas várias vespas no desempenho de suas funções e imediatamente dissecadas. Os resultados parecem indicar que cada casta realiza uma série de funções determinadas, como pode ser visto a seguir:

Casta Operária : desempenha a função de campeiras providenciando material de construção e, por vezes, foram observadas algumas operárias defendendo o ninho.

Casta Intermediária : é edificadora do ninho e forrageira (na obtenção de néctar e presas maceradas), além do cuidado com a cria. As intermediárias parecem ter também função de poedeiras na produção de machos.

Casta Rainha : Além de sua função de postura, foram observadas várias rainhas, examinando as células em edificação.

Esta diferenciação funcional pode também estar baseada na idade, uma vez que somente diferenças morfológicas de tamanho e estado de desenvolvimento dos ovários separam as rainhas das operárias e intermediárias. Talvez, de acordo com PARDI (1948 - 51) interações psicofisiológicas controladas provavelmente por hormônios, estariam atuando na distribuição linear de dominância entre as fêmeas. Entretanto, para isto seriam necessários estudos mais detalhados de colônias confinadas em laboratório como os realizados com abelhas, usando-se marcação dos indivíduos recém-nascidos e que, até o momento, não foram feitos com vespas.

5.8. Alimentação

Os materiais requeridos na alimentação das colônias são variados (polpa de madeira, conteúdos celulares, pre-

presas - insetos e carboidratos). GAUL (1952) verificou que o carboidrato (néctar e secreções de plantas ou afídeos) e descoberto principalmente pela olfação e as presas vivas por estímulos visuais associados com perseguição (RAU, 1934) e captura da presa em voo (O'ROURKE, 1945); KUHLEHORN, 1961; apud SPRADBERRY, 1965). P. exigua exigua alimenta-se de traços de mel armazenados nas células periféricas e de insetos macerados que raramente são levados ao ninho, ou quando isto acontece, constituem-se de algumas partes destes. Coletando-se várias forrageiras, foi possível constatar que as presas são maceradas de modo a formar uma pasta fluida no papo, sendo parte da quitina também ingerida.

Portanto, não há estocagem de presa - insetos no ninho para a alimentação da cria como acontece para Polybia scutellaris onde quantidades de pequenos quironomídeos, outros dípteros, formas aladas de formigas (Solenopsis e Pheidole) e de termitas são estocadas (BRUCH, 1936). Nesse mesmo trabalho o autor relatou que P. scutellaris é predador eficiente do bicho cesto (Oeketikus kirbyi GUILD.). Segundo von IHERING (1896) as larvas de P. scutellaris var. paulista são alimentadas com diversos insetos, entre eles moscas (Musca domestica L.) e formigas aladas (Solenopsis geminata F.), todos desprovidos de asas e partes de suas extremidades. RICHARDS (1971) encontrou, em Mato Grosso (expedição Xavantina - Cachimbo), ninhos de Polybia ruficeps contendo milhares de corpos das formas sexuadas de termitas, especialmente Anoplotermes. Essas espécies de Polybia não preparam o alimento como o fazem as Protopolybia estudadas, mas oferecem à cada larva um inseto inteiro. Os hábitos alimentares de P. exigua exigua apresentaram grande dificuldade na determinação das presas utilizadas, mas ocasionalmente identificaram-se alguns dípteros (Simuliidae), formas aladas de pequenas formigas e homópteros.

Verificou-se também que vespas adultas aceitam como alimento, com bastante voracidade e disputa entre elas, -

suas próprias larvas e pupas retiradas das células ou larvas mortas de dípteros (Ceratitis capitata - Tephritidae) fornecidas.

SAKAGAMI & FUKUSHIMA (1957 a) registraram os hábitos de Polistes fadwigae que furtam larvas de colônias vizinhas para alimentar suas próprias larvas. Fato semelhante, relatado pelos mesmos autores (1957 b), ocorre na Vespa tropica var. pulchra cuja fonte de proteínas constitui-se de larvas e pupas de várias espécies de Polistes e Parapolybia.

Para muitas vespas, as presas - insetos utilizadas na alimentação da cria, constituem-se de pragas importantes de plantas cultivadas. MORIMOTO (1960 a, 1960 b e 1961), verificou que uma única colônia de Polistes pode utilizar 2000 larvas de Pieris rapae L. durante seu desenvolvimento. RABB & LAWSON (1957) idealizaram a translocação de colônias de Polistes fuscatus e Polistes exclamans para culturas de fumo, conseguindo um controle em 60% de Protoparce sexta (mandarová do fumo).

Em colônias normais, os machos obtém alimento de várias fontes, incluindo a regurgitação de operárias e a secreção salivar das larvas. MONTAGNER (1963 b) demonstrou que somente os machos jovens são capazes de alimentar a si mesmo, obtendo alimento das regurgitações das operárias (alimento furtado) e a secreção salivar das larvas. Com o aparecimento das rainhas (jovens), as operárias ficam menos dispostas a alimentar os machos, sob esta condição, a principal fonte da alimentação é a saliva larval.

O mel, que provavelmente entra na alimentação da cria não foi analisado devido à sua quantidade reduzida nos bordos dos favos. Entretanto, para P. pumila onde as colônias são grandes e numerosas a quantidade de mel, embora pequena, possibilitou a realização de algumas análises químicas. Assim, a composição média do "mel" apresentou 22,5% de água, e 77,5% de matéria sólida com 9,74% de proteína e 14,6% de açúcares

redutores (glicose e frutose); sua composição assemelhou-se àquela da "substância de rainha" ou geléia real. Por outro lado, é difícil pensar que esta substância tão escassa, constitua a maior parte da alimentação de todos os estágios da cria da população. Parece mais acertado compará-la à substância de rainha de uma abelha melífera comum.

Assim sendo, somente as rainhas e a cria inicial seriam alimentadas com esta substância e, posteriormente as larvas de operárias e intermediárias receberiam uma dieta diferente daquela da rainha, constituída por carboidratos (néctar ou secreção de plantas) e insetos triturados. Mais uma vez aqui, as evidências são a favor da teoria trofogenética para determinação da casta feminina e, testando esta possibilidade, foram idealizados os experimentos que virão mais adiante.

5.8.1. Trofalaxis

Segundo WHEELER (1928) é a troca recíproca de alimentos e de estímulos sociais com o meio interno, semelhante ao sistema circulatório de um animal. ROUBAUD (1916) estudou a alimentação recíproca de Belonogaster e foi o primeiro a apontar para seu possível significado social.

BRIAN & BRIAN (1952) notaram uma semelhança entre a produção de saliva (fluido fornecido) e a excreção aquosa em outros insetos. A produção da secreção ocorre em respostas aos estímulos táteis e vibratórios das vespas adultas e este controle de saliva tem a vantagem de prevenir a umidade do ninho. Estes resultados levaram BRIAN & BRIAN (o.c.) a postularem que a saliva das larvas em Vespula, aparentemente não tem significado social, mas é um método de controle osmótico.

De fato, esta explicação a respeito das colônias de P. exigua exigua parece plausível, pois, em resposta a uma intensa iluminação que tenderia a aumentar a temperatura e a evaporação, foram vistas algumas vespas regurgitando uma gota líquida (excesso de saliva larval), ao mesmo tempo em que ou-

tras faziam aeração através da vibração das asas, aparentando assim, a existência de um controle de temperatura e umidade no interior do ninho.

A produção da saliva larval é comum para todas as vespas, independentemente de casta e sexo. Isto foi verificado através de estudos com radioisótopos. Assim, MORIMOTO - (1960 a) forneceu ^{32}P radioativo às larvas de Polistes e verificou que os adultos após três horas de contato com as larvas tratadas apresentavam radioatividade variável, confirmando a transferência da larva para o adulto.

Por outro lado, larvas confinadas com machos que foram supridos com adequada fonte de alimento radioativo, demonstraram que estes são incapazes de alimentar as larvas. Portanto, os machos parecem ser mal adaptados à vida social da colônia, vivendo assim, como parasitas das secreções larvais e roubando ocasionalmente alimento das operárias.

5.9. Ensaio Bioquímicos :

5.9.1. Atividade Enzimática

Os insetos produzem enzimas digestivos para digerir o alimento consumido e estes são produzidos por secreção digestiva ou por simbiontes. A maior parte da atividade enzimática ocorre no mesentério mas, muitas vezes pode ocorrer no papo; no proctodéu há pouca atividade enzimática a não ser a digestão da celulose, para a qual alguns insetos tem os microrganismos como responsáveis.

Os enzimas presentes no tubo digestivo são adaptados ao tipo de dieta; assim, se um inseto na fase larval (Lepidoptera) alimenta-se primariamente de proteínas, as proteases são importantes; no entanto, na fase adulto, com a alimentação de néctar, elas são ausentes.

Testando-se, então, a possibilidade da existência de uma diferenciação alimentar que acarretaria a determi-

nação das castas, foram realizados alguns testes para detetar a atividade enzimática de algumas carboidrases, proteases e lipases.

As carboidrases são enzimas que decompõem os carboidratos nos seus constituintes mais simples (geralmente hexoses), antes de serem assimilados.

O amido é hidrolizado através de uma série de dextrinas, originando glicose e maltose. Três enzimas específicas agem em sequência sobre o amido produzindo glicose como seu produto final; um deles é a alfa-amilase, os outros são alfa-oligosacarase e maltase. Este grupo de três enzimas é, algumas vezes, referido em terminologia simplificada como amilase.

A amilase foi encontrada em todas as castas femininas de P. exigua exigua, e os dados mostraram que sua atividade enzimática foi maior na rainha. Maiores quantidades de glicose (ug/ml) foram também encontradas no proctódéo da rainha e intermediária indicando, provavelmente, nesta porção do tubo digestivo, ocorrência de grande ação enzimática da amilase.

Os dissacarídeos comuns, maltose, trealose e sacarose, contém um resíduo de glicose que é ligado a um segundo açúcar por uma ligação alfa. Todos esses são hidrolizados por uma alfa-glicosidase que é a invertase comum encontrada nos insetos.

A invertase mostrou-se presente nas operárias, intermediárias e rainhas e sua maior atividade foi constatada no mesentéon. Aqui, mais uma vez, a atividade enzimática do proctódéo apresentou-se maior que a do stomódéo.

Embora muitos insetos alimentem-se de vegetais, somente a minoria tem um ênzimo celulase, capaz de hidrolizar a celulose. Quando não há celulase, estes insetos necessitam da presença de microrganismos, caso contrário, a parece celular não é digerida.

O teste da celulase foi negativo, indicando que provavelmente estas vespas alimentam-se apenas dos conteúdos celulares vegetais. Como já foi observado, as paredes destas células podem ser adicionadas ao material de construção dos ninhos.

Anteriormente, foi relatado, que as vespas forrageiras podem ingerir também a quitina das presas-insetos e, então, testou-se num ensaio simples, a possibilidade da presença de uma quitinase no tubo digestivo capaz de hidrolizar esse polissacarídeo. Os resultados foram negativos para as castas femininas, larvas e pupas, provando que o material quitinoso deve ser eliminado totalmente nas fezes ou bolotas fecais.

Os resultados obtidos para as carboidrases testadas são mostrados na TABELA XIII.

Os insetos possuem também uma série de proteases, ênzimos que agem principalmente por hidrólise de moléculas protéicas ao nível das ligações peptídicas. As proteases diferem de acordo com o tamanho da molécula que elas atacam, com os grupos adjacentes às ligações peptídicas que elas atacam, com o pH no qual elas funcionam, com a presença de grupos metálicos prostéticos, e com os efeitos de fatores ativadores e inibidores.

A presença de proteases no tubo digestivo foi primeiramente confirmada pela hidrólise da gelatina mas, posteriormente, um teste mais detalhado demonstrou as seguintes porcentagens de hidrólise que podem ser visualizadas na TABELA XIV.

TABELA XIII

Medidas de Absorvância
SOMOGYI & NELSON (redutores)

Casta	Parte do Tubo Digestivo	Absorvância (média)	Quantidade de Glicose ug/ml
AMILASE			
Operária	Stomodéu	0,921	189
	Mesentério	0,097	225
	Proctodéu	1,000	205
Intermediária	Stomodéu	0,523	107
	Mesentério	0,678	139
	Proctodéu	0,921	189
Rainha	Stomodéu	1,080	221
	Mesentério	1,097	225
	Proctodéu	4,167	853
INVERTASE			
Operária	Stomodéu	0,495	101
	Mesentério	1,699	348
	Proctodéu	0,796	163
Intermediária	Stomodéu	0,469	96
	Mesentério	2,301	471
	Proctodéu	0,854	175
Rainha	Stomodéu	1,230	252
	Mesentério	2,301	471
	Proctodéu	0,888	182

Obs.: Foram negativos os testes para a CELULASE e QUITINASE.

TABELA XIV

Determinação Turbidimétrica da Ação Digestiva do Tubo Digestivo de Protopolybia exigua exigua (SAUSSURE, 1854) sobre a caseína.

Castas	Parte do Tubo Digestivo	% de hidrólise
Operária	S	0,0
	M	90,0
	P	50,0
Intermediária	S	40,0
	M	90,0
	P	60,0
Rainha	S	0,0
	M	90,0
	P	80,0
LARVA	Total	50,0
PUPA	Total	80,0

As proteases são classificadas como endopeptidases e exopeptidases, dependendo da localização das ligações na molécula protéica que elas atacam. Endopeptidases e exopeptidases são proteases que atacam ligações peptídicas medianas e terminais, respectivamente.

Associando-se a presença da protease com o pH relativamente alcalino (7,0 a 7,5), obtido para as diferentes partes do tubo digestivo das operárias, intermediárias e rainhas pode-se prever a existência de endopeptidases como a tripsina e quimiotripsina. A tripsina é uma protease encontrada em inse-

tos e outros animais, bastante efetiva em meio levemente alcalino (pH de 7,0 a 9,0), atacando ligações peptídicas adjacentes à arginina ou lisina. As quimiotripsinas também agem em meio alcalino e atacam ligações peptídicas com aminoácidos aromáticos adjacentes, particularmente tirosina, fenilalanina, triptofano e, em menor grau, a metionina.

Entretanto, para larvas e pupas (macho e fêmea) de P. exigua exigua, foi obtido um pH entre 6,0 a 6,5; demonstrando também a existência de catepsinas. As várias catepsinas lembram pepsina, tripsina e quimiotripsina nas exigências de seus substratos mas, arbitrariamente, são classificadas como tais, as proteases que agem no intervalo de pH de 4,0 a 6,5 (WIGGLESWORTH, 1965).

Também foi realizado um teste para detecção da lipase, demonstrando a sua existência. As lipases são enzimas que efetuam a remoção dos ácidos graxos e glicerol por hidrólise. Na FIGURA 24 pode-se visualizar a quantidade de ácido liberada (ml.) contra o tempo (min.).

Os ácidos graxos também formam compostos (ésteres) com outros álcoois ou com esteróis. Os enzimas que atacam estes ésteres são chamados esterases. Assim, a lipase é mais ou menos uma esterase específica. Um caso especializado da hidrólise de lipídeos é a digestão da cera de abelhas pela lagarta Galleria. Esse inseto produz uma lipase e possivelmente também lecitinase e colinesterase mas, GILMOUR (1961) verificou que a maior parte da digestão destes ésteres e ácidos graxos resultou da atividade de bactérias.

No caso em estudo, como pode ser verificado mais adiante, não se pode excluir a possibilidade de bactérias, atuando também na hidrólise de lipídeos.

Os dados obtidos parecem demonstrar uma diferenciação das castas femininas adultas, dependente provavelmente das atividades desempenhadas na colônia. MARCHAL (1897) intro

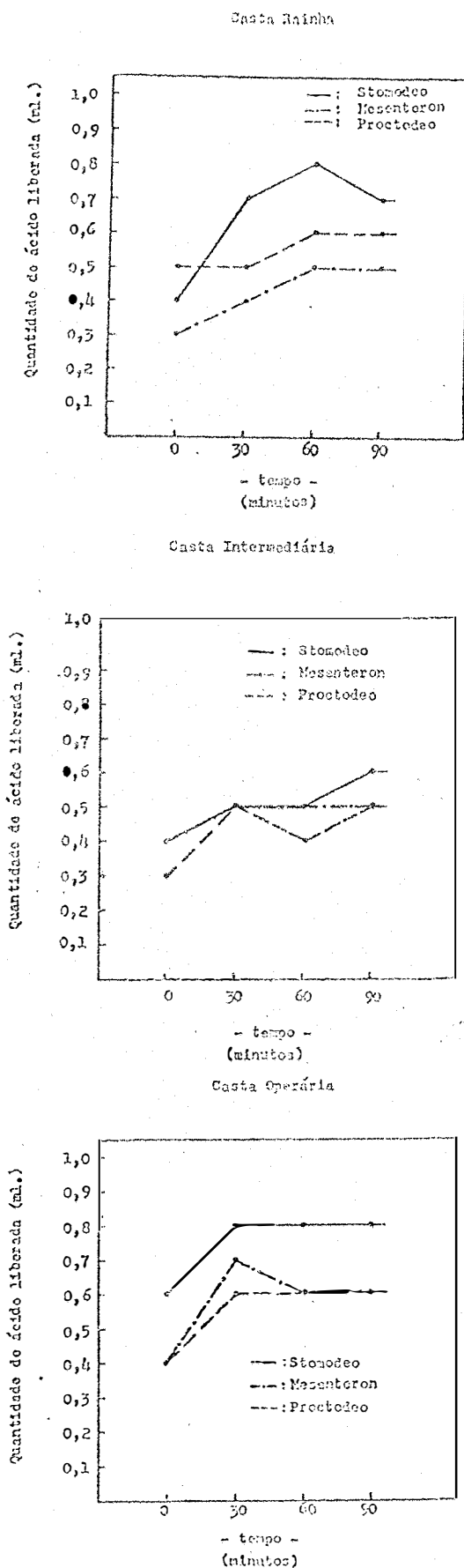


Figura (24). Ação enzimática de lipases nas diferentes castas de *Protopolybia eximia eximia* (GAUSSIER, 1954), através da quantidade de ácido liberada (ml.) contra o tempo (minutos).

duziu o termo "nutricional castration" para desenvolver os efeitos acumulativos da atividade forrageira e um suprimento pequeno ou inadequado de alimento sobre o não desenvolvimento dos ovários das operárias.

Assim, os resultados obtidos com a presente pesquisa demonstraram que as rainhas estão restritas ao ninho pela função de oviposição e, portanto, receberiam uma alimentação fluída e mais energética por parte das dominadas. Não se deve excluir também a possibilidade de que as rainhas teriam uma alimentação mais rica, devido a uma atividade enzimática mais elevada, pois, as operárias e intermediárias devem transferir parte de enzimas no ato da regurgitação do alimento. Além disto, como já foi abordado, a diferenciação das castas femininas no adulto pode ser também resultado de interações psicofisiológicas, controladas por hormônios que atuam na distribuição linear de dominância entre elas. A esse favor, MACHADO (1972) observou que em P. pumila, grande parte das intermediárias (rainhas em potencial) foram fecundadas, em resposta às condições desfavoráveis para sobrevivência.

Infelizmente, não se pode detectar também a existência de uma anterior diferenciação alimentar na larva devido a impossibilidade de distinguir as larvas de rainhas daquelas de operárias e intermediárias. Provavelmente, assim como na abelha melífera comum, as larvas que darão rainhas receberiam um suprimento maior e melhor de alimento e as que darão operárias, seriam iguais, mas não receberiam a mesma alimentação.

Assim, a operária que sofreria uma castração alimentar inicial, sofreria ainda uma castração nutricional, pela fadiga e empobrecimento em substâncias energéticas, devido a atividade forrageira e aos cuidados dispensados às crias.

5.10. Microbiologia

Este item foi introduzido para registrar a pre-

sença de alguns microrganismos no tubo digestivo, destas vespas.

Microrganismos que auxiliam a digestão de materiais refratários (queratina, cera etc.) utilizados na alimentação de alguns insetos, tem sido bastante estudados. Entretanto, em toda bibliografia consultada não se constatou trabalhos de levantamento microbiológicos para os Hymenoptera. Somente, SERZEDELLO et al. (1972) realizaram um levantamento da flora intestinal da operária Atta laevigata SMITH.

Assim, utilizando-se um teste simples foi possível detetar algumas enterobactérias que são mostradas na TABELA XV.

A detecção e identificação dessas bactérias foram realizadas através de modificações do meio inoculado. Esse meio permitiu diferenciação suficiente para separar os gêneros dentro da família Enterobacteriaceae.

O gênero Proteus está amplamente distribuído e, juntamente com o grupo Providence, é capaz de reduzir a fenilalanina e ácido difenil pirúvico. Estas enterobactérias responsáveis pela contaminação dos alimentos; causam infecções das vias urinárias, podendo ser comensais ou podem associar-se à decomposição e putrefação de matéria animal e vegetal. Tentando relacionar a atividade enzimática com a presença destes microrganismos, pode-se admitir a presença da gelatinase como proveniente do gênero Proteus uma vez que o grupo Providence não tem capacidade de hidrolisar gelatina.

Outros grupos encontrados foram os da Salmonella typhi e Shigella que requerem para o seu crescimento, especificamente, o triptofano. Essas bactérias têm a propriedade de fermentar a glicose com ausência de gás e produção de ácido fórmico, por não conterem o sistema enzimático denominado hidrogenliase fórmica.

As Pseudomona foram encontradas na fase larval

Ocorrência de enterobactérias no tubo digestivo das castas femininas de Protopolybia exigua var. exigua
(SAUSSURE, 1854).

Parte do tubo digestivo	Operária												Rainha			Larva	Pupa
	S	M	P	S	M	P	S	M	P	S	M	P					
<u>Enterobactérias</u>																	
<u>Proteus</u>	-	+	+	+	+	-	+	+	-	+	+	-	+	+			
Grupo <u>Providence</u>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
<u>Salmonella</u> <u>typhi</u>	+	+	+	-	-	+	+	-	+	-	-	+	-	-			
<u>Shigella</u> sub-grupos A - B - C	-	-	-	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	+			
<u>Shigella</u> sub-grupos A - B - C - D	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
<u>Pseudomona</u>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-			
<u>Alcaligenes</u> <u>faecalis</u>	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+	-	+	+	-			

LEGENDA : + : presença da enterobactéria
- : ausência da enterobactéria

e caracterizam-se por serem lipolíticas. A espécie Alcaligenes faecalis é saprofítica, amplamente disseminada, não participando da fermentação de carboidratos e gelatina.

De um modo geral, a frequência das bactérias encontradas demonstrou a possibilidade de relação com a atividade enzimática do tubo digestivo dessas vespas. Outros microrganismos foram encontrados, tratando-se de alguns fungos (não identificados) e, esporadicamente, deparou-se durante a dissecação com verdadeiras massas de protozoários (Eugregarina) parasitas no mesentério do tubo digestivo destas vespas. As Gregarinas são constantemente extracelulares, habitando de preferência o intestino dos artrópodos. As Eugregarinas presentes foram identificadas como sendo Stictospora sp. (Actinocephalidae), citadas em GRASSÉ (1953) como parasitas intestinais de larvas de Scaraboidea (Melolontha).

6. RESUMO DAS OBSERVAÇÕES E CONCLUSÕES

Como as conclusões e observações foram discutidas à medida em que surgiram, resta, agora, alinhá-las:

1. As colônias de Protopolybia exigua var. exigua são fundadas por enxameação, através de um grupo de fêmeas fecundadas (rainhas), acompanhadas de dezenas de fêmeas não fecundadas (operárias e intermediárias), porém, não se registrou a ocorrência de machos nestes enxames.
2. As amostragens pelas proporções e porcentagens realizadas para as populações de P. exigua exigua revelam uma proporção mais ou menos constante de rainhas, intermediárias e operárias, mesmo depois do aparecimento dos machos. Em média, essa proporção para P. exigua exigua foi de 4,5% de rainha, 59,0% de intermediária e 36,5% de operárias.
3. As evidências comprovam a existência de uma pleometrose permanente, fato bastante comum nas sociedades dos Polybiini.
4. O ciclo completo de desenvolvimento de P. exigua exigua - abrange cerca de 120 dias mas, dependendo das condições pode reduzir-se para 40 dias (no caso de parasitismo) ou mesmo dobrar esse tempo, como é o caso nas translocações favoráveis. A colônia compreende 3 períodos ou gerações, sendo que no primeiro e segundo períodos ocorre a produção de fêmeas (fase fêmeo-produtora) e no terceiro, a produção de machos e fêmeas (fase macho-fêmeo-produtora).
5. O período de desenvolvimento de P. exigua exigua oscila com a temperatura. Assim, em condições naturais, com a temperatura média oscilando ao redor de 27°C, foi encontrado um período de desenvolvimento de 41 - 45 dias (3 a 5 dias para ovo; 18 - 20 dias para larva e, 20 dias para pupa). Nos meses frios, quando a temperatura oscilou ao redor de 20°C, foi registrado um período de desenvolvimento completo de 60 - 63 dias, com a duração de 5 dias, 28 dias e 28 - 30 dias, para

- os estágios do ovo, larva e pupa, respectivamente.
6. Há pelo menos três ciclos anuais completos, ocorrendo de janeiro a abril, de maio a setembro, de outubro a janeiro e assim sucessivamente.
 7. Foi quatro o número de estágios larvais determinados para esta espécie.
 8. As cápsulas cefálicas das larvas de P. exigua exigua crescem numa razão média constante de 1,35, concordando assim com a regra de DYAR.
 9. Uma vez comprovada a Regra de DYAR, a largura máxima da cabeça (distância entre os bordos laterais da cápsula cefálica logo abaixo dos ocelos) pode ser usada como índice de tamanho e também como determinante dos quatro estágios larvais desta espécie.
 10. Os dados obtidos por biometria indicaram que somente foram significativas as correlações entre comprimento de asa x largura de cabeça; comprimento de asa x desenvolvimento de ovário e largura de cabeça x desenvolvimento de ovário. Os dados obtidos através do teste da comparação das médias indicaram que nas populações de P. exigua exigua, as rainhas são estruturalmente diferentes das intermediárias e operárias, não se observando, entretanto, diferenças estruturais altamente significativas entre operárias e intermediárias.
 11. Os ninhos de P. exigua exigua analisados foram elaborados com pelos vegetais mortos lignificados, argamassados com uma substância produzida provavelmente pelas glândulas salivares, podendo incorporar também fibras vegetais, pedaços de vasos condutores (xilema), macerados de células, grãos de pólen etc. Algumas análises químicas deste material de construção demonstraram a existência de 9,5% de proteínas (calculadas a partir da % de N x 6,25); 15,1% de fibras (celulose e hemicelulose); uma porcentagem desprezível

vel de açúcares. A umidade, calculada a partir do peso seco, foi de 96,1%.

12. Na construção do ninho, P. exigua exigua pode reutilizar o material da cobertura para a construção de novas células do mesmo ninho. Os materiais reutilizados também podem ser provenientes de ninhos velhos da mesma ou de outras espécies.
13. P. exigua exigua pode modificar a forma e alguns detalhes da estrutura de seus ninhos quando ocorre uma anormalidade.
14. Os ninhos de P. exigua exigua não apresentam depósitos de lixo, portanto, frequentemente foram vistas várias vespas transportando material de lixo (larvas e adultos mortos, fragmentos de insetos etc.) para fora.
15. As colônias de P. exigua exigua, principalmente as da região de Ribeirão Preto - S.P., são intensamente parasitadas por Megaselia scalaris (Diptera - Phoridae), podendo a infestação destruir a população no primeiro período de desenvolvimento, justificando sua frequente e prematura enxameação e a construção de apenas um favo.
16. Ocasionalmente pode ocorrer parasitismo das formas adultas de P. exigua exigua por Strepsitera (Stylopidae).
17. Foram possíveis translocações de P. exigua exigua quando estas se realizaram logo em seguida às coletas, de maneira a fixar as colônias imediatamente nos novos locais, previamente escolhidos, no Vespário experimental.
18. Há uma divisão de trabalho em P. exigua exigua (semelhante àquela encontrada em P. pumila) baseada, provavelmente, em interações psicofisiológicas controladas por hormônios que atuam na distribuição linear de dominância entre elas.
19. A alimentação de P. exigua exigua constituiu-se de presas insetos capturadas durante os vôos diários e pequena quantidade de mel fabricado. Esse mel, sempre encontrado em

células limpas dos favos recentes demonstraram ter em P. pumila, composição próxima à da geléia real ou substância de rainha de uma abelha melífera comum.

20. Não há estocagem de presas - insetos no ninho, para a alimentação das crias, pois, P. exigua exigua captura suas presas macerando-as de modo a formar uma pasta fluída no papo. As pequenas presas capturadas, raramente inteiras, foram alguns dípteros (Simulidae), formas aladas de pequenas formigas e homópteros. Além dos insetos capturados, estas vespas podem aceitar como alimento, suas próprias larvas retiradas das células ou larvas mortas de dípteros. Em colônias da fase fêmeo - macho produtora, os machos obtém alimento das regurgitações das operárias e da secreção salivar das larvas.
21. P. exigua exigua realiza um controle interno de temperatura e umidade no ninho.
22. Os ensaios bioquímicos para a atividade enzimática revelaram a presença de algumas carboidrases (amilase e invertase), proteases (tripsina, quimiotripsina e catepsinas) e lipases.
23. Maior atividade da amilase e invertase foi encontrada nas rainhas, demonstrando uma diferenciação das castas femininas adultas dependente, provavelmente, das atividades desempenhadas na colônia. As rainhas estariam restritas ao ninho pela função de oviposição e, portanto, receberiam uma alimentação fluída e mais energética por parte das dominadas.
24. O levantamento microbiológico revelou a presença de algumas enterobactérias: Proteus, Grupo Providence, Salmonella typhi, Shigella (sub-grupos A - B - C e A - B - C - D), Pseudomonas e Alcaligenes faecalis; além de fungos e protozoários parasitas (Eugregarina : Actinocephalidae - Stictospora sp.).

7. SUMMARY

The aim of the present paper was to study biology of Protopolybia exigua var. exigua (Saussure, 1854), comparing it whenever possible with the biology of Protopolybia pumila (Saussure, 1963), both species very common in the State of São Paulo.

The observations showed :

1. The colonies of Protopolybia exigua var. exigua consist of nests formed by a group of inseminated females (queens), and several tenths of non-inseminated females (workers and intermediates), but no male has been found in these nests.

2. Sampling, According to percentage and proportionally to these populations, indicate a more or less constant number of queens, intermediates and workers, even after the males appear. As an average, the proportion of P. exigua exigua was 4.5% queens, 59.0% intermediates and 36.5% workers.

3. These facts demonstrate the existance of permanent pleometrosis, a very common phenomenon in the Polybiini society.

4. The complete development cycle of P. exigua exigua has a duration of about 120 days, however, depending on the conditions, it can be reduced to 40 days (in the case of parasitism), or even be doubled, as in the case of favourable translocations.

The colony consists of three periods or generations. In the first and second periods only the production of females occur (female-production phase), and in the third one, the production of males as well as females (male/female-production phase).

5. The development period of P. exigua exigua varies with the temperature. Under normal conditions, at an

average temperature around 27°C , a development period of 41-45 days (3-5 days for eggs, 18-20 for larvae and 20 days for pupae) was noticed. During the cold season, when average temperature was about 20°C , a complete development period of 60-63 days was noticed (5 days for eggs, 28 days for larvae and 28-30 days for pupae).

6. There are at least three annual complete cycles, occurring from January to April, May to September, and October to January, and so on.

7. Four larval instars were found for this species.

8. The head capsules of the larvae of P. exigua exigua grow at a constant rate of 1.35, and are therefore in accordance with DYAR's rule.

9. Once DYAR's rule was confirmed, the maximum width of the head (distance between the lateral sides of the head capsules immediately below the ocellus) can be used as an indication of size and also as a factor for determining all the four larval instars of this species.

10. Biometric data obtained indicated that only correlations between wing length and width of head; wing length and ovary development; and width of the head and ovary development were significant.

Data obtained by the test for comparison of averages indicated that in populations of P. exigua exigua the queens are structurally different from the intermediates and the workers, however, no highly significant structural differences were noticed between intermediates and workers.

11. The nests of P. exigua exigua analyzed, had been prepared with dead lignified plant hairs, softened with a substance probably produced by the salivary-glands. They also contained vegetable fibres, pieces of xylem, macerated cells, pollen granules, etc. Some chemical analyses of these building

materials revealed the presence of 9.5% proteins (calculated - from N% x 6.25), 15.1% fibres (cellulose and hemicellulose), and a negligible percentage of sugars. Humidity was 96.1%, calculated from dry weight.

12. The P. exigua exigua can use material from the cover coat of the nest to build new cells for the same nest. They can also use material from old nests of the same or other species.

13. Whenever an abnormality occurs, the P. exigua exigua can change the format and some structural details of - their nests.

14. The nests of P. exigua exigua never contain waste material (dead larvae and adults, fragments of insects, etc.).

15. The colonies of P. exigua exigua, especially those in the region of Ribeirão Preto-São Paulo, are intensively parasited by Megaselia scalaris (Diptera-Phoridae), which can even destroy the population in the first period of development. - this explains the frequent and premature swarming and the - construction of only one honeycomb.

16. Occasionally parasitism by Strepsiptera (Stylopidae) in adults of P. exigua exigua can occur.

17. Translocations of P. exigua exigua were possible if made soon after collection and the colonies immediately settled in other previously chosen places in the experimental Vespiary.

18. The work among P. exigua exigua is divided (similarly is the case in P. pumila). The dividing is probably based on psycho-physiological interactions, controlled by hormones, which would affect the distribution of linear predominance among them.

19. The food of P. exigua exigua consists of - insects caught during their daily flights and a small quantity of honey produced by them. The honey produced by P. pumila , always found in clean cells of recent combs, had a composition quite close to the royal-jelly or the queen's substance of a common honeybee.

20. The insects caught are not stored in the nests to feed the new breeds, because the P. exigua exigua macerate them into a fluid paste in their craws. The small insects captured, very rarely intact, were some dipterous (Simulidae), - winged species of ants, and homopterous insects. Besides the insects, these wasps can feed on their own larvae taken out of the cells or dead larvae of dipterous insects. In colonies of the phase female/male-production, the males fed on the regurgitations of workers or on salivary secretion of the larvae.

21. The P. exigua exigua have an internal control of the temperature and the humidity of the nest.

22. Biochemical assays of the enzymatic activity revealed the presence of some carbohydrases (amylase and invertase), proteases (trypsin, chymotrypsin and cathepsin) and lipases.

23. A greater activity of amylase and invertase was found in queens indicating a class distinction among adult females, probably depending on the activities exerted in the - colony. The queens would be restricted to the nest due to their egg-laying function and therefore receive more fluid and energetic food.

24. A microbiological survey indicated the presence of some enterobacteria: Proteus, Providence Group, Salmonella typhi (sub-groups A-B-C and A-B-C-D), Pseudomonas and - Alcaligenes faecalis; besides fungi and protozoa parasites -- (Eugregarina: Actinocephalidae - Sctictospora sp.).

8. BIBLIOGRAFIA

- AUCLAIR, J.L., 1963. Aphid feeding and nutrition. A. Rev. Ent. 8 : 439 - 490.
- BALDUF, W.V., 1961. A large population of Polistes annularis L. (Hym. Vesp.). Ent. News. 72 : 259 - 260.
- BEQUAERT, J., 1932. The Neartic Social Wasps of the sub family. Polybiinae (Hymenoptera : Vespidae). Entomologica Americana XIII (3) : 87 - 150.
- _____, 1938. A new Charterginus from Costa Rica, with notes on Charterginus, Pseudochartergus, Chartergus, Pseudopolybia, Epipona and Tatua (Hymenoptera, Vespidae). Rev. Ent. São Paulo - Brasil. 9 : 99 - 117.
- _____, 1942. New and imperfectly known neotropical Polybiinae (Hymenoptera, Vespidae). J. N. Y. ent. Soc. 50 (1942) : 295 - 308, 1 fig.
- _____, 1943. Colour variation and distribution of Apoica pallida (Olivier), a nocturnal neotropical social wasp. (Hym. Vespidae). Trans. ent. Soc. 93 : 107 - 118.
- _____, 1944 a. A revision of Protopolybia Ducke, a genus of neotropical social wasps (Hymenoptera, Vespidae). Rev. de Ent. 15 : 97 - 134, 3 figs.
- _____, 1944 b. The social Vespidae of the Guianas, particularly of British Guiana. Bull. Mus. comp. Zool. Harv. 94 : 249 - 304, 2 figs.
- BERLAND, L. & GRASSÉ, P., 1951. Superfamille des Vespoid (in Traité de Zoologie, Tome X, p. 1157).
- BODENHEIMER, F.S., 1937. Population problems in social insects. Biol. Rev. 12 : 393 - 430, 10 figs.
- BLACKITH, R.E., 1958. An analysis of polimorfism in social - wasps. Insect soc. 5 : 263 - 272.

- BRIAN, M.V., 1956. The evolution of queen control in the social Hymenoptera. Proc. 10 th int. Congr. Ent. 2 : 497 - 502.
- _____ & BRIAN, A.D., 1952. The wasp, Vespula sylvestris SCOPOLI : feeding, foraging and colony development. Trans. R. ent. Soc. Lond. 103 : 1 - 26.
- BRUCH, C., 1936. Notas sobre el "Camuati" y las avispas que lo construyen. Physis 12 : 125 - 35, 2 plates, 3 figs.
- CAMERON, P., 1912. The Hymenoptera of the Georgetown Museum. Part. III. The Marabuntas or wasps. J. Roy. Agric. Soc. British Guiana (3) 2 : 207 - 31.
- COLOWICK, S.P. & KAPLAN, O.N., 1967. Vol. II, II e XI. Academic Press. New York and London.
- CUMBER, R.A., 1949. The biology of Humble - bees, with special reference to the production of the worker caste. Trans. R. ent. Soc. Lond. 100 : 1 - 45, 10 figs.
- _____, 1951. Some observations on the biology of the Australian wasp Polistes humilis FABR. (Hymenoptera : Vespidae) in North Auckland (New Zeland) with special reference to the nature of the worker caste. Proc. R. ent. Soc. Lond. (A) 26 : 11 - 16.
- DELEURANCE, E.P., 1946. Une régulation sociale à base sensorielle périphérique: l'inhibition de la ponte des ouvrières par la présence de la fondatrice chez les Polistes (Hym. Vespidae). C. R. Acad. Sci., Paris. 223 : 871-872.
- _____, 1947. Le cycle évolutif du nid de Polistes (Hyménoptères Vespidae). C. R. Acad. Sci. Paris 224 : 228 - 230.
- _____, 1948. Sur le cycle biologique de Polistes - (Hyménoptères Vespidae). C.R. Acad. Sci., Paris, 226 : 601 - 603.

DELEURANCE, E.P., 1952. Le Polymorphisme social et son déterminisme chez les guêpes. Colloq. int. Cent. nat. Rech. sci. Paris. 34 : 141 - 155.

_____, 1955. L'influence des ovaires sur l'activité de construction chez les Polistes (Hyménoptères Vespides). C.R. Acad. Sci., Paris 241 : 1073 - 1075.

_____, 1957 a. Contribution à l'étude biologique des Polistes. 1. L'activité de construction. Ann. Sci. Nat. Zool. (11) 19 : 91 - 222.

_____, 1957 b. Contribution à l'étude biologique des Polistes (Hyménoptères - Polistes). I. L'activité de construction. Behaviour 11 : 67 - 84.

DIAS, D. & RANZANI, G., 1957. Improvements of HAGMANN'S method for injecting insect tracheal. STAIN TECHNOLOGY 32 (1) : 3 - 5.

DIAS, M.M.F. & RODRIGUES, V.M., 1974. Morfologia das formas larvais de algumas espécies de Polistinae e Polybiinae - (Hym. - Vespidae) - no prelo.

DUCKE, A., 1904. Sobre as Vespidas sociais do Pará. Bol. Mus. Goeldi. Brasil 4 : 317 - 71, 10 plates, 4 figs.

_____, 1905. Sobre as Vespidas sociais do Pará. (I. Suplemento). Bol. Mus. Goeldi. Brasil 4 : 652 - 98, 4 plates.

_____, 1907. Novas contribuições para o conhecimento das Vespas (Vespidae sociales) da região neotropical. Bol. Mus. Goeldi. Brasil 5 : 152 - 199.

_____, 1910. Révision des guêpes sociales polygames d'Amérique. Ann. Mus. nat. Hungarici 8 : 449 - 544, 17 figs.

_____, 1914. Über Phylogenie und klassifikation der sozialen Vespiden. Zool. Jahrb (Syst.) 36 : 304 - 30, 2 tables, 17 figs.

- EVANS, B.H., 1956. The evolution of social life in wasps. Proc. 10 th Int. Con. Ent. 2 : 449 - 457.
- EVANS, W.A.L. & PAYNE, D.W., 1964. Carbohydrases of the alimentary tract of the deser locust, Schistocerca gregaria FORSK. J. Insect Physiol. 10 : 657 - 674.
- FLANDERS, S.E., 1942. Oosorption and ovulation in relation to oviposition in parasitic Hymenoptera. Ann. ent.Soc. Amer. 35 : 357 - 66, 3 plates.
- _____, 1953. Caste determination in the social Hymenoptera. Sci. Mon. 76 : 142 - 148.
- _____, 1957. Regulation of caste in social Hymenoptera. J.N.Y. ent. Soc. 65 : 97 - 105.
- _____, 1962. Physiological prerequisites of social reproduction in the Hymenoptera. Insect. soc. 9 : 375 - 388.
- GAUL, A.T., 1947. Additions to Vespine biology. II: Caste phases among Vespines (Hymenoptera, Vespidae). Bull. Brooklyn ent. Soc. 42 : 87 - 96.
- GERVET, J., 1956. L'action des températures différentielles sur la monogynie fonctionnelle chez les Polistes - (Hyménoptères Véspides). Insect. soc. 3 : 159 - 176.
- _____, 1964. Essai d'analyse élémentaire du comportement de ponte chez la guêpe Polistes gallicus (Hymén. Vésp.) Insect soc. 11 : 21 - 40.
- GILMOUR, D., 1961. The biochemistry of insects. Academic Press, New York and London.
- GRANT, J., 1959. Hummingbirds attacked by wasps. Canad. Fld. Nat. 73 : 174.
- GRASSÉ, P., 1953. Traité de Zoologie (Classe Gregarinomorphes). Tome I Fasc. II - Masson et Cie., Paris.

- HEBLING, N.J., 1969. Notas sobre polimorfismo em Apoica pallida OLIVIER, 1791 (Hym. Vespidae). Ciê. e Cultura (Resumo) 21 (2) : 459.
- _____ & LETIZIO, V.L., 1973. Polimorfismo de las castas femeninas de Polybia emaciata LUCAS, 1879 (Hymenoptera, Vespidae). Bol. Soc. Ent. Peru. (7) 1 : 23 - 24.
- _____ & MACHADO, V.L.L., 1974. Análise populacional e biometria em Polybia occidentalis var. cinota (PROV.) no prelo - Ciência e Cultura.
- HELDMANN, G., 1936. "Über das Leben auf Waben mit mehreren überwinternten Weibchen von Polistes gallica L. Biol. Zbl. 56 : 389 - 400.
- IHERING, H. von, 1896. L'état des guêpes sociales du Brésil. Bull. Soc. Zool. France 21 : 159 - 162.
- IHERING, R. von, 1903. Contribution à l'étude des Vespides de l'Amérique du Sud. Ann. Soc. Ent. France 72 : 144-155.
- _____, 1904. As Vespas sociais do Brasil. Rev. Mus. Paulista 6 : 9 - 309, 5 plates, 3 figs.
- ISHAY, J. & IKAN, R. & BERGMANN, E.D., 1965. The presence of pheromones in the Oriental Hornet. J. Insect. Physiol. II : 1307 - 9.
- JANET, C., 1895. Études sur les fourmis, les guêpes et les abeilles. Neuvième note. Sur Vespa crabro L. Histoire d'un nid depuis son origine. Mém. Soc. Zool. France 8 : 1 - 141.
- JAY, C., 1961. Laboratory rearing and life history studies of the honey bee. Lecture Cent. Ass. Bee - Keepers, Oct. 11, 1961.
- KEMPER, H., 1960. Ueber die Nistplatzauswahl bei den sozialen Faltenwespen Deutschlands. Z. angew. Zool. 47 : 457 - 483.

- LIGHT, S.F., 1942. The determination of castes of social insects. Quart. Rev. Biol. 17 : 312 - 326.
- LITH, J.P. van, 1956. Merkwaaardige nesten von Dolichovespula saxonica (F.). Ent. Ber., Amst. 16 : 33 - 35.
- LUCAS, H., 1867. Quelques remarques sur les nids des Polybia scutellaris et liliacea Hyménoptères sociaux de la tribu des Vespides. Ann. Soc. ent. France (4) 7 : 365 - 70, 1 plate.
- _____, 1885 (No Title). Ann. Soc. ent. France (6) 5. Bull. liv.
- MACHADO, V.L.L., 1972. Aspectos da biologia de Protopolybia pumila (Saussure, 1863) (Hym.-Vespidae) - Tese de Mes|ado ESALQ - USP - Piracicaba, SP., Brasil.
- _____, 1973. Estudos biológicos de Polybia occidentalis occidentalis, (OLIVIER (no prelo).
- _____ & RODRIGUES, V.M., 1972. Anatomia comparativa do sistema nervoso das diferentes castas de Protopolybia pumila (SAUSSURE, 1863) e Protopolybia exigua var. exigua (SAUSSURE, 1854) (Hymenoptera Vespidae). Livro em Homenagem ao Dr. WARWICK KERR (set.): 205 - 211.
- _____ & HEBLING, N.J., 1972. Polimorfismo das castas femininas Chartergus chartarius (OLIVIER, 1871) (Hymenoptera - Vespidae). Livro em Homenagem ao DR. WARWICK KERR (set): 199 - 204.
- _____ & RODRIGUES, V.M., 1974. Vespideos Sociais: A organização da colônia em Parachartergus pseudoapicalis, WILLINK (no prelo).
- MARCHAL, P., 1896. La reproduction et l'évolution des guêpes sociales. Arch. Zool. exp. gén. (3) 4 : 1 - 100.
- _____, 1897. La castration nutriciale chez les Hyménoptères sociaux. C.R. Soc. biol. Paris 1897 : 556 - 557.

- MARTELLI, H.L. & PANEK, D., 1968. Bioquímica Experimental (Atividade enzimática de óleos e gorduras) p. 67 e 68.
- MOEBIUS, K., 1856. Die Nester der Geselligen Wespen. Hamburg.
- MONTAGNER, H., 1963 a. Contribution à l'étude du déterminisme des castes chez les Vespides. C.R. Soc. biol. Paris 157:147-150.
- _____, 1963 b. Étude préliminaire des relations entre les adultes et le couvain chez les guêpes sociales du genre Vespa, au moyen d'un radio-isotope. Insect. soc. 10:153-166.
- MORIMOTO, R., 1953. On the nesting sites of Polistes chinensis antennalis Pérez (Studies on the social Hymenoptera of Japan I.). Sci. Bull. Fac. Agric. Kyushu Univ. 14:235-245.
- _____, 1960 a. Experimental study on the trophallactic behavior in Polistes. (Hymenoptera Vespidae) Acta hym. Fukuoka 1:99-103.
- _____, 1960 b. On the social cooperation in Polistes chinensis antennalis Pérez. (Studies on the social Hymenoptera of Japan. IX). Konryu, Tokyo, 28:198-206.
- _____, 1961. Polistes wasps as natural enemies of agricultural and forest pests. III. (Studies on the social Hymenoptera of Japan. XII). Sci. Bull. Fac. Agric. Kyushu Univ. 36:243-252.
- NAUMANN, M.G., 1971. The nesting behaviour of Protopolybia pumila in Panamá (Tese de P.H.D.).
- O'ROURKE, F.J., 1945. Methods used by wasps of the genus Vespa in Killing prey. Irish Nat. J. 8:238-241.
- PARDI, L., 1940. Ricerche sui Polistini. I. Poliginia vera ed apparente in Polistes gallicus (L.) P.V. Soc. nat. 49:3-9.

- PARDI, L., 1941. Ricerche sui Polistini. III. Ancora sulla poliginia iniziale di Polistes gallicus (L.) e sul comportamento delle femmine associate fino alla schiusa delle, prime operaie (Nota preliminare). P.V. Soc. tosc. Sci. nat. 50 : 3 - 15.
- _____, 1942. Ricerche sui Polistini. V. La poliginia iniziale di Polistes gallicus. (L.). Bull. Ist. Ent. Univ. Bologna 14 : 1 - 106.
- _____, 1946. Ricerche sui Polistini. VII. La "dominazione" e il ciclo ovarico annuale in Polistes gallicus L. Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna 15 : 25 - 84.
- _____, 1947. Beobachtungen über das interindividuelle Verhalten bei Polistes gallicus. Untersuchungen über die Polistinae, n° 10. Behaviour 1 : 138 - 172.
- _____, 1948. Dominance order in Polistes wasps. Physiol. Zool. 21 : 1 - 13.
- _____, 1951. Studio della attività e della divisione di lavoro in una società di Polistes gallicus (L.) dopola comparsa delle operaie. (Ricerche sui Polistini. XII.). Arch. zool. (ital.) 36 : 183 - 197.
- RABB, R.L. & LAWSON, F.R., 1957. Some Factors Influencing the Predation of Polistes Wasps on the Tobacco Hornworm. J. Econ. Entomol. 50 (6) : 778 - 784.
- RAU, P., 1940. Cooperative nest founding by the wasp Polistes annularis L. Ann. ent. Soc. Amer. 33 : 617 - 620.
- RICHARDS, O.W., 1949. The significance of the number of wing-hooks in bees and wasps. Proc. R. ent. Soc. Lond. (A) 24 : 75 - 78.
- _____, 1953. The social insects. London. MacDonald & Co.

- RICHARDS, O.W., 1962. A Revisional Study of the Masarid Wasps (Hymenoptera, Vespoidea). London: Brit. Mus. nat.Hist.
- _____, 1971. The Biology of Social Wasps (Hymenoptera, Vespidae). Biol. Reviews. 46 (4): 483 - 528.
- _____ & RICHARDS, M.J., 1951. Observations on the social wasps of South America (Hymenoptera, Vespidae). Trans. R. Ent. Soc. Lond. 102 : 1 - 170, 44 plates, 25 figs.
- RODRIGUES, V.M., 1968. Estudo sobre Vespas Sociais do Brasil (Hymenoptera - Vespidae) Tese de Doutorado F.F.C.L. de Rio Claro. SP. Brasil.
- _____, 1969. Instalações de um Vespário. Comportamento de vespas sociais translocadas para um Vespário Experimental. Ciên. e Cultura (Resumo) 21 (2): 466.
- _____, 1971. Notas preliminares sobre o comportamento de Protopolybia pumila (SAUSSURE, 1863) (Hym.-Vespidae) - Revista de Agricultura - Piracicaba - SP. Brasil XLVI, nº 2 - 3, pp. 117 - 120.
- _____, 1972. Introdução ao estudo das Vespas Sociais. Rev. de Agricultura - Piracicaba. SP. Brasil. XLVII (1): 3 - 17.
- ROUBAUD, E., 1916. Recherches biologiques sur les guêpes solitaires et sociales d'Afrique. Ann. Sci. Nat. Zool. (9) 1 : 1 - 160, 34 figs.
- RUDOW, 1901. Die Wohnungen der Hautfl. Europas, u. Wichtiger Ausländer, Berlin. Entom. Zeitsch. (2 - 3). 339.
- RUGAI, E. & ARAUJO, A., 1968. Meio de Cultura para identificação presuntiva de bacilos intestinais gramnegativos. Rev. Inst. Adolfo Lutz SP. Brasil. 28 : 79 - 83.

- SAKAGAMI, S.F. & FUKUSHIMA, K., 1957 a. Some biological observations on a hornet, Vespa tropica var. pulchra (BUYSSON), with especial reference to its dependence on Polistes wasps. Treubia 24 : 73 - 82.
- _____, 1957 b. Reciprocal thieving found in Polistes fadwigae (DALLA TORRE) (Hym.-Vesp.). J. Kansas ent. Soc. 30 : 140.
- SAUSSURE, H., 1854. Et. Fam. Vesp. 2, p. 173. Pl. 22 fig. 1.
- _____, 1863. Mélanges Hyménoptérologiques (II Vespides) Mém. Soc. Phys. Hist. Nat. Gêneve. 17 pt. 1, p. 239.
- SCHWARZ, H.F., 1931. The nest habits of the Diplopterous Wasp. Polybia occidentalis variety scutellaris (WHITE). As observed at Barro Colorado, Canal Zone. Amer. Mus. Novit. 471 : 1 - 27.
- SERZEDELLO, A. & TAUK, S.M. & CORSO, C.R. & CAETANO, F.H., 1972. Composição de bases do DNA em bactérias do tubo digestivo de Atta laevigata SMITH. XXIV Reunião da S.B.P.C. Secção de Microbiologia, Parasitologia e Epidemiologia : 291.
- SIEBOLD, C. TH. von, 1871. Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropeden. I. Ueber die bei Polistes wahrzunehmende Parthenogenesis. II. Parthenogenesis bei Vespa holsatica. Leipzig Verlag von Wilhelm Engelmann.
- SNELLING, R.P., 1953. Notes on the hibernation and nesting of the wasp. Mischocyttarus flavitarsis de SAUSSURE (Hymenoptera, Vespidae). F. Kansas ent. Soc. 26, 143-5.
- SPIETH, H.T., 1948. Notes on a colony of Polistes fuscatus hunteri BEQUAERT J. N. Y. ent. Soc. 56 : 155 - 169.
- SPRADBERY, J.P., 1965. The social organizations of wasps communities. Symp. Zool. Soc. Lond. nº 14 : 61 - 96.

- SPRADBERY, J.P., 1971. Seasonal changes in the population structure of Wasp colonies (Hymenoptera - Vespidae). J. Anim. Ecol. 40 : 501 - 23.
- VERLAINE, L., 1926. Le déterminisme de l'emplacement du nid chez la Vespa sylvestris SCOP. Ann. Bull. Soc. Roy. Sci. Méd. Nat. Bruxelles (8/10) : 9 - 22.
- VILLELA, G.G. & BACILA, M. & TASTALDI, H., 1973. Técnicas e experimentos de Bioquímica. Editora Guanabara KOOGAN S.A. p. 248 - 249.
- WEYRAUCH, W., 1935. Dolichovespula und Vespa. Vergleichende Übersicht über zwei wesentliche. Lebensstypen bei sozialen Wespen. Mit Bezugnahme auf die Frage nach der Fortschrittlichkeit tierischer Organization. Biol. Zbl. 55 : 484 - 524.
- WHEELER, W.M., 1928. The social insects, their origin and evolution. NEW YORK: Harcourt; London: Kegan Paul.
- WIGGLESWORTH, V.B., 1965. The Principles of Insect Physiology. London Methuen & Co. Ltd. 41 - 94.
- YOSHIKAWA, K., 1957. A brief note on the temporary polygyny in Polistes fadwigae DALLA TORRE., the first discovery in Japan. Ecological studies of Polistes wasps. III. Mushi 30 : 37 - 39.
- _____, 1962. Introductory studies on the life economy of Polistine wasps. I. Scope of problems and considerations on the solitary stage. Bull. Osaka Mus. nat. Hist. 15 : 3 - 27.
- ZIKAN, J.F., 1935. Die sozialen Wespen der Gattung Mischocyttarus SAUSS., nebst Beschreibung von 27 neuen Arten (Hym. - Vespidae). Arq. Inst. Biol. veget. Rio de Janeiro. 143 - 203. 3 pl.