

Influência do conflito de dominância entre fundadoras em colônias de vespas sociais pertencentes ao gênero *Polistes* (HYMENOPTERA: VESPIDAE)

Ivelize Cunha Tannure¹
Fábio Santos Nascimento²

INFLUENCE OF THE DOMINANCE CONFLICT AMONG FOUNDRESSES IN *Polistes* WASPS (HYMENOPTERA: VESPIDAE)

ABSTRACT: The founding phase in *Polistes* spp. is characterized by intense disputes by the dominance reproductive among co-founding females. Studies of 25 colonies of *Polistes versicolor* and 17 colonies of *P. ferreri* in preemergence phase demonstrated high rate of immature's mortality, mainly in the larva subfase (qx = 84.5% and 74.8%, respectively), although the construction process of cells has not been affected. The results suggest that the mortality and decline of the foundations are due to the intense migration of individuals among the nests as well as the energy reflow for posterior foundations in ideal environmental conditions.

Key words: Brood mortality, Dominance conflict, Foundations, *Polistes versicolor*, *Polistes ferreri*

¹ Universidade Federal de Juiz de Fora, Departamento de Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas, CEP 36036-330 Email: ivelize@ips.com.br

² Universidade de São Paulo, Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Av. Bandeirantes 3900, CEP 14040-901. Email: fsnascim@usp.br

INTRODUÇÃO

As colônias de vespas sociais pertencentes ao gênero *Polistes* podem ser iniciadas por uma única fêmea ou formadas a partir de associações entre várias fêmeas (PARDI, 1948; WEST-EBERHARD, 1969). As vantagens da fundação cooperativa de uma colônia são explicadas pelo aumento da produção de operárias, garantia de sobrevivência da prole em caso de morte de alguma associada e uma defesa mais efetiva contra predadores e parasitos (GAMBOA, 1978; ITÔ, 1985; QUELLER *et al.*, 1988; STRASSMANN *et al.*, 1988; STRASSMANN, 1989).

Essas alternativas tomadas no período da fundação da colônia estão também relacionadas com o grau de parentesco entre as fêmeas. Segundo a teoria da "kin-selection" (HAMILTON, 1964), algumas fêmeas desistem da reprodução direta ou ovoposição na colônia para se tornarem subordinadas à uma aparentada apenas quando essa ajuda aumenta suas respectivas aptidões inclusivas ("inclusive fitness"). Desta forma, a cooperação ou contrato social é estabilizado se dominante e subordinadas ganham uma fração equivalente na reprodução (REEVE, 1991; REEVE & RATNIEKS, 1993).

Embora vários estudos enfoquem as vantagens da associação entre as fundadoras (NOONAN, 1979; STRASSMANN, 1989; REEVE, 1991), poucos estudos têm mostrado os efeitos da disputa pela dominância reprodutiva sobre os estágios imaturos em colônias de *Polistes* spp. A partir disso, o propósito deste trabalho foi examinar a influência do conflito pela dominância entre as fundadoras sobre a mortalidade da prole durante a fase de fundação em colônias de *Polistes versicolor* (Olivier, 1791) e *P. ferreri* (SAUSSURE, 1853).

MATERIAL E MÉTODOS

Foi observado o processo de fundação em 25 colônias de *Polistes versicolor* e 17 colônias de *P. ferreri* localizadas no campus da Universidade Federal de Juiz de Fora – MG (21°46S

e 43°21'W), entre agosto de 1995 e setembro de 1996. O período de desenvolvimento dos estágios imaturos: ovo, larva e pupa, foi determinado por meio de observações e mapeamentos diários das colônias, com auxílio de papel alveolado. Cada célula recebeu identificação própria e os mapas foram atualizados diariamente mediante contagem do número e conteúdo das células dos ninhos.

A classificação proposta por JEANNE (1972) foi utilizada para dividir a fundação ou fase de pré-emergência das colônias estudadas nas seguintes subfases:

- subfase de ovo: início da construção do ninho à eclosão da primeira larva;
- subfase de larva: eclosão da primeira larva à formação da primeira pupa;
- subfase de pupa: formação da primeira pupa à emergência do primeiro adulto.

Os adultos receberam marcação individual no tórax com tinta de aerodelismo atóxica e puderam ser identificados a partir de observações das interações comportamentais como dominantes ou subordinadas. Fêmeas dominantes de *Polistes* spp. são mais agressivas do que as subordinadas, permanecem mais tempo no ninho e realizam a maior parte das posturas (PARDI, 1948; STRASSMANN, 1981a).

Foram observadas e anotados os dados referentes à oofagia, larvifagia e pupifagia, após a verificação dos mapas ou quando o fenômeno foi diretamente constatado. A metodologia de CAREY (1993) foi utilizada para a construção da tabela de vida abreviada e curva de sobrevivência dos imaturos durante o período de fundação das colônias.

RESULTADOS

As 25 colônias em fase de pré-emergência de *P. versicolor* foram encontradas nos meses de agosto a setembro de 1996, e fundadas por fêmeas provenientes de agregados de inverno. As observações foram iniciadas a partir de 16 colônias que estavam na subfase de ovo e nove na subfase de larva. Dentre estas colônias em subfase de ovo, somente quatro não passaram para

a subfase de larva e, do total de colônias que alcançaram a subfase de larva, apenas quatro (16%) passaram para a subfase de pupa e, posteriormente, produziram adultos, atingindo assim a fase de pós-emergência.

Em relação às 17 colônias de *P. ferreri*, foram observadas fundações entre agosto e outubro de 1995: oito colônias não passaram da subfase de ovo, quatro foram abandonadas na subfase de larva e apenas cinco (29.41%) alcançaram a fase de pós-emergência.

Em ambas as espécies, foi verificada a migração de uma ou mais vespas entre as colônias, como também a intensa disputa hierárquica entre as fundadoras. Este fato deveu-se à proximidade das colônias (distâncias entre 0,6 a 4 metros) o que suporta a tendência de filopatria em colônias de *Polistes* (WEST-EBERHARD, 1969; KLAHN, 1979; POST & JEANNE, 1982).

Associações entre fundadoras ocorreram em sete colônias de *P. versicolor* (A.T.= 1 – 8 fêmeas, $x = 2.4$) e em seis de *P. ferreri* (A.T.= 1 – 4 fêmeas, $x = 1.9$) durante toda fase de pré-emergência, a mais significativa delas foi verificada na primeira espécie, com oito indivíduos; em *P. ferreri*, a mais significativa associação foi formada entre quatro indivíduos. As colônias de *P. versicolor* que alcançaram a fase de pós-emergência apresentaram de três a cinco fundadoras. As colônias de *P. ferreri*, que produziram os primeiros adultos não possuíram mais do que três fundadoras.

A taxa de mortalidade e a curva de sobrevivência dos estágios imaturos durante a pré-emergência nas colônias de *P. versicolor* e *P. ferreri* são mostrados na Tabela 1 e Figura 1. Os resultados revelaram uma alta taxa de mortalidade de imaturos na subfase de larva em ambas as espécies, embora, em *P. versicolor*, a taxa de mortalidade na subfase de ovo tenha sido elevada (60%) em consequência da oofagia diferencial em colônias com mais de uma associada e oofagia nutricional quando a colônia apresentava apenas uma fundadora. A principal causa da alta mortalidade dos estágios imaturos nas colônias das duas espécies foi decorrente do desaparecimento dos adultos e canibalismo.

Estágios imaturos	Número de sobreviventes (Ix)	Número de mortos na subfase (dx)	Taxa de mortalidade (dx)	Número desobreviventes (Ix')
<i>Polistes versicolor</i>				
Ovos	767	457	60	100
Lavas	310	262	84,5	40,41
Pupas	48	03	6,25	6,25
<i>Polistes ferreri</i>				
Ovos	486	137	28,2	100
Lavas	330	247	74,8	67,9
Pupas	83	04	4,8	17,07

Tabela 1. Tabela de vida abreviada dos estágios imaturos de *Polistes versicolor* e *Polistes ferreri* durante a fase de pré-emergência.

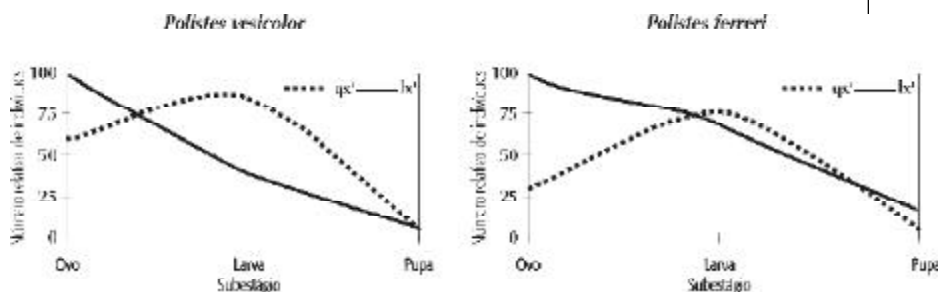


Figura 1. Curva de sobrevivência (Ix') e taxa de mortalidade (qx) dos estágios imaturos de *Polistes versicolor* e *Polistes ferreri* durante a fase de pré-emergência

A produtividade das colônias na fase de pré-emergência foi verificada pelo número de células construídas durante as sub-fases de ovo, larva e pupa. Foi observada uma correlação significativa ($r = 62.9\%$, $p < 0.01$) entre as células construídas e o número de fêmeas associadas nas colônias de *P. versicolore*

P. ferreri (Figura 2).

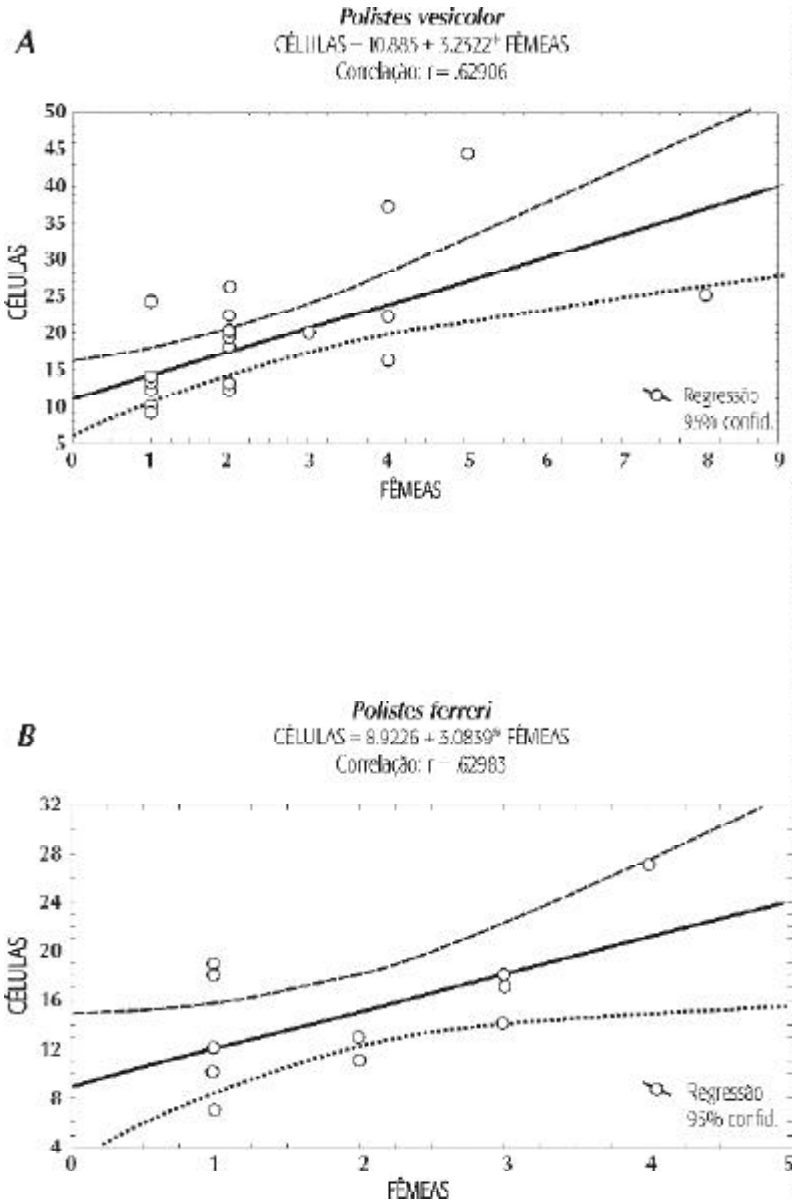


Figura 2. Produtividade relativa das colônias de *Polistes versicolor* (A) e *Polistes ferreri* (B) relacionados com o número de fêmeas na fase de pré-emergência.

DISCUSSÃO

Os resultados do presente trabalho confirmam a alta taxa de mortalidade de imaturos e declínio de colônias na fase de pré-emergência. Os dados também suportam os resultados encontrados em estudos anteriores sobre *Polistes* spp., nos quais os autores verificaram que a freqüência do sucesso de fundações haplométricas é relativamente baixa e que as fêmeas preferem a associação garantindo a sobrevivência da colônia ou "survivorship insurance" (REEVE, 1991; ITÔ, 1993; GOBBI *et al.*, 1993; GIANNOTTI & MACHADO, 1994; NONACS & REEVE, 1995).

No entanto, as causas do declínio das colônias em pré-emergência ainda são pouco conhecidas. Alguns estudos sugerem que a morte ou desaparecimento das fundadoras parece ser o principal fator de insucesso das colônias (MIYANO, 1980; STRASSMANN, 1981b; SUZUKI & RAMESH, 1992; GIANNOTTI & MANSUR, 1993), enquanto outros, argumentam que a predação por formigas teria sido o motivo que selecionou a associação entre fundadoras (JEANNE, 1979; ITÔ, 1986). Neste estudo, a principal causa do declínio das colônias de *Polistes versicolor* e *P. ferreri* na fase de pré-emergência foi o abandono das colônias pelos adultos. Este abandono é precedido por uma alta freqüência de canibalismo dos imaturos, principalmente de larvas. Segundo HUNT (1991), o aumento da larvifagia está diretamente ligado às condições de nutrição dos adultos. GIANNOTTI (1994) também verificou uma alta freqüência de larvifagia em *P. simillimus* durante o período de fundação das colônias, e concluiu que o canibalismo ocorreu devido aos poucos recursos tróficos disponíveis no ambiente. É provável que na fase de fundação das colônias após a dispersão dos agregados de inverno seja um período de baixa disponibilidade de recursos tróficos, restando o canibalismo da prole como única fonte de recurso alimentar. É interessante ressaltar que a produtividade relativa à construção de células não foi prejudicada durante a pré-emergência, seja em função da alta taxa de mortalidade de imaturos ou disputa pela hierarquia de dominância entre as fundadoras nas duas espécies, o que sugere que o custo no forrageamento de material de construção seja menor que aquele dispendido na obtenção de presas para as larvas.

QUELLER (1996) afirma que o custo do cuidado parental no estágio larval é extremamente alto devido à alta necessidade de proteína requerida pelos imaturos, e particularmente aos riscos do forrageamento. Provavelmente a distribuição desigual de nutrientes entre as fêmeas associadas em um período de escassez trófica somado à oofagia diferencial devido ao contexto dominância-subordinância poderia levar ao abandono de subordinadas (HUNT, 1994). Na ausência do auxílio de operárias a continuidade da fundação torna-se inviável, o que poderia acarretar a desistência da fundadora na colônia. O canibalismo da prole seria uma forma de reaproveitamento ou refluxo da energia dispendida durante o período de fundação; desta forma, as fundadoras poderiam esperar um momento mais propício para reiniciar a fundação.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo auxílio financeiro durante a realização do presente trabalho.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- CAREY, J. R. 1993. **Applied Demographic for Biologists (with Special Emphasis on Insects)**. Oxford University Press. IX+205.
- GAMBOA, G. J. 1978. Intraspecific defense: advantage of social cooperation among paper wasp foundress. **Science** **199**: 1463-1465.
- GIANNOTTI, E. 1994. Notes on the biology of *Polistes simillimus* Zikán (Hymenoptera: Vespidae). **Bioikos**, **8**: 41-49.
- GIANNOTTI, E. & MANSUR, C.B. 1993. Dispersion and foundation of new colonies in *Polistes versicolor* Olivier, 1791 (Hymenoptera: Vespidae). **An. Soc. Entomol. Bras.** **22**: 307-316.
- GIANNOTTI, E. & MACHADO, V. L.L. 1994. Colonial phenology of *Polistes lanio lanio* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera,

- Vespidae). **Revta. Bras. Ent.** **38**(3/4): 639-643.
- GOBBI, N.; FOWLER, H.; CHAUD-NETO, J. & NAZARETH, S.L. 1993. Comparative colony productivity of *Polistes simillimus* and *Polistes versicolor* (Hymenoptera: Vespidae) and the evolution of paragyny in the Polistinae. **Zool. Jb. Physiol.** **97**: 239-243.
- HAMILTON, W. D. 1964. The genetical evolution of social behaviour I, II. **J. Theor. Biol.** **7**: 1-52.
- HUNT, J. H. 1991. Nourishment and the Evolution of the Social Vespidae. 426-451 *In*: ROSS, K. G. & MATTHEWS, R. W. (Ed.) **The Social Biology of Wasps**. Cornell University Press, Ithaca. XVII+678P.
- HUNT, J. H. 1994. Nourishment and Evolution in Wasps *sensu lato*. 211-245. *In* HUNT, J. H. & NALEPA, C. A. (Ed.) **Nourishment & evolution in Insect Societies**. Westview Press. IX+449P.
- ITÔ, Y. 1985. A comparison of frequency of intra-colony aggressive behaviors among five species of polistine wasps (Hymenoptera, Vespidae). **Zeitschrift für Tierpsychologie** **68**: 152-167.
- ITÔ, Y. 1986. Observations on the social behaviour of three polistine paper wasps (Hymenoptera, Vespidae). **J. Aust. Ent. Soc.** **25**: 309-314.
- ITÔ, Y. 1993. **Behaviour and Social Evolution of Wasps: The communal aggregation hypothesis**. Oxford Univ. Press. XI+159P.
- JEANNE, R.L. 1972. Social biology of the Neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. **Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard University.** **144**: 63-150.
- JEANNE, R.L. 1979. Construction and utilization of multiple combs in *Polistes canadensis* in relation to the biology of a predaceous moth. **Behav. Ecol. Sociobiol.** **4**, 193-310.
- KLAHN, J. E. 1979. Philopatric and nonphilopatric foundress associations in the social wasp *Polistes fuscatus*. **Behav. Ecol. Sociobiol.** **5**: 417-424.
- MIYANO, S. 1980. Life tables of colonies and workers in a paper wasp, *Polistes chinensis antennalis* (Hymenoptera: Vespidae). **Res. Popul. Ecol.** **22**: 69-88.
- NONACS, P. & REEVE, H. K. 1995. The ecology of cooperation in wasps: causes and consequences of alternative reproductive decisions. **Ecology**, **76** (3): 953-967.
- NOONAN, K. M. 1979. Individual strategies of inclusive fitness

- maximizing in *Polistes fuscatus* foundresses. 18-44. In: ALEXANDER, E.D. & TINKLE, D. W. (Ed.). **Natural selection and social behavior: recent research and new theory** Portland, Oregon, Chiron Press.
- PARDI, L. 1948. Dominance order in *Polistes* wasps. **Physiol. Zool.**, **21**: 1-13.
- POST, D.C. & JEANNE, R. J. 1982. Recognition of former nestmates during colony founding by the social wasp *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae). **Behav. Ecol. Sociobiol.** **11**: 283-285.
- QUELLER, D.C.; STRASSMANN, J.E.; HUGHES, C.R. 1988. Genetic relatedness in colonies of tropical wasps with multiple queens. **Science** **242**: 1155-1157.
- QUELLER, D.C. 1996. The origin and maintenance of eusociality: the advantage of extended parental care. 218-235. In: TURILLAZZI & WEST-EBERHARD (Ed.) **Natural History and Evolution of Paper Wasps**. Oxford University Press. XII+399P.
- REEVE, H.K. 1991. *Polistes*.99-149 In: ROSS, K. G. & MATTHEWS, R. W. (Ed.) **The Social Biology of Wasps**. (Ed.) Cornell University Press, Ithaca. XVII+678P.
- REEVE, H. K. & RATNIEKS, F. L. W. 1993. Queen-queen conflicts in polygynous societies: mutual tolerance and reproductive skew. 45-85. In: KELLER, L. (Ed.) **Queen number and sociality in insects**. Oxford University Press.
- STRASSMANN, J.E. 1981a Kin selection and satellite nests in *Polistes exclamans*. 45-58. In: ALEXANDER, E.D. & TINKLE, D. W. (Ed.). **Natural selection and social behavior: recent research and new theory** Portland, Oregon, Chiron Press.
- STRASSMANN, J.E. 1981b, Parasitoids, predators, and group size in the paper wasp, *Polistes exclamans*. **Ecology**, **62**, 9: 1225-1233.
- STRASSMANN, J.E. 1989. Early termination of brood rearing in the social wasp *Polistes annularis* (Hymenoptera: Vespidae). **J. Kansas Entomol. Soc.** **62**: 353-362.
- STRASSMANN, J.E.; QUELLER, D.C. & HUGHES, C.R. 1988. Predation and the evolution of sociality in the paper wasp *Polistes bellicosus*. **Ecology** **69**: 1497-1505.
- SUZUKI, T. & RAMESH, M. 1992, Colony founding in the social wasp, *Polistes stigma* (Hymenoptera, Vespidae), in India. **Ethol. Ecol. & Evol.** **4**: 33-341.
- WEST-EBERHARD, M.J. 1969. The social biology of polistine wasps. **Misc. Publ. Mus. Zool. University Michigan** **140**: 1-101.