

INTRODUÇÃO AO ESTUDO DAS VESPAS SOCIAIS

VILMA MAULE RODRIGUES

Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras — Rio Claro, S. P.

INTRODUÇÃO

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

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

Para alcançar tais propósitos fiz estudos morfológicos e biométricos de populações de enxames e de populações (jovens e adultas) de colônias já estabelecidas.

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

A família Vespidae caracteriza-se pela falta de especialização estrutural entre os vários grupos (DUCKE, 1914) e pela presença de especialização fisiológica e comportamental extremamente desenvolvida em complexidade desde os tipos solitários aos sociais. As caracte-

terísticas 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) e em RICHARDS & RICHARDS (1951) (sobre vespas sociais da América do Sul).

Meu interesse em apresentar uma introdução um pouco mais ampla prende-se ao fato de ser este grupo pouco estudado entre nós e dessa forma dou, inicialmente, pelo menos o levantamento bibliográfico que poderá ajudar aos futuros estudantes despertados para os problemas dos vespídeos sociais.

CONSIDERAÇÕES GERAIS SOBRE A CLASSIFICAÇÃO DAS VESPAS

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

Conhecem-se quatro sub-famílias solitárias ou sub-sociais: Euparaginae, Masaridinae, Zethinae e Eumeninae, e cinco sociais: Stenogastrinae, Ropalidiinae, Polybiinae, Polistinae e Vespinae.

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

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

A fêmea de **Zethus cyanopterus** constrói uma ou mais células de fragmentos de folhas e, progressivamente, provê com lagartas parci-

almente trituradas, guarda o ninho e permanece em uma das células a noite (WILLIAMS, 1919). Há, pois, o contato entre a mãe e progênie, sendo esta a espécie mais primitiva em que se observa tal comportamento.

Dentro dos Eumeninae, WILLIAMS (1919, 1928) verificou que algumas espécies (*Stenogaster varipictus* e *S. micans* var. *lusoensis*) são solitárias, mas *S. depressigaster* é social; seus ninhos variam na composição e na arquitetura; as larvas são alimentadas diariamente com pasta gelatinosa de origem desconhecida, embora *S. depressigaster* pilhe mosquitos das teias de aranha. Os Ropaliddinae constroem favos simples de células expostas, alimentam os jovens com insetos triturados e possuem duas ou mais fêmeas. As maiores especializações ocorrem em POLYBIINAE. As fêmeas de *Belonogaster*, são primitivas, e fundam, sozinhas ou em grupos pequenos, colônias de um só favo de polpa de madeira e alimentam as larvas com insetos triturados. Há uma certa divisão de trabalho, em que as fêmeas adultas passam de nutridoras para forrageiras e, finalmente, poedeiras (ROUBAUD, 1916).

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

Os POLISTINAE têm uma larga distribuição geográfica (YOSHIKAWA, 1962); constroem ninhos de um só favo, expostos; segundo SPRADBERY (1965), as espécies tropicais fundam ninhos por enxameação e as espécies de regiões temperadas o fazem por uma ou mais fêmeas de inverno.

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

FUNDAÇÃO DE COLÔNIAS

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

TABELA I

Classificação da organização social em colônias de vespas

A. Pleometroses

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

B. Haplometroses

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

O método de fundação de colônias está em parêntesis.

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

Como se vê pela tabela, SPRADBERRY cita várias formas de metroses:

Pleometrose permanente — É típica da maioria das sociedades das Polybiinae; por exemplo **Belonogaster** e **Polistes** tropicais. Verifiquei que isso é correto para **P. versicolor** mas não é para **Polistes carnifex**. Caracteriza-se pela fundação de colônias através de enxameação. Embora seja bem documentada a existência de enxames, sua composição e condições necessárias para sua produção são pouco conhecidas. Os enxames são formados por rainhas ou rainhas e operárias, apesar de DUCKE (1919) ter registrado um enxame contendo machos (confirmei este fato durante a coleta de ninhos para este trabalho).

Pleometrose primária — Também chamada pleometrose periódica por YOSHIKAWA (1957), descreve o início do desenvolvimento de colônia em algumas espécies de **Polistes**, nas quais um grupo de rainhas coopera na fundação da colônia e, depois da emergência das primeiras operárias, todas as fêmeas se dispersam, menos uma (RAU, 1940; PARDI, 1946; DELEURANCE, 1955b) (no caso de **P. versicolor**, não há dispersão, mas há uma regressão e permanência no ninho).

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); duas ou mais fêmeas partilham um ninho fundado por uma única, sem cooperação no seu desenvolvimento. Depois dispersam-se e fundam colônias individuais.

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

Haplometrose funcional — Estabelece-se quando uma associação inicial, pleométrica, de fêmeas sofre uma mudança, resultando uma sociedade haplométrica das fêmeas originais, presidida por uma delas. Os trabalhos de PARDI (1940-51), DELEURANCE (1946-55) e GERVET (1956-64) esclareceram este fenômeno, até certo ponto. Estes autores mostraram que se estabelece uma dominância hierárquica ou "ordem de bicar", onde a fêmea dominante possui a função de postura e as outras formam uma ordem de dominância mais ou menos linear. Isso resulta de uma alteração psico-fisiológica.

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

Como a tabela anteriormente citada foi calçada em tabela de RICHARDS & RICHARDS (1951), será conveniente citá-la também.

TABELA II

Tipos possíveis de fêmeas nos VESPIDAE sociais baseados principalmente em observações pessoais e no trabalho de PARDI, 1940-47 (cf. tabela 26 de R. & R., 1951)

Descrição de casta	Caráter	Condições para a presença	Exemplo
Rainha poedeira	Espermatozóides presente; ovário desenvolvido.	Necessária para fundação de colônias; algumas vezes perdidas posteriormente.	Tôdas as espécies
Auxiliares	Espermatozóides presentes; ovário em diferenciação.	Fundação de colônia por mais que uma rainha em espécies haplométricas. Desaparecem com o aparecimento das primeiras operárias.	Polistes gallica (L.)
Rainha jovem	Espermatozóides presentes ou não; ovários não desenvolvidos. Só reconhecíveis se as castas são distinguíveis externamente.	Aquisição das colônias de estágios reprodutivos breves, antes de seu fim, mas ciclicamente, em colônias de Polybiini de vida longa.	Tôdas as espécies
Intermediárias (= fêmeas de transição de PARDI, 1946)	Espermatozóides ausentes; ovários parcialmente desenvolvidos.	Desconhece-se. Possivelmente derivada de larvas que receberam insuficiente tratamento de produção da rainha.	Muitos Polybiinae- Alguns Polistes
Operárias poedeiras (= fêmeas de substituição de PARDI, 1946)	Espermatozóides ausentes; ovários desenvolvidos.	Desenvolvidos principalmente quando morre a rainha em colônias haplométricas. (ou quando na rainha, não dominante).	Polistes , Vespa (s.l.)
Operárias estéreis	Espermatozóides ausentes; ovários não desenvolvidos.	Sempre presente em colônias plérométricas; presente após o nascimento da primeira ninhada em espécies haplométricas.	Todas as espécies, exceto parasitas sociais

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

RICHARDS & RICHARDS (1951) afirmam que a América do Sul é a metrópole das vespas sociais pela variedade de gêneros e número de espécies, como pode ser visto pelos trabalhos de DUCKE (1910) e BEQUAERT (1918). As vespas sociais da América do Sul pertencem ao gênero cosmopolita *Polistes* Latreille ou aos 12 gêneros de POLYBIINAE. Os POLYBIINAE são fracamente representados fora da América do Sul.

As espécies de *Polistes* da América do Sul não são, biologicamente, muito diferentes das espécies de climas temperados, exceto por fundarem as colônias através de enxames e não somente por fêmeas fecundadas (RICHARDS & RICHARDS) (confirmei esse fato no desenvolvimento de um trabalho). Por outro lado, os POLYBIINAE fundam colônias por enxameação, mas podem conter muitas fêmeas fecundadas, poedeiras, que não se distinguem das operárias externamente.

IHERING (1896) constatou que, em *Polistes versicolor*, do Sul do Brasil, a fundação da colônia é feita por uma rainha acompanhada por intermediárias ou operárias, hibernadas, presumivelmente não fecundadas. Mas em RICHARDS & RICHARDS (1951) encontramos a afirmação de que esses vários indivíduos podem vir de um só ou de vários ninhos e que só dissecções extensivas e estudos biométricos poderiam explicar a situação (esta foi a grande meta de meu trabalho para doutoramento).

Resta, ainda, trazer o problema das interações entre indivíduos da colônia-mãe na fundação de novas colônias, onde registrei a cooperação dos indivíduos-filhos nas múltiplas colônias filhas fundada por *Polistes versicolor*; esse aspecto foi tratado por WEST (1967), para *P. canadensis*.

AS CASTAS

Inicialmente, deve-se lembrar a teoria de DZIERSON, a partir de observações feitas em 1845, sobre a determinação 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 *Vespula* produzem machos.

MONTAGNER (apud SPRADBERY, 1965), confirmou os achados de MARCHAL (1896) quanto a operárias isoladas da rainha desenvolverem ovaríolos; sugeriu também que o desenvolvimento do ovaríolo da operária é uma função da atividade do nível de desenvolvimento da colônia, possivelmente correlacionado com um efeito da idade, mas como efeito da alimentação, alterada nesta fase por diferentes razões.

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

As castas constituem um problema mais complexo do que se supõe. HELDMANN (1936) e PARDI (1942; 1946) mostraram que, em *Polistes gallica* (L.), ainda que uma colônia seja fundada por várias rainhas, uma delas torna-se a rainha verdadeira e ficam inibidos os ovários e a função de postura das outras, chamadas "auxiliares". Neste caso, penso que a rainha é aquela que, no momento, está com o ovário mais desenvolvido e domina as outras que cessam a postura. A pequena diferença entre elas é acentuada pelo maior consumo de energia por parte das dominadas ao cuidarem da alimentação, da construção e do suprimento extra de alimento para as dominantes. RICHARDS & RICHARDS (1951), consideram apenas três castas para fêmeas: rainha, a fecundada e com ovário desenvolvido; intermediárias, com ovário desenvolvido, mas não fecundadas; operárias, cujos ovários são apenas filamentosos, não fecundadas.

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

Doas possibilidades foram sugeridas para explicar o desenvolvimento de castas nas tribos de Hymenoptera: teoria blastogênica e trofogenética. Não interessa revisar aqui essas duas teorias, lembrarei, porém, que numa abelha melífera comum, **Apis**, as larvas que darão rainha recebem um suprimento maior e melhor de alimento (e as que darão operárias, são iguais, mas não recebem a mesma alimentação). E como a operária que sofreu esta "castração alimentar" inicial, sofrerá ainda uma "castração nutricional" (MARCHAL, 1897), pela fadiga e empobrecimento em proteínas, devido aos cuidados dispensados às larvas, não terá condições para desenvolver os seus órgãos reprodutores. MARCHAL (1897) verificou, que com a supressão da rainha, mais de dois terços das operárias tornaram-se fecundadas afirma que possivelmente, as operárias se apropriariam das lavas. e afirma que possivelmente, as operárias se apropriariam das larvas. (1965) e minhas próprias conôuzirão a uma explicação da origem dos machos nas colônias de **Polistes** estudadas neste trabalho.

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

Já em 1967, KERR & NIELSEN, discutindo a determinação do sexo em abelhas (Apinae) formularam algumas conclusões que parecem concordar com a hipótese do balanço gênico para a determinação do sexo em Hymenoptera; conclue-se desse trabalho que, na maioria das abelhas, o que rege a determinação de castas é um efeito quantitativo dos genes adicionados. Assim, textualmente, afirmam que "o locus X parece conter alelos que perderam sua habilidade aditiva em diferentes graus em diferentes espécies. Em algumas espécies de **Trigona** o homozigoto X/X é uma fêmea normal; em **Melipona** há dois loci X, e a homozigose para qualquer dos quatro alelos (X1a, X2a, X1b, X2b) produz uma fêmea estéril; em outras espécies pode ser um macho estéril; em **BRACON** é um macho fértil".

RICHARDS & RICHARDS (1951) sugeriram que as mudanças na razão larva/operária com o progresso da colônia levam a uma alimentação larval automaticamente aumentada e, portanto, à produção de rainhas. Mostraram que a razão de larvas por operária au-

menta gradualmente até um certo ponto e, então, sofre um declínio constante; durante este declínio na razão larva/operária, são produzidas as rainhas e os machos. EVANS (1956) chamou a atenção para o fato de RICHARDS & RICHARDS (1951) apresentarem muitos dados sugestivos a respeito da razão larva/operária, no seu trabalho sobre vespas sociais da América do Sul.

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

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

GERVET (1956-57) estabeleceu vários degraus no status social da colônia durante as diferentes fases de seu desenvolvimento.

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

RICHARDS & RICHARDS (1951) no início de seu trabalho, lembraram que a **posição** do gênero — **Polistes** — está longe de ser clara; nos trópicos alguns ninhos são fundados por uma rainha acompanhada por um pequeno enxame de operárias; nos climas temperados, as colônias são fundadas por 2 ou 3 fêmeas, uma das quais (hi-

bernada, fecundada) torna-se a principal; pode haver várias rainhas (hibernadas e fecundadas); uma rainha pode ser acompanhada por intermediárias hibernadas, presumivelmente não fecundadas, ou operárias. Os vários indivíduos podem vir de um ou de vários ninhos; para estabelecer estas questões havia necessidade de disseções extensivas e estudos biométricos.

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

CONCLUSÃO

Finalizando esta parte introdutória eu poderia recomendar o trabalho de SPRADBERRY como uma efetiva revisão de bibliografia, por ser um bom resumo sobre organização de comunidades de vespas, conter um bom índice bibliográfico e despertar muitos problemas.

A situação das vespas sociais nos trópicos vem despertando a atenção dos pesquisadores de forma acentuada no tocante à organização da colônia em face da ocorrência de pleometrose. Quando iniciei as observações agora apresentadas surgiu, oportunamente, a possibilidade de contato com questões formuladas pelo Dr. KIMIO YOSHIKAWA. Não foi possível respondê-las, então. Literalmente, eram as seguintes as questões: 1) em um ninho "poligínico", as fêmeas fertilizadas deixam seus ovos no mesmo ninho?; 2) após mudar de um ninho para outro, onde a fêmea põe ovos?; 3) há acasalamento entre irmãos?; 4) há a chamada ordem de dominância ou hierarquia social entre as fêmeas fecundadas em um ninho "poligínico"?; 5) as fêmeas jovens fecundadas deixam seus ovos e alimentam suas larvas no ninho mãe, tanto quanto a mãe?; 6) ocorrem operárias ou machos em um ninho "poligínico"?; 7) diz-se que as fê-

meas de certos **Polistes** tropicais são acompanhadas por algumas operárias no caso da construção do ninho. Agora, coloco mais algumas questões: 1) como se compõem as populações dos ninhos em diferentes fases de desenvolvimento? 2) qual a composição da população fundadora do ninho? 3) qual o grau de polimorfismo entre as fêmeas adultas? 4) há associação entre filhas-fundadores e o ninho-mãe? 5) até que fase do desenvolvimento essa possível associação se verifica? 6) a associação entre fundadoras e ninho-mãe é sempre do mesmo tipo? 7) a poliginia — ou, em melhor colocação, a pleometrose — é permanente em todas as populações de **Polistes**?

Essas questões constituíram o objetivo de pesquisa num trabalho inicial sobre vespídeos sociais, agora concluído. Esta parte introdutória de meu trabalho para doutoramento foi separada para publicação independente, pois, interessa especialmente aos iniciantes nos estudos de vespídeos; constitui um levantamento bibliográfico no sentido de despertar o interesse por uma melhor compreensão da organização social dos vespídeos.

BIBLIOGRAFIA

- BEAUMONT, J. DE, 1945 — L'origine et l'évolution des sociétés d'insectes. **Rev. suisse Zool.** 52: 329-338.
- BEQUAERT, J., 1918 — A revision of the Vespidae of the Belgian Congo, etc. **Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.** 39: 1-384, 6 plates, 267 figs.
- BERNARD, F., 1951 — Généralités sur la vie sociale (in *Traité de Zoologie*, Tome X, p. 857).
- BODENHEIMER, F. S., 1937 — Populations problems of social insects. **Biol. Rev.** 12: 393-430.
- BRIAN, M. V., 1956-58 — The evolution of queen control in the social insects. **Proc. 10th int. Congr. Ent.** 2: 497-502.
- CUMBER, R. A., 1951 — Some observations on the biology of the Australian wasp **Polistes humilis** Fabr. in North Auckland (New Zealand), with special reference to the nature of the worker caste. **Proc. R. Ent. Soc. London.** (A) 26 (1-3): 11-16.

- DELEURANCE, E. P., 1946 — Une régulation sociale à base sensorielle périphérique: l'inhibition de la ponte des ouvrières par la présence de la fondatrice chez les **Polistes** (Hyménoptères, Vespides). **C. R. Acad. Sci., Paris** 223: 871-872.
- DELEURANCE, E. P., 1947 — Le cycle évolutif du nid de **Polistes** (Hyménoptères Vespides). **C. R. Acad. Sci., Paris** 224: 228-230.
- DELEURANCE, E. P., 1948 — Sur le cycle biologique de **Polistes** (Hyménoptères Vespides). **C. R. Acad. Sci., Paris** 226: 601-603.
- DELEURANCE, E. P., 1948b — Le comportement reproducteur est indépendant de la présence des ovaires chez **Polistes** (Hyménoptères Vespides). **C. R. Acad. Sci., Paris** 227: 866-867.
- DELEURANCE, E. P., 1949 — Sur le déterminisme de l'apparition des ouvrières et des fondatrices-filles chez les **Polistes** (Hyménoptères Vespides). **C. R. Acad. Sci., Paris** 229: 303-304.
- DELEURANCE, E. P., 1950a — Sur le mécanisme de la monogynie fonctionnelle chez les **Polistes** (Hyménoptères Vespides). **C. R. Acad. Sci., Paris** 230: 782-784.
- DELEURANCE, E. P., 1950b — Sur la nature et le déterminisme du couvain abortif chez les **Polistes** (Hym. Vesp.), **C. R. Acad. Sci., Paris** 231: 1565-1657.
- DELEURANCE, E. P., 1952a — Étude de cycle biologique du couvain chez **Polistes**. Les phases "couvain normal" et "couvain abortif". **Behaviour** 4: 104-115.
- DELEURANCE, E. P., 1952b — Le polymorphisme social et son déterminisme chez les guêpes. **Colloq. int. Cent. nat. Rech. Sci. Paris** 34: 141-156.
- DELEURANCE, E. P., 1954 — Analyse du comportement batiseur chez **Polistes** (Hym. Vesp.) L'activité batisseur d'origine "interne". **Coll. Int. sur l'Instinct, Fondation Singer-Polignac**.
- DELEURANCE, E. P., 1955a — Contribution à l'étude biologique des **Polistes** (Hym. Vesp.). II. Le cycle évolutif du couvain. **Insect soc.** 2: 285-302.

- DELEURANCE, E. P., 1955b — L'influence des ovaires sur l'activité de construction chez les **Polistes** (Hym. Vesp.). **C. R. Acad. Sci., Paris** 241: 1073-1075.
- DELEURANCE, E. P., 1957a — Contribution à l'étude biologique des **Polistes** (Hym. Vesp.). I. L'activité de construction. **Ann. Sci. nat. Zool.** (11) 19: 91-222.
- DELEURANCE, E. P., 1957b — Contribution à l'étude biologique des **Polistes** (Hym. Vesp.). I. L'activité de construction. **Behaviour** 11: 67-84.
- DUCKE, A., 1910 — Révision des guêpes sociales polygames d'Amérique. **Ann. Mus. nat. Hungarici** 8: 449-544.
- DUCKE, A., 1914 — Ueber Phylogenie und Klassifikation der sozialen Vespiden. **Zool. Jahrb. Jena Abt. f. Syst.** 36: 303-330.
- EMERSON, A. E., 1939 — Populations of Social Insects. **Ecol. Monogr.** 9: 287-300.
- EVANS, H. E., 1956 — The evolution of social life in wasps. **Proc. 10th int. Congr. Ent.** 2: 449-457.
- FLANDERS, S. E., 1953 — Caste determination in the social Hymenoptera. **Sci. Mon.** 76: 142-148.
- FLANDERS, S. E., 1957 — Regulation of caste in social Hymenoptera. **J. N. Y. ent. Soc.** 65: 97-105.
- FLANDERS, S. E., 1962 — Physiological prerequisites of social reproduction in the Hymenoptera. **Insect soc.** 9: 375-388.
- GERVET, J., 1956 — L'action des températures différentielles sur la monogynie fonctionnelle chez les **Polistes** (Hym., Vesp.) **Insect soc.** 3: 159-176.
- GERVET, J., 1957a — Variations de la fécondité chez **Polistes gallicus** L. (Hyménoptères, Vespides). **C. R. Acad. Sci., Paris** 244: 130-133.

- GERVET, J., 1957b — Sur le cycle journalier de ponte de *Polistes gallicus* L. (Hyménoptères, Véspides). **C. R. Acad. Sci., Paris** 244: 246-249.
- GERVET, J., 1957c — Sur la corrélation taille-fécondité chez *Polistes gallicus* L. (Hym. Vésp.). **C. R. Acad. Sci., Paris** 245: 108-110.
- GERVET, J., 1962 — Étude de l'effect de group sur la ponte dans la société polygine de *Polistes gallicus* L. (Hym. Vésp.). **I. Insect soc.** 9: 231-263.
- GERVET, J., 1964a — Essai d'analyse élémentaire du comportement de ponte chez la guêpe *Polistes gallicus* L. (Hym. Vésp.). **Insect soc.** 11: 21-40.
- GERVET, J., 1964b — La ponte et sa régulation dans la société polygine de *Polistes gallicus* L. (Hym. Vésp.). **Ann. Sci. nat.**
- HELDMANN, G., 1936 — Ueber das Leben auf Waben mit mehreren über winterten Weibchen von *Polistes gallica* L. **Biol. Abl.** 56: 389-400.
- IHERING, H. von, 1896 — L'état des guêpes sociales du Brésil. **Bull. Soc. zool. France** 21: 159-162.
- JAY, C., 1961 — Laboratory rearing and life history studies of the honey bee. **Lecture Cent. Ass. Bee-Keepers**, Oct. 11, 1961.
- KERR, W. E., 1966 — Determinação das castas no gênero *Melipona*. **Programa e Resumos, Reunião Anual da S. B. G.**
- KERR, W. E. & NIELSEN, R. A., 1967 — Sex determination in bees (Apinae). **J. apic. R.** 4 (1): 3-9.
- LIGHT, S. F., 1942-43 — The determination of castes of social insects. **Quart. Rev. Biol.** 17: 312-326; 18: 46-63.
- MARCHAL, P., 1896 — La reproduction et l'évolution des guêpes sociales. **Arch. Zool. exp. gén.** (3) 4: 1-100.

- MARCHAL, P., 1897 — La castration nutriciale chez les Hyménoptères sociaux. **C. R. Soc. Biol.** 1897: 556-557.
- MONTAGNER, H., 1963 — Contribution à l'étude du déterminisme des castes chez les Vésipicides. **C. R. Soc. Biol. Paris** 157: 147-150.
- PARI, L., 1937 — Sull'origine, del glicogeno nei corpi grassi durante la ninfosi di *Polistes gallicus* L. (Hymenoptera, Vespidae). **Monit. Zool. Ital.** 48: 276-278.
- PARDI, L., 1938 — Origine e comportamento del glicogeno nei corpi grassi di *Polistes gallicus* L. (Hymenoptera, Vespidae). **Arch. Ital. Anat. Embriol.** 40: 281-300.
- PARDI, 1940 — Ricerche sui Polistini. I. Polyginia vera ed apparente in *P. gallicus* L. **P. V. Soc. tosc. Sci. nat.** 49: 3-9.
- PARDI, L., 1941a — Ricerche sui Polistini. II. Nota sui Polistini della campagna pisana. **P. V. Soc. tosc. Sci. nat.** 50: 3-7.
- PARDI, L., 1941b — Ricerche sui Polistini. III. Ancora sulla polyginia iniziale di *Polistes gallicus* (L.) e sul comportamento delle femine associate fino alla schiusa delle prime operaie. (Nota preliminare) **P. V. Soc. tosc. nat.** 50: 3-15.
- PARDI, L., 1942a — Ricerche sui Polistini. IV. Note critiche sulla nidificazione di *P. gallicus* (L.) e di *Polistulla bischoffi* Weyrauch **P. V. tosc. Sci. nat.** 51: 3-13.
- PARDI, L., 1942b — Ricerche sui Polistini. V. La polyginia iniziale de *P. gallicus* (L.). **Bull. Inst. Univ. Bologna** 14: 1-106.
- PARDI, L., 1946 — Ricerche sui Polistini. VII. La "dominazione" e il ciclo ovarico annuale in *P. gallicus* (L.). **Bull. Inst. Ent. Univ. Bologna** 15: 25-84.
- PARDI, L., 1947a — Ricerche sui Polistini. IX. Polyginia eccezionale in *Polistes (Leptopolistes) omissus* Weyrauch. **P. V. Soc. tosc. Sci. nat.** 54: 3-7.

- PARDI, L., 1947b — Beobachtungen ueber das interindividuelle Verhalten bei *Polistes gallicus*. Untersuchungen ueber die Polistinae, N. 10. **Behaviour** 1: 138-172.
- PARDI, L., 1948a — Ricerche sui Polistini. XI. Sulla durata della permanenza delle femine nel nido e sull'acrescimento della societa in *Polistes gallicus* L. **P. V. Soc. tosc. Sci. nat.** 55: 3-15.
- PARDI, L., 1948b — Dominance order in *Polistes* wasps. **Physiol Zool.** 21: 1-13.
- PARDI, L., 1950a — Recenti ricerche sulla divisione di lavoro negli Imenotteri sociali, **Boll. Zool. (suppl.)** 17: 17-66.
- PARDI, L., 1950b — Dominazione e gerarchia in alcuni Invertebrati. **Colloq. int. Centr. nat. Rec. Sci., Paris** 34: 183-197.
- PARDI, L., 1951 — Studio della attività e della divisione di lavoro in una societa di *Polistes gallicus* (L.) dopo la comparsa delle operaie. (Ricerche sui Polistini. XII) **Arch. Zool. (ital.)** 36: 363-431.
- RICHARDS, O. W. & M. J. RICHARDS, 1951 — Observations on the social wasps of Soth America (Hymenoptera, Vespidae). **Trans. R. ent. Soc. Lond.** 102: 1-170.
- KOUBAUD, E., 1916 — Recherches biologiques sur les guêpes solitaires et sociales d'Afrique. La genèse de la vie sociale et l'évolution de l'instinct maternel chez les vespides. **Ann. Sci. nat.** 1: 1-160.
- SIEBOLD, C. Th. von, 1871 — Beitrage ur Parthenogenesis der Arthropoden. I. Ueber die bei *Polistes* wahrzunehmende Parthenogenesis. II. Parthenogenesis bei *Vespa holsatica*. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann.
- SPRADBERY, J. Ph., 1965 — The social organization of wasp communities. **Symp. Zool. Soc. Lond.** 14: 61-96.

- WEST, M. J., 1967 — Foundress associations in Polistine wasps: dominance hierarchies and evolution of social behavior. **Science** 157 (3796): 1584-1585.
- WHEELER, W. M., 1919 — The parasitic Aculeata, a study in evolution. **Amer. Phil. Soc.** 58: 1-40.
- WHEELER, W. M., 1922 — Social life among the insects. 2. Wasp solitary and social. **Sci. Mon.** 15: 67-131.
- WHEELER, W. M., 1928 — **The social insects, their origin and evolution**, New York: Harcourt; London: Kegan Paul.
- WILLIAMS, F. X., 1919 — Philippine wasp studies. 2. Descriptions of new species and life history studies. **Bull. Exp. Sta. Hawaii Sugar Planters' Ass.** 14: 19-186.
- WILLIAMS, F. X., 1928 — Studies in tropical wasps, their hosts and associates. **Bull. Exp. Sta. Hawaii Sugar Planters' Ass.** 19: 1-174.
- YOSHIKAWA, K., 1957 — A brief note on temporary polygyny in **Polistes fadwigae** Dalla Torre, the first discovery in Japan. Ecological studies of **Polistes** wasps. III. **Mushi** 30: 37-39.
- YOSHIKAWA, K., 1962 — II. Geographical distribution and its ecological significance. **J. Biol. Osaka City Univ.** 13: 19-43.