

## Papel da atividade forrageadora sobre a longevidade e entropia demográfica da vespa social *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae)

Edilberto Giannotti<sup>1</sup>, Milene Waissmann<sup>1</sup>, Cláudio José Von-Zuben<sup>1</sup> & William Fernando Antonialli Junior<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Biodiversidade, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, Estado de São Paulo, Brasil

<sup>2</sup> Laboratório de Ecologia Comportamental, Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul, Dourados, Estado de Mato Grosso do Sul, Brasil

Correspondência: Edilberto Giannotti, Departamento de Biodiversidade, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, Estado de São Paulo, Brasil. E-mail: edilberto.giannotti@unesp.br

Recebido: Julho 08, 2022

Aceito: Julho 14, 2022

Publicado: Setembro 01, 2022

### Resumo

Por consequência da diversidade no repertório de tarefas individuais em colônias de vespas sociais, fêmeas dominantes e subordinadas diferem significativamente em sua longevidade e, por isto, elas e outros insetos sociais são particularmente interessantes para o estudo de longevidade e dinâmica populacional. As atividades de manutenção da colônia que envolvem atividades de defesa do ninho, forrageio e cuidado com a prole demandam muito gasto energético e riscos, podendo afetar significativamente a longevidade média das vespas. Portanto, o objetivo deste estudo foi testar a hipótese de que fatores extrínsecos impostos pela atividade forrageadora são determinantes para a longevidade média de operárias de *Mischocyttarus cassununga*. Colônias dessa espécie em condições de campo e laboratório foram mapeadas com o objetivo de determinar a longevidade média e o padrão de mortalidade das suas operárias. A longevidade média das operárias observadas no campo foi de 28,6 dias e o valor de entropia (H) igual a 0,96, determinando elevada mortalidade das operárias jovens, provavelmente devido ao desgaste fisiológico decorrente da atividade forrageadora, falta de orientação espacial e possível ação de predadores. Nas colônias estudadas em laboratório, a longevidade média das operárias se estendeu para 142,4 dias, e o valor de entropia foi de 0,26, indicando um padrão de mortalidade inverso, com poucas mortes de indivíduos jovens e maior probabilidade dos indivíduos atingirem a longevidade máxima da espécie. Fatores como desgaste fisiológico, intempéries e ação de predadores, entre outros, são decisivos para determinar a expectativa de vida e a longevidade média das vespas desta espécie.

**Palavras-chave:** Tabela de vida, Mortalidade, Idade, Estresse oxidativo, Desgaste fisiológico, *Mischocyttarus*.

### Abstract

As a result of the diversity in the repertoire of individual tasks in colonies of social wasps, dominant and subordinate females differ significantly in their longevity and, therefore, they and other social insects are particularly interesting for the study of longevity and population dynamics. Colony maintenance activities involving nest defense activities, foraging and caring for offspring demand a lot of energy expenditure and risks, which can significantly affect the average longevity of wasps. Therefore, the aim of this study was to test the hypothesis that extrinsic factors imposed by foraging activity are determinant for the average longevity of *Mischocyttarus cassununga* workers. Colonies of this species under field and laboratory conditions were mapped in order to determine the average longevity and mortality pattern of their workers. The average longevity of workers observed in the field was 28.6 days and the entropy value (H) was equal to 0.96, determining high mortality of young workers, probably due to physiological wear resulting from foraging activity, lack of spatial orientation and possible action of predators. In the colonies studied in the laboratory, the average longevity of the workers extended to 142.4 days, and the entropy value was 0.26, indicating an inverse mortality pattern, with few deaths of young individuals and higher probability of individuals reaching the maximum longevity of the species. Factors such as physiological wear, weather and predator action, among others, are decisive to determine the life expectancy and average longevity of wasps of this species.

**Keywords:** life table, mortality, age, oxidative stress, physiological wear, *Mischocyttarus*.

## Resumen

Como resultado de la diversidad en el repertorio de tareas individuales en colonias de avispas sociales, las hembras dominantes y subordinadas difieren significativamente en su longevidad y, por lo tanto, ellas y otros insectos sociales son particularmente interesantes para el estudio de la longevidad y la dinámica de la población. Las actividades de mantenimiento de colonias que involucran actividades de defensa del nido, forrajeo y cuidado de la descendencia exigen mucho gasto de energía y riesgos, lo que puede afectar significativamente la longevidad promedio de las avispas. Por lo tanto, el objetivo de este estudio fue probar la hipótesis de que los factores extrínsecos impuestos por la actividad de forrajeo son determinantes para la longevidad promedio de las obreras de *Mischocyttarus cassununga*. Las colonias de esta especie en condiciones de campo y laboratorio fueron mapeadas con el objetivo de determinar el patrón promedio de longevidad y mortalidad de sus obreras. La longevidad media de las obreras observadas en el campo fue de 28,6 días y el valor de entropía (H) fue igual a 0,96, determinando la alta mortalidad de las obreras jóvenes, probablemente debido al desgaste fisiológico resultante de la actividad forrajera, la falta de orientación espacial y la posible acción de los depredadores. En las colonias estudiadas en el laboratorio, la longevidad media de las obreras se extendió a 142,4 días y el valor de entropía fue de 0,26, lo que indica un patrón de mortalidad inversa, con pocas muertes de individuos jóvenes y mayor probabilidad de que los individuos alcancen la máxima longevidad de la especie. Factores como el desgaste fisiológico, intemperies y la acción depredadora, entre otros, son determinantes para determinar la esperanza de vida y la longevidad media de las avispas de esta especie.

**Palabras clave:** tabla de vida, mortalidad, edad, estrés oxidativo, desgaste fisiológico, *Mischocyttarus*.

## 1. Introdução

*Mischocyttarus cassununga* é uma vespa eussocial de fundação independente, com ampla ocorrência no Brasil: da Bahia até Santa Catarina, sendo comum nos estados de São Paulo e Rio de Janeiro (Richards, 1978). Possui o ninho constituído por um único favo descoberto, preso ao substrato por um pedúnculo e suas colônias apresentam alto grau de sinantropia (Prezoto et al., 2008; Castro et al., 2014).

Vespas do gênero *Mischocyttarus* ocorrem predominantemente em regiões tropicais e a fundação de suas colônias ocorre em qualquer momento do ano, tanto por uma única fêmea (haplometrose), quanto por associação de duas ou mais fêmeas (pleometrose) (Penna et al. 2007). De acordo com Prezoto et al. (2004), suas colônias apresentam organização social mais simples do que espécies derivadas e raramente excedem uma centena de indivíduos. Vespas dominantes desta espécie passam mais tempo no ninho, enquanto as subordinadas executam a maioria das atividades de forrageio (Murakami et al., 2013).

Por conta desta diferença de repertório de tarefas, vespas dominantes e subordinadas diferem significativamente em sua longevidade e por isto, vespas sociais e outros insetos sociais são particularmente interessantes para o estudo de longevidade e dinâmica populacional (Heinze; Schrempf, 2008). As atividades de manutenção da colônia que envolvem defesa do ninho, forrageio e cuidado com a prole demandam muito gasto energético. Por exemplo, a intensa atividade de voo de abelhas e vespas sociais resulta em danos oxidativos em suas células, tendo como consequência o encurtamento da longevidade dos indivíduos (Williams et al., 2008).

Nas teorias evolutivas, o envelhecimento e longevidade são consequência não adaptativa da força de seleção diminuindo com o aumento da idade, o que leva ao acúmulo de mutações deletérias de ação tardia, mas que podem ter uma influência positiva no condicionamento físico no início da vida (Rose, 1991). Neste sentido, organismos que estão expostos às maiores taxas de mortalidade imposta pelo meio ambiente envelhecerão mais rápido. A aplicação de teorias evolutivas nos insetos sociais parece fornecer uma visão direta e simples para explicar as diferenças na expectativa de vida entre os indivíduos (Keller, 1998, Keller; Genoud, 1999).

Alguns trabalhos publicados anteriormente ao de Carey em 1993, que propôs um método de estudo da dinâmica populacional de insetos por meio da descrição detalhada da mortalidade da população, utilizando tabelas de vida ecológica e de idade específica, já apresentavam resultados tanto de adultos quanto dos estágios de desenvolvimento de vespídeos sociais, como o de Jeanne em 1972 com *M. drewseni*, Gobbi (1977) com *Polistes versicolor*, Simões (1977) com *Agelaia pallipes*, Simões & Zucchi (1980) com *Protopolybia exigua*, Miyano (1980) com *Polistes chinensis antennalis*, Matsuura (1984) com cinco espécies de *Vespa* (*V. analis*, *V. crabro*, *V. mandarinia*, *V. simillima* e *V. tropica*) e Gadagkar et al. (1982) com *Ropalidia marginata*. Outros, como o de Giannotti (1994) com *P. simillimus*, Giannotti & Machado (1994) com *P. lanio*, Giannotti (1997) com *P.*

*cinerascens* e Giannotti (1999) com *M. cerberu*, utilizaram o método de Krebs proposto em 1972.

Segundo Wilson (1971), estudiosos de demografia animal acham conveniente reconhecer quatro tipos de curva de sobrevivência, denominadas de (I) traçado convexo ou retangular, marcado pela baixa mortalidade dos indivíduos jovens; (II) traçado linear, indicando uma situação hipotética em que todos os indivíduos teriam exatamente a mesma probabilidade de morte em cada idade, fazendo com que a curva decrescesse linearmente, ou seja, a mortalidade não dependeria da idade; (III) traçado côncavo, indicando alta mortalidade dos indivíduos jovens; e (IV) a curva calculada para a espécie em estudo. Carey (1993), por outro lado, adotou a entropia (H) como um estimador do padrão de sobrevivência em populações experimentais, quantificando a distribuição da mortalidade dos indivíduos em função da idade, atribuindo valores a essas curvas, sendo que a curva I tem valor 0, a II tem valor 0,5 e a III valor 1,0. Contudo, este método ainda é pouco empregado para se avaliar expectativa de vida e longevidade de vespas sociais. Posto isto, uma vez que dados sobre a expectativa de vida e longevidade de operárias de espécies menos derivadas de vespas sociais ainda são pouco conhecidos (Seguret et al., 2016), o objetivo deste estudo foi testar a hipótese de que fatores extrínsecos impostos pela atividade forrageadora, são determinantes para a expectativa de vida e a longevidade média de operárias de *Mischocyttarus cassununga*.

## 2. Material e Métodos

Para testarmos nossa hipótese, monitoramos a longevidade de vespas desde sua emergência até sua morte e ou desaparecimento do ninho de colônias em sítios de nidificação natural e transferidos para laboratório.

Foram coletadas 84 vespas provenientes de 5 colônias nidificadas entre fevereiro de 2001 e março de 2002, na área urbana do município de Rio Claro, Estado de São Paulo, Brasil, com as coordenadas (22°24'36" S; 47°33'36" W). Diariamente foi realizado o mapeamento dos ninhos (Giannotti, 1997, 1999) que consiste na reprodução gráfica da disposição das células e de seu conteúdo (ovo, larva ou pupa) a fim de monitorar a emergência de adultos para marcá-los possibilitando determinar sua longevidade.

Os indivíduos recém emergidos foram retirados do ninho usando uma pinça ou rede entomológica, sem anestesia e pintados com tinta atóxica por meio de código de cores na região dorsal do mesossoma, sendo, em seguida, devolvidos ao ninho. O mapeamento e monitoramento foram realizados em colônias em fase de pós emergência subfase pré macho (Jeanne, 1972), para garantir que não houvesse emergência de formas reprodutivas, uma vez que pode haver diferenças da expectativa de vida entre gines e operárias (Heinze; Schrepff, 2008).

Como os dados de longevidade, foi calculada a tabela de vida para os adultos segundo os parâmetros de Carey (1993):  $x$  = intervalo de idade;  $n_x$  = número de indivíduos sobreviventes no início de cada intervalo de idade;  $D_x$  = número de mortes ocorridas durante cada intervalo de idade;  $l_x$  = proporção de sobreviventes a partir da emergência em relação ao intervalo de idade;  $d_x$  = proporção de indivíduos que morreram entre as idades  $x$  e  $x+1$ , calculada por  $d_x = l_x - l_{x+1}$ ;  $q_x$  = probabilidade de morte na idade  $x$ , calculada por  $q_x = d_x / l_x$ ;  $p_x$  = probabilidade de sobrevivência  $p_x = 1 - q_x$ ;  $L_x$  = probabilidade média de sobrevivência entre as idades sucessivas, calculada por  $L_x = l_x - (d_x)/2$ ;  $T_x$  = número total de dias restantes aos sobreviventes de idade  $x$  até o último dia possível de vida,  $\omega$ , estimado por  $T_x = \sum L_x$ ;  $e_x$  = expectativa de vida restante ao indivíduo no início de cada intervalo de idade ( $e_{x,x}$  = idade restante em dias), calculada por  $e_x = T_x/l_x$ . Além disso, a entropia (H), medida da heterogeneidade no padrão de sobrevivência, definida como a razão entre o número de dias perdidos pela população devido à morte e o número de dias vividos pelas operárias, foi calculada por meio da expressão:

$$H = \sum e_x d_x / e_0 .$$

Outras cinco colônias foram coletadas na mesma área e transferidas para o laboratório, localizado no Biotério do Instituto de Biociências da UNESP (Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho), Campus de Rio Claro, Estado de São Paulo, Brasil, coordenadas geográficas (22°24'36" S; 47°33'36" W). Cada ninho foi abrigado em uma caixa de madeira (50 cm comprimento x 30 cm largura x 40 cm altura) com as duas paredes maiores de vidro para possibilitar a observação. Cada caixa ficou apoiada sobre potes de vidro, dentro de placas de *Petri* com água destilada e detergente neutro, evitando assim o ataque de possíveis predadores (principalmente formigas). Dentro das caixas, sob o ninho, havia uma área onde foi oferecida alimentação (insetos diversos, principalmente larvas de lepidópteros - principal presa em ambiente natural - e uma solução de mel e água na proporção de 1:1), e água e material de construção (papelão). As colônias ficaram sob regime natural de luz durante o ciclo diário de 24 h. Foram adotados os mesmos procedimentos para o mapeamento dos ninhos, marcação dos adultos recém emergidos e cálculos da longevidade e entropia descritos anteriormente.

Foi utilizado programa Excel (2000) para execução dos cálculos e produção das Figuras 1 e 2.

### 3. Resultados e Discussão

As vespas monitoradas em campo apresentaram longevidade média de 28,6 dias (Figura 1A) com uma amplitude de variação de 1 a 87 dias. A entropia foi de  $H = 0,96$  (muito próximo de  $H = 1,0$ ), correspondendo à curva do tipo III (Figura 2A). Este resultado indica que há elevada mortalidade de vespas jovens provavelmente devido à atividade forrageadora de grande risco, falta de orientação espacial quando iniciam esta atividade, desgaste fisiológico decorrente do voo constante e possível ação de predadores (Page; Peng, 2001) Essa exposição das operárias jovens fora do ninho durante a atividade forrageadora parece limitar o desenvolvimento das colônias, uma vez que, segundo Gobbi & Simões (1988), 50% das vespas de colônias estudadas de *M. cassununga* chegaram a atingir a fase adulta em campo.

Por outro lado, em condições de laboratório os adultos alcançaram a longevidade média de 142,4 dias (Figura 1B), com uma amplitude de variação de 1 a 209 dias. A entropia apresentada foi de  $H = 0,26$ , o que corresponde à curva de sobrevivência do tipo I (Figura 2B). Fica evidente a baixa mortalidade dos indivíduos jovens, uma vez que permaneceram protegidos, durante todo o tempo, dos fatores que provavelmente levaram à mortalidade em campo.

De acordo com Vissher & Dukas (1997) em insetos sociais, a atividade forrageadora está amplamente associada com uma alta mortalidade e conseqüente longevidade curta dos indivíduos devido a fatores como predação, doenças, desorientação, desidratação e acidentes (Wilson, 1971; Hölldobler; Wilson, 1990). Além disso, a atividade forrageadora requer uma demanda energética e biomecânica muito maior do que as demais tarefas intranidais, podendo facilmente levar os indivíduos à exaustão (Gadau et al., 2009). Um exemplo dessa influência, é descrita em um estudo com *Polistes chinensis antennalis*, no qual as operárias que se dedicam mais as atividades intranidais podem viver até três vezes mais do que aquelas que executam atividades extranidais (Miyano, 1980).

De fato, a intensa atividade de voo de operárias de abelhas e vespas sociais para coletar recursos para suas colônias, bem como o voo de outros insetos, como moscas, resultam em dano oxidativo e, portanto, encurtam a expectativa de vida do indivíduo (Williams et al., 2014; Lane et al., 2014.) Por exemplo, quando operárias de abelhas passam a forragear, alguns elementos que evitam o dano oxidativo como a vitelogenina, têm uma queda na sua concentração nos tecidos, ficando os indivíduos mais susceptíveis ao estresse oxidativo e outros fatores estressores. (Seehuus et al., 2006; Cervoni et al., 2017). Além disso, a atividade forrageadora de insetos voadores demanda mais danos deste tipo, resultando em expectativa de vida e longevidade relativamente menores do que de insetos terrestres como cupins e formigas (Verges; Nehring, 2016).

Devemos levar em conta outro aspecto determinante da atividade forrageadora sobre a expectativa de vida e longevidade das vespas e outros insetos: a maioria das abelhas operárias sobrevivem até iniciarem a atividade de forrageio, contudo, boa parte delas, simplesmente falham ao retornar de suas viagens, o que certamente resultará em sua morte. Danos e desgastes de suas asas pode ser a causa desse tipo de ocorrência, além, de uma reserva limitada de energia dos músculos do voo. Quando esta reserva de energia acaba, elas não podem mais voar e não podem mais retornar aos seus ninhos, resultando em suas mortes (Page; Peng, 2001).

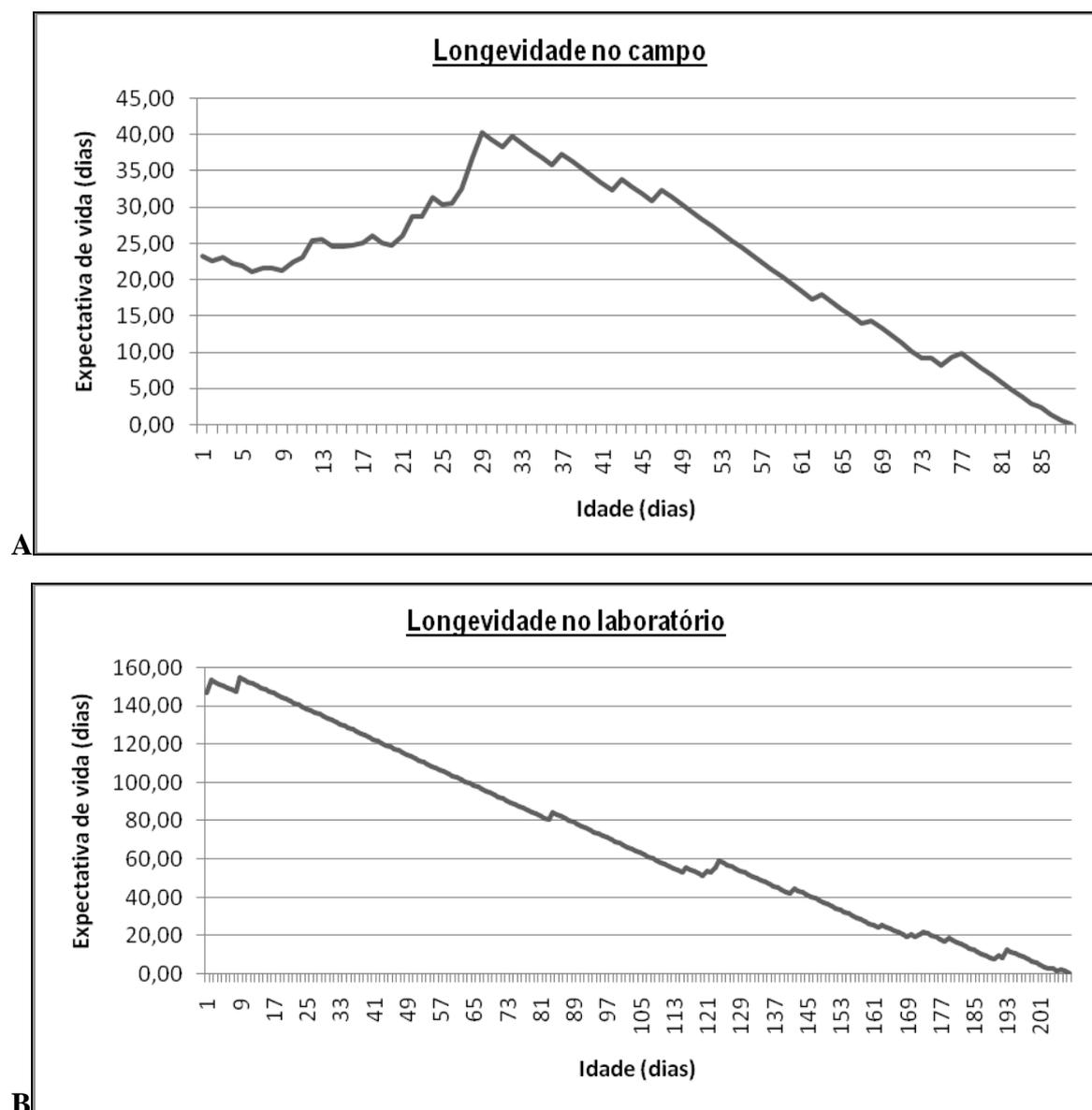
Por outro lado, há o aspecto intrínseco e natural da senescência que independe dos riscos e desgastes gerados pela atividade de forrageio que pode, inclusive variar entre os indivíduos. Quanto mais tarde uma operária iniciar sua atividade de forrageio, maior será sua longevidade (Guzman-Novoa et al, 1994). A taxa de mortalidade verdadeira causada por fatores extrínsecos é extremamente difícil de medir, porque não pode ser desvinculada de fatores internos, como maior fragilidade do indivíduo, que aumentam sua vulnerabilidade a fatores externos (Lucas; Keller, 2019).

Em condições de campo, Giannotti & Von Zuben (2000) obtiveram resultados semelhantes na estimativa da entropia de populações de *P. lanio* ( $H = 0,869$ ) e *M. cerberus* (Hymenoptera, Vespidae) ( $H = 0,767$ ), indicando o mesmo padrão de alta mortalidade das operárias jovens e o conseqüente desgaste fisiológico decorrente da atividade forrageadora precoce. Padrão semelhante também foi encontrado por (Giannotti, 1999) em operárias de *M. cerberus stix*, cuja longevidade média é de 14,0 dias (variando de 2-95 dias) (Giannotti, 1999), menor quando comparada aos 31,0 dias de *M. drewseni* (Jeanne, 1972), 33,3 dias de *M. extinctus* (Raposo-Filho, 1981) e 39,4 dias de *M. atramentarius* (Silva, 1984).

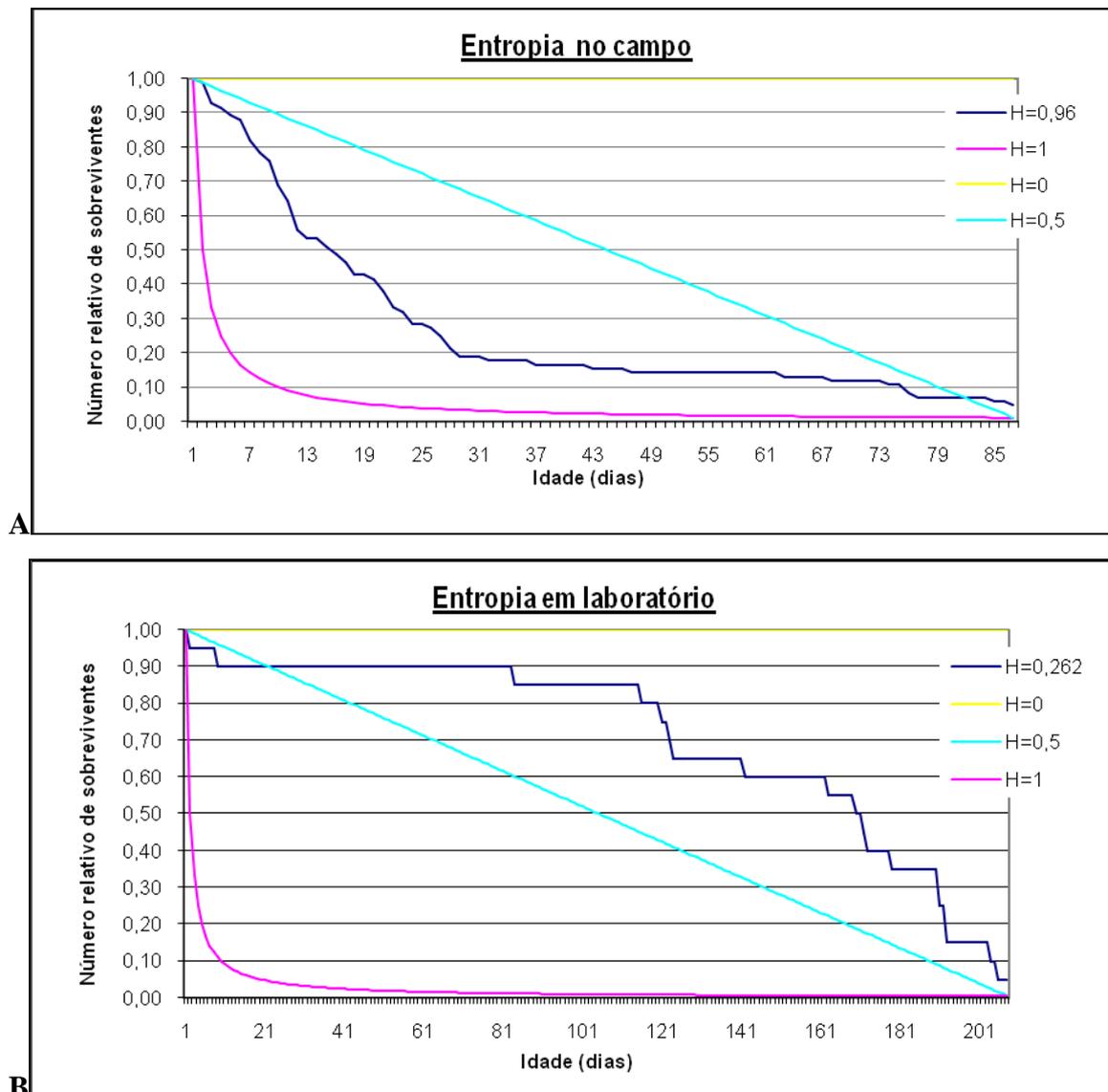
A longevidade média de operárias das vespas tropicais do gênero *Polistes* se assemelha aos valores encontrados em estudos com o gênero *Mischocyttarus*. As operárias de *P. cinerascens* estudadas por Giannotti (1997) vivem em média 38,3 dias, *P. chinensis antennalis* 37,8 dias (Miyano, 1980), *P. simillimus* 29,2 dias (Giannotti, 1994), *P. lanio lanio* 28,3 dias (Giannotti & Machado, 1994) e *P. versicolor* um pouco menos, de 10,8 a 17,62 dias (Gobbi, 1977). No entanto, a rigorosidade do clima temperado do hemisfério norte faz com que as colônias de

*Polistes* tenham sua idade consideravelmente reduzida (West-Eberhard, 1969; Miyano, 1980). Em outros gêneros eussociais como *Vespa simillima*, *Vespula vulgaris* e *Vespula germanica*, a longevidade dos adultos é de 24, 22 e 11 dias, respectivamente (Spradbery, 1973; Edwards, 1980; Martin, 1991). Dessa forma, o hábito de vida e o ambiente em que essas colônias estão inseridas deve ser levado em consideração na avaliação da duração de seus ciclos de vida (Gadau et al., 2009).

Grande parte dos trabalhos considerando tabelas de vida envolve espécies de vespas de fundação independente; isso ocorre basicamente por dois motivos: (1) seus ninhos são constituídos por favos descobertos, o que facilita a observação individual dos membros da colônia, e (2) a cria se desenvolve em favos individuais, o que permite a determinação dos nascimentos, mortes e demais eventos durante seu desenvolvimento. As demais espécies, cujos ninhos são envelopados, oferecem maior dificuldade de monitoramento da colônia, o que provavelmente contribui para a escassez de estudos com estas vespas (Miyano, 1980).



**Figura 1.** Longevidade de colônias de *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae) em condições de campo (A) e de laboratório (B). Fonte: Giannotti et al (2022).



**Figura 2.** Entropia (medida da heterogeneidade no padrão de sobrevivência) de colônias de *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae) em condições de campo (A) e de laboratório (B).

**Nota:** Curva em azul escuro corresponde aos valores obtidos e as demais cores correspondem aos valores teóricos, usados para comparação. Fonte: Giannotti et al. (2022).

#### 4. Conclusões

Como pudemos observar, ocorrem diferenças consideráveis entre os resultados da tabela de vida e da entropia entre as colônias de *M. cassununga* mantidas no campo e em laboratório, comprovando a hipótese de que fatores como desgaste fisiológico, intempéries e ação de predadores, entre outros, são decisivos para determinar a expectativa de vida e a longevidade média das vespas desta espécie.

#### 5. Referências

- Carey, J. R. (1993). Applied Demography for Biologists with Special Emphasis on Insects. New York, Oxford University Press.
- Carey, J. R. (2001) Insect biodemography. *Annual Review of Entomology*, 46, 79–110. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.46.1.79>
- Castro, M. M., Guimarães, D .L. & Prezoto, F. (2011). Influence of Environmental Factors on the Foraging

- Activity of *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae). *Sociobiology*, 58(10), 133-141.
- Castro, M. M., Avelar, D. L. G., Souza, A. R. & Prezoto, F. (2014). Nesting substrata, colony success and productivity of the wasp *Mischocyttarus cassununga*. *Revista Brasileira de Entomologia*, 58(2), 168–172. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262014000200009>
- Cervoni, M. S., Cardoso-Júnior, A. M., Craveiro, G. de O., Souza, A., Alberici L. C., Hartfelder, K. (2017). Mitochondrial capacity, oxidative damage and hypoxia gene expression are associated with age related division of labor in honey bee (*Apis mellifera* L.) workers. *Journal of Experimental Biology*, 220, 4035–4046. <https://doi.org/10.1242/jeb.161844>
- De Verges J. & Nehring, V. (2016). A critical look at proximate causes of social insect senescence: damage accumulation or hyperfunction? *Current Opinion in Insect Science*, 16, 69–75. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2016.05.003>
- Edwards, R. (1980). *Social wasps: their biology and control*. East Grinstead, Rentokil Limited.
- Field J., Paxton R. J., Soro, A. & Bridge, C. (2010). Cryptic plasticity underlies a major evolutionary transition. *Current Biology*, 23, 2028-2031. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.10.020>
- Gadagkar, R., Gadgil, M., Joshi, N. V. & Mahabal, A. S. (1982). Observations on the natural history and population ecology of the social wasp *Ropalidia marginata* (Lep.) from peninsular India (Hymenoptera: Vespidae). *Proceedings of the Indian Academy of Sciences (Animal Science)*, 91(6), 539-552.
- Gadau, J., Fewell, J. & Wilson, E. O. (2009). *Organization of insect societies: from genome to sociocomplexity*. Cambridge, Belknap Press.
- Giannotti, E. (1994). Notes on the biology of *Polistes simillimus* Zikan (Hymenoptera, Vespidae). *Bioikos*, 8, 41-49.
- Giannotti, E. (1997). Biology of the wasp *Polistes (Epicnemius) cinerascens* Saussure (Hymenoptera: Vespidae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 26(1), 61-67.
- Giannotti, E. (1999). Social organization of the eusocial wasp *Mischocyttarus cerberus styx* (Hymenoptera, Vespidae). *Sociobiology*, 33(3), 325-337.
- Giannotti, E. & Fieri, S. R. 1991. On the brood of *Mischocyttarus (Monocyttarus) cassununga* (Ihering, 1903) (Hymenoptera, Vespidae). *Revista brasileira de Entomologia*, 35(2), 263-267.
- Giannotti, E. & Machado, V. L. L. (1994). Longevity, life table and age polyethism in *Polistes lanio lanio* (Hymenoptera: Vespidae), a primitive eusocial wasp. *Journal of Advanced Zoology*, 15(2), 95-101.
- Giannotti, E. & Von Zuben, C. J. (2000). Entropy of adult wasps of *Polistes lanio* and *Mischocyttarus cerberus* (Hymenoptera, Vespidae) from colonies studies in field conditions. *In: Abstracts of the XXI International Congress of Entomology*, Foz do Iguaçu, PR.
- Gobbi, N. & Simões, D. (1988). Contribuição ao entendimento do ciclo básico de colônias de *Mischocyttarus (Monocyttarus) cassununga* Von Ihering, 1903 (Hymenoptera: Vespidae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 17(2), 421-436.
- Gobbi, N. (1977). *Ecologia de Polistes versicolor* (Hymenoptera, Vespidae). Tese de Doutorado, Faculdade de Medicina, USP, Ribeirão Preto, SP.
- Heinze, J. & Schrenpf, A. (2008) Aging and Reproduction in Social Insects – A Mini-Review. *Gerontology*, 54:160–167. <https://doi.org/10.1159/000122472>
- Jeanne, R. L. (1972). Social biology of the neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. *Bulletin of the Museum Comparative Zoology*, 144(3): 63-150.
- Keller, L. (1998). Queen lifespan and colony characteristics in ants and termites. *Insectes Sociaux*, 45, 235–246. <https://doi.org/10.1007/s000400050084>
- Keller L, Genoud M. (1999). Evolutionary theories of aging. 1. The need to understand the process of natural selection. *Gerontology*, 45, 336–338. <https://doi.org/10.1159/000022115>
- Krebs, C. J. (1972). *The experimental analysis of distribution and abundance*. New York, Harper & Row, Publishers.
- Lane S. J., Frankino W. A., Elekonich M. M. & Roberts S. P. (2014). The effects of age and lifetime flight behavior on flight capacity in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Experimental Biology*, 2014, 217,

- 1437-1443. [https:// doi:10.1242/jeb.095646](https://doi.org/10.1242/jeb.095646)
- Lucas, E. R. & Keller, L. (2019). The co-evolution of longevity and social life. *Functional Ecology*. New Jersey, Wiley Online Library.
- Martin, S. J. (1991). A simulation model for colony development of the hornet *Vespa simillima* (Hymenoptera: Vespidae). *Japanese Journal of Entomology*, 59, 105–124.
- Matsuura, M. (1984). Comparative biology of the five Japanese species of the genus *Vespa* (Hymenoptera, Vespidae). *Bulletin of the Faculty of Agriculture*, 69, 1-131.
- Miyano, S. (1980). Life tables of colonies and workers in a paper wasp, *Polistes chinensis antennalis*, in central Japan (Hymenoptera, Vespidae). *Researches on Population Ecology*, 22, 69-88.
- Murakami, A. S. N., Desuó, I. C. & Shima, S. N. (2013). Division of labor in stable social hierarchy of the independent-founding wasp *Mischocyttarus (Monocyttarus) cassununga*, Von Ihering (Hymenoptera, Vespidae). *Sociobiology*, 60(1), 114-122.
- Page Jr, R. E. & Peng, C. Y. (2001). Aging and development in social insects with emphasis on the honey bee, *Apis mellifera* L. *Experimental Gerontology*, 36(4-6), 695-711. [http://doi:10.1016/s0531-5565\(00\)00236-9](http://doi.org/10.1016/s0531-5565(00)00236-9).
- Penna, M. A. H., Gobbi, N., Giacomini, H. C., Prezoto, F. & Gonçalves, F.M.F. (2007). Comparative productivity of *Mischocyttarus cerberus styx* (Richards, 1940) and *Mischocyttarus cassununga* Saussure (von Ihering, 1903) in an anthropic environment as evaluation for differences in ecological strategies. *Revista Brasileira de Zoociências*, 9(2), 205-212.
- Prezoto, F., Vilela, A. P. P., Lima, M. A. P., D'Ávila, S., Sinzato, D. M. S., Andrade, F. R., Santos-Prezoto, H. H. & Giannotti, E. (2004). Dominance hierarchy in different stages of development in colonies of the primitively eusocial wasp *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae). *Sociobiology* 44, 379-390.
- Prezoto, F., Guimarães, Lemos, d. & Castro, M. M. (2008). Patterns of honey storage in colonies of the social wasp *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae). *Sociobiology*, 51, 655-660.
- Raposo-Filho, J. R. (1981). Biologia de *Mischocyttarus (Monocyttarus) extinctus* Zikán, 1935 (Polistinae, Vespinae). Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências, UNESP, Rio Claro.
- Richards, O. W. (1978). *The Social Wasps of Americas, excluding the Vespidae*. London, British Museum (Natural History).
- Rose, M. A. (1991). *Evolutionary Biology of Aging* Oxford, Oxford University Press.
- Seehuus, S. C., Kreckling, T. & Amdam, G. V. (2006). Cellular senescence in honey bee brain is largely independent of chronological age. *Experimental Gerontology*. 41, 1117–1125. <http://doi.org/10.1016/j.exger.2006.08.004>.
- Seguret, A., Bernadou, A. & Paxton, R. J. (2016). Facultative social insects can provide insights into the reversal of the longevity/fecundity trade-off across the eusocial insects. *Current Opinion in Insect Science*, 16, 95–103. [https://doi: 10.1016/j.cois.2016.06.001](https://doi.org/10.1016/j.cois.2016.06.001)
- Silva, M. N. (1984). Aspectos do desenvolvimento e do comportamento de *Mischocyttarus (Kappa) atramentarius* Zikán, 1949 (Hymenoptera, Vespidae). Tese de Doutorado, Instituto de Biociências, UNESP, Rio Claro, SP.
- Simões, D. (1977). Etologia e diferenciação de casta em algumas vespas sociais (Hymenoptera, Vespidae). Tese de Doutorado, Faculdade de Medicina, USP, Ribeirão Preto, SP.
- Simões, D. & Zucchi, R. (1980). Bionomics of *Protopolybia exigua exigua* (de Saussure). I- Age polyethism and life table (Hymenoptera, Vespidae, Polybiini). *Naturalia*, 5, 79-87.
- Simões, D., Gobbi, N. & Batarge, B. R. M. (1985). Mudanças sazonais na estrutura populacional em colônias de três espécies de vespas do gênero *Mischocyttarus* (Hymenoptera, Vespidae). *Naturalia*, 10, 89-105.
- Smith, A. R., Kapheim, K. M., O'Donnell, S. & Weislo, W. T. (2009). Social competition but not subfertility leads to a division of labour in the facultatively social sweat bee *Megalopta genalis* (Hymenoptera: Halictidae). *Animal Behavior*, 78, 1043-1050. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.06.032>
- Spradbery, J. P. (1973). *Wasps. An account of the biology and natural history of social and solitary wasps*. London, Sidwick & Jackson.
- Visscher, P. K. & Dukas, R. (1997). Survivorship of foraging honey bees. *Insectes Sociaux*, 44, 1-5. [https://doi:](https://doi.org/10.1007/BF01233800)

10.1007/s000400050017

West-Eberhard, M. J. (1969). The social biology of Polistine wasps. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 140, 1-101.

Williams, J. B., Roberts, S. P. & Elekonich, M. M. (2008). Age and natural metabolically-intensive behavior affect oxidative stress and antioxidant mechanisms. *Expimental Gerontology*, 43, 538-549. <https://doi.org/10.1016/j.exger.2008.02.001>

Wilson, E. O. (1971). *The Insect Societies*, Cambridge, Harvard University Press.

### **Copyrights**

Copyright for this article is retained by the author(s), with first publication rights granted to the journal.

This is an open-access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution license (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).