



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

NATÁLIA CASTELO BRANCO MATOS

**PARENTESCO E INVESTIMENTO CEREBRAL EM ESPÉCIES SOCIAIS DE
HYMENOPTERA.**

FORTALEZA

2017

NATÁLIA CASTELO BRANCO MATOS

**PARENTESCO E INVESTIMENTO CEREBRAL EM ESPÉCIES SOCIAIS DE
HYMENOPTERA**

Monografia submetida à Coordenação do Curso de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do título de bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Lorenzo Roberto Sgobaro Zanette

FORTALEZA

2017

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Biblioteca Universitária
Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

M382p Matos, Natália Castelo Branco.
Parentesco e investimento cerebral em espécies sociais de Hymenoptera / Natália Castelo Branco
Matos. – 2017.
34 f. : il. color.

Trabalho de Conclusão de Curso (graduação) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências,
Curso de Ciências Biológicas, Fortaleza, 2017.
Orientação: Prof. Dr. Lorenzo Roberto Sgobaro Zanette.

1. Aculeata. 2. Insetos eusociais. 3. Cérebros sociais. I. Título.

CDD 570

NATÁLIA CASTELO BRANCO MATOS

**PARENTESCO E INVESTIMENTO CEREBRAL EM ESPÉCIES SOCIAIS DE
HYMENOPTERA**

Monografia apresentada à Coordenação do curso de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do título de bacharel em Ciências Biológicas.

Aprovada em: ___/___/_____.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Lorenzo Roberto Sgobaro Zanette (Orientador)

Universidade Federal do Ceará (UFC)

Dra. Christiana Mara de Assis Faria

Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Dr. José Eduardo Ribeiro Honório Júnior

Unichristus

AGRADECIMENTOS

A minha mãe, ao meu pai e ao meu irmão por estarem comigo dès do princípio,

Ao Prof. Dr. Lorenzo Roberto Sgobaro Zanette pela orientação, por me receber no laboratório logo no começo da minha vida acadêmica, e por todo o aprendizado que decorreu dessa experiência,

A Dra. Christiana Mara de Assis Faria pelas sugestões, pelo aprendizado, pela paciência,

Ao Prof. Dr. José Eduardo Ribeiro Honório Júnior por ter aceitado gentilmente a participação na banca,

Aos meus amigos da universidade, dos laboratórios e do intercâmbio pelo apoio,

Aos meus amigos próximos, por todos os pequenos e grandes momentos que compartilhamos e pelas experiências que ainda estão por vir; em ordem alfabética: Alex Melo, Andressa Mourão, Luiz Eduardo Senk, Taís Arruda, Vitor Lessa.

As coincidências inumeráveis que me permitiram estar aqui,

RESUMO

De acordo com a hipótese do cérebro social indivíduos vivendo em grupos sociais estáveis enfrentam uma série de desafios, como conflitos internos, que organismos solitários não experienciam e que impõem uma pressão por capacidade cognitiva. Alternativamente, a hipótese da cognição distribuída prevê uma correlação negativa entre socialidade e o tamanho do cérebro em insetos sociais. Devido ao alto grau de parentesco dentro desses grupos e conseqüentemente uma predominância de comportamentos altruístas, em detrimento de conflitos internos com exigência cognitiva, a demanda por investimento cerebral é menor. Foi avaliada aqui a relação entre a estrutura de parentesco e investimento cerebral em espécies sociais de Hymenoptera. Após a compilação de dados disponíveis na literatura, foi realizado uma análise comparativa utilizando o método de contrastes filogenéticos independentes. O investimento cerebral foi medido na forma do tamanho relativo dos *mushroom bodies*, áreas do cérebro de insetos que estão envolvidas com processos cognitivos. Os resultados indicam que, como proposto pela hipótese da cognição distribuída, o parentesco intracolônial entre operárias está negativamente relacionado com investimento cerebral. De forma semelhante, o número médio de rainhas por colônia, uma medida indireta que indica menor parentesco entre operárias, apresentou tendência para uma relação positiva com o volume dos *mushroom bodies*. A frequência efetiva de acasalamento da(s) rainha(s), no entanto, um fenômeno que também implica em uma diminuição do parentesco, não foi relacionada com investimento cerebral. Assim, nosso trabalho indica que diferenças estruturais nas sociedades de insetos podem gerar uma demanda por maior ou menor investimento cerebral entre as espécies sociais de Hymenoptera.

Palavras-chave: Aculeata. Insetos eusociais. Cérebros sociais.

ABSTRACT

The social brain hypothesis holds that individuals living in stable social groups face a series of challenges, such as internal conflicts, that solitary organisms do not experience, so that sociality imposes a pressure for cognitive ability. An alternative hypothesis called "distributed cognition hypothesis" predicts a negative correlation between sociality and brain size in social insects: since there is a high degree of within-group relatedness between workers, and consequently a predominance of altruistic behaviours, to the detriment of cognitively challenging internal conflicts, the demand for brain investment is lower. The relationship between kin structure and brain investment in social Hymenopteran species was evaluated here. After compiling data available in the literature, a comparative analysis was performed using the independent phylogenetic contrasts method. Brain investment was measured as the relative size of the mushroom bodies, areas of the insect brain involved with cognitive processes. The results indicate that, as proposed by the distributed cognition hypothesis, within-group relatedness is negatively associated with brain investment. Similarly, the mean number of queens per colony, a measure that is linked to decreased relatedness between workers, showed a tendency to be positively correlated to mushroom bodies volume. The queen(s) effective mating frequency, however, a phenomenon that also implies in a decrease of kinship, was not related to brain investment. Therefore, our work indicates that structural differences in insect societies may generate a demand for greater or lesser brain investment among the social species of Hymenoptera.

Keywords: Aculeata. Eusocial insects. Social brains.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	7
2	MATERIAL E MÉTODOS.....	11
3	RESULTADOS.....	15
4	DISCUSSÃO.....	23
5	CONCLUSÃO.....	27
	REFERÊNCIAS	28

1. INTRODUÇÃO

A hipótese do cérebro social foi proposta para explicar o inesperado tamanho do cérebro de primatas em relação à massa corporal total dos mesmos: primatas apresentam cérebros grandes que não correspondem simplesmente ao tamanho do corpo desses animais (DUNBAR, 1992). Oposta à hipótese ecológica, que defende que o volume do cérebro aumentou em resposta à necessidade de processar informações de importância ecológica, a hipótese do cérebro social argumenta que foram as pressões da vida em grupo, onde por exemplo indivíduos com uma maior capacidade de manipular e compreender informações sociais estariam em vantagem, que proporcionaram o aumento cerebral em primatas (DUNBAR, 1998; WHITEN et al., 1988). Essa correlação positiva entre o tamanho relativo do cérebro e a socialidade, geralmente medida na forma do tamanho do grupo, foi também demonstrada em outros taxa de vertebrados, como membros da ordem Ungulata e Carnivora (JAVIER; SHULTZ; DUNBAR, 2007), golfinhos (MARINO, 1996) e pássaros (BURISH; KUEH; WANG, 2004). Sugeriu-se assim que, no geral, a evolução da socialidade resulta em um aumento do volume cerebral, uma vez que os custos de viver em grupo criam uma demanda por maior capacidade computacional, e, conseqüentemente, por investimento em áreas cerebrais ligadas à cognição (JAVIER; SHULTZ; DUNBAR, 2007).

Em invertebrados, muito antes mesmo dos estudos em primatas, foi observado que a abelha social *Apis mellifera* apresenta um par de estruturas cerebrais conhecidas como *mushroom bodies* (MB) maior do que a de outros insetos, incluindo espécies solitárias (DUJARDIN, 1850). O autor propôs que essas estruturas eram responsáveis pela “inteligência” dos insetos, defendendo dessa forma uma conexão positiva entre socialidade, cognição e tamanho dos MB, a qual foi assumida como verdadeira, embora pouco estudada (STRAUSFELD et al., 1998). Atualmente, sabe-se que os MB são regiões centrais do cérebro de artrópodes e que estão envolvidas com aprendizagem associativa, memória espacial e integração de informações multisensoriais (FARRIS; ROBINSON; FAHRBACH, 2001; GRONENBERG; RIVEROS, 2009). Apresentam assim semelhanças com os centros cerebrais superiores dos vertebrados, como o hipocampo, cerebelo e córtex cerebral, e estão de fato associadas à cognição (FARRIS, 2008).

A fim de testar a ligação entre socialidade e o tamanho dos MB em insetos sociais, um estudo recente comparou a morfologia dessas estruturas em espécies solitárias e sociais de Hymenoptera (FARRIS; SCHULMEISTER, 2011). Os resultados obtidos indicam

que a complexificação dos MB aconteceu pelo menos 90 milhões de anos antes da evolução da socialidade nessa ordem, concomitantemente à aquisição de um modo de vida parasitóide. Logo, as autoras sugerem que o aumento dos MB não seria resultado das interações e custos da vida em grupo, mas sim da demanda cognitiva por aprendizagem e memória espacial que a busca por hospedeiros impõe aos insetos parasitóides (FARRIS; SCHULMEISTER, 2011). Essa descoberta, entretanto, não anula a possibilidade de que insetos sociais apresentem MB ainda mais elaborados do que os de seus antepassados parasitas, de modo que a hipótese do cérebro social continua relevante.

Uma característica essencial de muitas sociedades de insetos é a especialização de tarefas (GRONENBERG; RIVEROS, 2009). Com base nisso, foi proposto que, enquanto as sociedades de vertebrados são individualizadas, as de insetos seriam no geral baseadas em classes, com indivíduos especializados em executar tarefas particulares, como forrageamento, defesa, cuidado com a prole (RIVEROS; SEID; WCISLO, 2012). Ademais, parece existir uma forte correlação entre o tamanho do grupo em insetos sociais e o grau de especialização, tanto de tarefas quanto morfológica; grupos maiores apresentam indivíduos com comportamentos mais especializados (ANDERSON; MCSHEA, 2001). Gronenberg e Riveros (2009) formularam a hipótese de que em insetos, a evolução da socialidade levaria, em um primeiro momento, ao aumento do volume cerebral, uma vez que os indivíduos teriam de lidar com as novas pressões da vida em grupo. Entretanto, a medida que o grupo se torna cada vez maior e os indivíduos cada vez mais especializados, ocorreria uma correspondente diminuição do cérebro. A ideia é que indivíduos altamente especializados apresentam um menor repertório comportamental do que insetos solitários, o que possivelmente resultaria em uma diminuição das áreas cerebrais relacionadas à cognição.

Alternativamente, a hipótese da cognição distribuída, prevê uma correlação negativa entre socialidade e o tamanho do cérebro em insetos sociais: o investimento cerebral irá diminuir, em vez de aumentar, com o surgimento e avanço da socialidade (O'Donnell et al. 2015). Logo, contrário ao proposto por Gronenberg e Riveros (2009), não haveria um aumento inicial do cérebro. Procurando testar essa hipótese, os autores analisaram primeiro se existe uma diferença no tamanho relativo dos MB de espécies sociais e solitárias de vespas, utilizando o número de indivíduos maduros das colônias como medida de socialidade. Em seguida, analisaram a influência de dois outros índices de complexidade social, o modo de fundação da colônia - se foram fundadas de forma independente ou em enxame, e o grau da diferenciação de castas entre rainhas e operárias - se existem diferenças entre castas e se essas

diferenças são fisiológicas ou morfológicas. Os resultados obtidos mostraram que de fato o tamanho da colônia está relacionado de forma negativa com o volume dos MB nas vespas estudadas. Espécies solitárias apresentam MB maiores do que espécies sociais, tanto primitivas quanto avançadas. Além disso, nem o modo de fundação das colônias nem o grau de diferenciação de castas apresentou qualquer influência no investimento cerebral (O'Donnell et al. 2015). Logo, as previsões de Gronenberg e Riveros (2009) de que espécies sociais primitivas teriam cérebros mais elaborados do que espécies solitárias e que uma maior especialização dos indivíduos levaria a um investimento cerebral ainda menor não foram satisfeitas.

A premissa da hipótese da cognição distribuída é que existe uma predominância de cooperação e compartilhamento de informações em insetos sociais, enquanto que em sociedades de vertebrados conflitos internos prevalecem (O'DONNELL et al., 2015). Isso decorreria pela forma como essas sociedades são estruturadas: em vertebrados, grupos menores geralmente são constituídos por familiares próximos, ao passo que grupos maiores são formados por parentes mais distantes ou mesmo não parentes; ou seja, grupos sociais de vertebrados constituem contextos ecológicos onde cada indivíduo busca alcançar principalmente seu próprio sucesso reprodutivo (SILK, 2007). Já as sociedades de insetos sociais são em sua maioria grupos familiares, podendo ser encaradas mesmo como fenótipos estendidos da reprodutora ou reprodutores (O'DONNELL et al., 2015). Os autores sugerem assim que a hipótese do cérebro social é relevante para vertebrados por conta dos conflitos internos que surgem em grupos cada vez maiores de indivíduos perseguindo sua própria reprodução; a competição e demais conflitos sociais criam uma pressão por capacidade cognitiva. Em insetos, entretanto, por existir um alto grau de parentesco dentro do grupo e consequentemente uma predominância de cooperação e compartilhamento de informações, em detrimento de conflitos internos, a demanda por investimento cerebral é menor. Surge algo como uma cognição distribuída, onde indivíduos apresentam cérebros especializados em exercer certas funções, e características complexas emergem no nível da colônia, como por exemplo estratégias de forrageamento elaboradas.

O presente trabalho procurou avaliar a relação entre parentesco genético e o volume relativo dos MB em espécies de Hymenoptera. Embora seja possível imaginar as sociedades de insetos sociais como simples grupos familiares onde uma única rainha é totalmente responsável pela reprodução, na realidade a estrutura de parentesco das colônias pode variar bastante de espécie para espécie (HUGHES; RATNIEKS; OLDROYD, 2008). A

poliginia caracteriza-se pela presença de múltiplas rainhas em uma só colônia e é encontrada em muitos insetos sociais (CROZIER; PAMILO, 1996). O número de rainhas afeta as relações de parentesco entre as operárias de uma colônia, uma vez que a reprodução é compartilhada entre mais de um indivíduo (HEINZE et al., 2000). Da mesma forma, algumas espécies de insetos sociais apresentam poliandria, um fenômeno onde uma rainha copula ocasionalmente, ou mesmo comumente, com vários machos (CROZIER; FJERDINGSTAD, 2001). A poliandria, assim como a poliginia, está associada com o aumento da variabilidade genética, ou seja, diminuição do parentesco, entre operárias de uma mesma colônia (HUGHES; RATNIEKS; OLDROYD, 2008; STRASSMANN, 2001).

Se, como proposto por O'Donnell et al. (2015), o baixo parentesco entre membros de um grupo resultar na prevalência de conflitos internos, os quais por sua vez geram uma pressão por investimento cerebral, podemos esperar que espécies de Hymenoptera com baixo parentesco intracolônial apresentem MB maiores do que espécies com alto parentesco. De modo indireto, pode-se supor também que o número de rainhas e a frequência de acasalamento das mesmas, ambas características que indicam a diminuição do parentesco entre operárias, estejam relacionadas de forma positiva com o volume dos MB. Para testar essa hipótese, nós selecionamos espécies sociais de formigas, vespas e abelhas cujos dados diretos ou indiretos de parentesco e o volume das áreas cerebrais estão disponíveis na literatura. Para as medidas indiretas de parentesco, usamos a frequência efetiva de acasalamento das rainhas e o número médio de rainhas por colônia. O investimento cerebral foi medido na forma do tamanho relativo dos MB, os quais, como discutido anteriormente, são áreas do cérebro de insetos que estão envolvidas com processos cognitivos e funcionam como um análogo do investimento cerebral em vertebrados (FARRIS, 2008).

Oferecemos aqui, portanto, uma investigação da hipótese da cognição distribuída, testando em insetos sociais uma de suas premissas básicas: que o grau de parentesco entre membros do grupo está relacionado com investimento cerebral.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Coleta de Dados

2.1.1 Investimento cerebral

Como medida de investimento cerebral, dados volumétricos do cérebro de formigas (GRONENBERG; HÖLLDOBLER, 1999), abelhas (MARES; ASH; GRONENBERG, 2005; SMITH et al., 2010) e vespas (GRONENBERG; ASH; TIBBETTS, 2007; O'DONNELL et al., 2015), foram compilados da literatura. Para isso, utilizou-se a ferramenta de busca “Web of Science”, com as seguintes palavras-chaves: “Brain, cognition, mushroom bodies, Hymenoptera, vespidae, apidae, formicidae, social insects”, com ano de busca entre 1910 e outubro de 2016, quando a compilação de dados foi encerrada. Dentre as espécies encontradas, selecionou-se aquelas para as quais o número de rainhas por colônia, frequência de acasalamento da rainha e/ou parentesco intracolônia também estivessem disponíveis na literatura. Foram utilizadas 23 espécies sendo 5 de formigas, 3 de abelhas e 15 de vespas. Todas as medidas coletadas referem-se ao cérebro de operárias adultas e os valores finais são as médias dos volumes para cada espécie.

Dentre as espécies de vespas, 13 foram compiladas de um único estudo (O'DONNELL et al., 2015). Uma diferença importante entre esse estudo e todos os demais é a forma como o tamanho relativo do cérebro foi medido. Em primeiro lugar, em vez do volume total dos MB, foi-se utilizado estritamente o volume de uma subárea dessa região - o *calyx*; mais especificamente, o volume de três partes do *calyx* – *lip*, *collar* e *basal ring*. Em segundo lugar, o volume total do cérebro não foi medido. Em vez disso, combinou-se o volume das seguintes regiões: pedúnculos e lobos dos MB, *central body* e *Kenyon cell body*, o que serviu como um índice do tamanho total do cérebro e foi chamado de “restante do cérebro”. Uma vez que os demais estudos utilizados em nossa análise usaram o volume total do cérebro, não foi possível misturar essas 13 espécies de vespas neotropicais com as restantes espécies de Hymenoptera analisadas.

Assim, consideramos duas medidas diferentes e distintas para investimento cerebral: a razão entre o volume total dos MB e o volume total do cérebro, chamado aqui de grupo volume total, VT (tabela 1), ou a razão entre o volume do MB *calyx* e o

volume do “restante do cérebro” (tabela 2), nomeado grupo restante do cérebro, RC. Detalhes adicionais acerca dos protocolos que foram usados para medir os respectivos volumes cerebrais estão listados na tabela 3.

2.1.2 Número de rainhas

Uma vez que as espécies do grupo VT demonstraram pouca variabilidade no número de rainhas, a maioria apresentando apenas uma única reprodutora, decidimos usar somente o grupo RC para analisar a relação entre número de rainhas e investimento cerebral. Foi possível reunir o número médio de rainhas por colônia para todas as 13 espécies do grupo RC, com os valores variando de 1 à 500. Quando o número de rainhas de uma espécie estava disponível para mais de uma colônia, em um mesmo artigo ou em artigos diferentes, foi utilizada a média aritmética desses valores (Tabela 4).

2.1.3 Frequência de acasalamento da(s) rainha(s)

Todas as 10 espécies do grupo VT entraram para essa análise, enquanto que nenhuma espécie do grupo RC apresentava a frequência efetiva de acasalamento disponível. Portanto, apenas as espécies do grupo VT foram utilizadas. A tabela 5 lista a frequência efetiva de acasalamento da(s) rainha(s) das espécies estudadas aqui.

2.1.4 Parentesco

Foi possível encontrar os dados de parentesco intracolônial das operárias para 7 espécies. Os valores referem-se ao parentesco médio de operárias de uma mesma colônia (R_{w-w}). A tabela 6 apresenta as sete espécies utilizadas para analisar a relação entre parentesco e investimento cerebral. Apenas espécies do grupo VT foram consideradas para essa análise, uma vez que das 13 espécies RC somente 2 tinham o parentesco médio de operárias da colônia disponível na literatura.

2.1.5 Tamanho da colônia

Procurando controlar para o efeito do tamanho do grupo em nossas análises, compilamos da literatura o número médio de indivíduos por colônia de todas as espécies estudadas aqui (tabela 7).

2.2 Análise dos dados

Foram realizadas três análises independentes relacionando investimento cerebral com número médio de rainhas por colônia, em seguida com a frequência de acasalamento da(s) rainha(s) e por fim com parentesco intracolônial das operárias. Devido à falta de independência filogenética entre as espécies comparadas, o método de contrastes filogenéticos independentes foi utilizado (FELSENSTEIN, 1985). Em vista da grande variabilidade e falta de normalidade nos dados de número médio de indivíduos e de rainhas por colônia, os mesmos foram transformados (\log_{10}). Para cada uma das três análises, levou-se em consideração também o efeito do tamanho da colônia, utilizando o número médio de indivíduos por colônia como co-variável. . Todas as análises foram realizadas utilizando o programa de estatística R versão 3.2.2. (R Core Team; 2015).

Para o método de contrastes filogenéticos independentes, foram construídas três árvores filogenéticas incluindo, em cada uma delas, as respectivas espécies utilizadas em cada análise. Para a análise do número médio de rainhas por colônia, composta inteiramente por vespas neo-tropicais, adaptou-se a filogenia presente no estudo de O'Donnell et al. (2015), o qual por sua vez utilizou filogenias publicadas de Polistinae e Eumeninae (CARPENTER; KOIJIMA; WENZEL, 2000; HERMES; MELO; CARPENTER, 2014; WENZEL; CARPENTER, 1994) (figura 1). Para ambas a frequência de acasalamento da(s) rainha(s) (figura 2) e o parentesco intracolônial (figura 3), uma vez que todas as espécies desse último estão presentes também na primeira, compilou-se dados filogenéticos de formigas (MOREAU; BELL, 2013), abelhas (HEDTKE; PATINY; DANFORTH, 2013) e vespas (WENZEL; CARPENTER, 1994). Mais especificamente, quanto a construção dessas duas árvores, em um primeiro momento utilizou-se a árvore filogenética presente em Moreau e Bell (2013) como base, em seguida empregando *pruning*, uma técnica que envolve retirar ramos de uma árvore filogenética, foram deixados apenas os ramos de interesse, no

caso as espécies analisadas no presente estudo. Como a filogenia construída por Moreau e Bell (2013) não trazia todas as espécies necessárias, em um terceiro momento foi preciso incluir novos ramos na filogenia, através de *merging*, uma técnica que envolve a adição de ramos à uma árvore filogenética. Essas espécies foram incluídas obedecendo as relações filogenéticas presentes em Hedtke et al. (2013), no caso das abelhas, e Wenzel e Carpenter (1994) no caso das vespas. Para a manipulação das árvores filogenéticas foi-se utilizado o pacote “Ape” no programa R versão 3.2.2. Seguindo a recomendação de Felsenstein (1985), para realizar as análises todos os ramos das filogenias usadas aqui tiveram seus comprimentos ajustados para um, uma vez que os dados moleculares para o ajuste do comprimento não estavam disponíveis para todas as espécies estudadas.

3. RESULTADOS

3.1 Compilação de dados da literatura

Os dados compilados da literatura foram: volume total dos MB e do cérebro (tabela 1), volume dos MB calyx e restante do cérebro (tabela 2), métodos histológicos utilizados para medidas cerebrais (figura 3), número médio de rainhas por colônia (tabela 4), frequência efetiva de acasalamento da(s) rainha(s) (tabela 5), parentesco intracolônial das operárias (tabela 6) e tamanho da colônia (tabela 7).

Tabela 1. Espécies utilizadas no presente estudo para as quais a razão entre volume total dos MB e o volume total do cérebro estão disponíveis na literatura.

Clado	Espécie	MB calyx/RC	Referência
Vespas	<i>Apoica pallens</i>	0.146	(O'DONNELL et al., 2015)
<hr/>			
Clado	Espécie	MB/Cérebro	Referência
Abelhas	<i>Apis mellifera</i>	0.190	(MARES; ASH; GRONENBERG, 2005)
	<i>Bombus impatiens</i>	0.240	(MARES; ASH; GRONENBERG, 2005)
	<i>Megalopta genalis</i>	0.105	(SMITH et al., 2010)
Formigas	<i>Atta sexdens</i>	0.204	(GRONENBERG; HÖLLDOBLER, 1999)
	<i>Camponotus floridanus</i>	0.210	(GRONENBERG; HÖLLDOBLER, 1999)
	<i>Ectatomma ruidum</i>	0.170	(GRONENBERG; HÖLLDOBLER, 1999)
	<i>Myrmecia brevinoda</i>	0.260	(GRONENBERG; HÖLLDOBLER, 1999)
	<i>Oecophylla smaragdina</i>	0.190	(GRONENBERG; HÖLLDOBLER, 1999)
Vespas	<i>Polistes dominula</i>	0.165	(GRONENBERG; ASH; TIBBETTS, 2007)
	<i>Polistes fuscatus</i>	0.148	(GRONENBERG; ASH; TIBBETTS, 2007)

Tabela 2. Espécies utilizadas no presente estudo para as quais a razão entre o volume dos MB *calyx* e o volume do “restante do cérebro” (RC) estão disponíveis na literatura.

Clado	Espécie	Nº médio de rainhas por colônia	Referência
	<i>Charterginus fulvus</i>	0.079	(O'DONNELL et al., 2015)
Vespas			
	<i>Apoica pallens</i>	69.86	(HUNT; JEANNE; KEEPING, 1995)
	<i>Charterginus fulvus</i>	6	(NOLL; WENZEL; ZUCCHI, 2004)
	<i>Protopolybia varia</i>	0.100	(O'DONNELL et al., 2015)
	<i>Polistes instabilis</i>	0.114	(O'DONNELL et al., 2015)
	<i>Polybia aequatorialis</i>	0.098	(O'DONNELL et al., 2015)
	<i>Polybia dimidiata</i>	0.118	(O'DONNELL et al., 2015)
	<i>Polybia emaciata</i>	0.081	(O'DONNELL et al., 2015)
	<i>Polybia rejecta</i>	0.094	(O'DONNELL et al., 2015)
	<i>Protopolybia exigua</i>	0.076	(O'DONNELL et al., 2015)

Tabela 3. Métodos histológicos utilizados pelos referentes estudos.

Referência	Fixação	Secção	Coloração
(MARES; ASH; GRONENBERG, 2005)	4% de formaldeído com 0,1% de ácido pícrico	embutida em resina, micrótomo	tetróxido de ósmio
(SMITH et al., 2010)	fixador de aldeído (Prefer, Anatech Ltd).	embutida em resina, micrótomo	1% de azul de metileno em 1% de bórax com 1% de azure
(GRONENBERG; HÖLLDOBLER, 1999)	2,5% de glutaraldeído	embutida em resina, micrótomo	galato de ósmio-etilo
(O'DONNELL et al., 2015)	glioxal	embutida em resina, micrótomo	azul de toluidina
(GRONENBERG; ASH; TIBBETTS, 2007)	4% de formaldeído	embutida em resina, micrótomo	violeta de cresilo

Tabela 4. Número médio de rainhas por colônia das espécies analisadas.

Clado	Espécie	Parentesco (Rw-w)	Referência
	<i>Leipomeles dorsata</i>	10	(NOLL et al., 2010)
Abelhas	<i>Apis mellifera</i>	0.290	(ESTOUP; SOLIGNAC; CORNUET, 1994)
	<i>Megalopta genalis</i>	0.750	(KAPHEIM et al., 2013)
Formigas	<i>Atta sexdens</i>	0.470	(FJERDINGSTAD; BOOMSMA, 2000)
	<i>Ectatomma ruidum</i>	0.725	(LENOIR et al., 2011)
	<i>Myrmecia brevinoda</i>	0.288	(QIAN et al., 2011)
Vespas	<i>Polistes dominula</i>	0.403	(QUELLER et al., 2000) (ZANETTE; FIELD, 2008)
	<i>Polistes fuscatus</i>	0.500	(METCALF, 1980)
			QUELLER, 1993)

Tabela 5. Frequência efetiva de acasalamento da(s) rainha(s) das espécies analisadas.

Tabela 6. Parentesco entre operárias de uma mesma colônia em diferentes espécies.

Tabela 7. Tamanho da colônia, medido como número médio de indivíduos por colônia, de

Clado	Espécie	Frequência efetiva de acasalamento	Referência
Abelhas	<i>Apis mellifera</i>	11.6	(TARPY; NIELSEN; NIELSEN, 2004)
	<i>Bombus impatiens</i>	1.13	(PAYNE; LAVERTY; LACHANCE, 2003)
	<i>Megalopta genalis</i>	1	(KAPHEIM et al., 2013)
Formigas	<i>Atta sexdens</i>	2.6	(FJERDINGSTAD; BOOMSMA, 2000)
	<i>Camponotus floridanus</i>	1	(GADAU et al., 1996)
	<i>Ectatomma ruidum</i>	1	(LENOIR et al., 2011)
	<i>Myrmecia brevinoda</i>	4.41	(QIAN et al., 2011)
	<i>Oecophylla smaragdina</i>	1.33	(BROWN; SCHMID-HEMPEL, 2003)
Vespas	<i>Polistes dominula</i>	1	(QUELLER et al., 2000)
	<i>Polistes fuscatus</i>	1	(METCALF, 1980)

todas as espécies analisadas.

Clado	Espécies	Tamanho da colônia	Referência
-------	----------	--------------------	------------

Abelhas

<i>Apis mellifera</i>	50000	(MARES; ASH; GRONENBERG, 2005)
<i>Bombus impatiens</i>	400	(CNAANI; SCHMID-HEMPEL; SCHMIDT, 2002)
<i>Megalopta genalis</i>	5	(WCISLO et al., 2004)

Formigas

<i>Atta sexdens</i>	5750000	(BAER et al., 2009)
<i>Camponotus floridanus</i>	10000	(ENDLER; HÖLLDOBLER; LIEBIG, 2007)
<i>Ectatomma ruidum</i>	90	(PRATT, 1989)
<i>Myrmecia brevinoda</i>	2500	(HIGASHI; PEETERS, 1990)
<i>Oecophylla smaragdina</i>	500000	(KAMHI et al., 2016)

Vespas

<i>Apoica pallens</i>	170	(O'DONNELL et al., 2015)
<i>Charterginus fulvus</i>	100	(O'DONNELL et al., 2015)
<i>Leipomeles dorsata</i>	150	(O'DONNELL et al., 2015)
<i>Mischocyttarus mastigophorus</i>	25	(O'DONNELL et al., 2015)
<i>Nectarinella championi</i>	150	(O'DONNELL et al., 2015)
<i>Parapolybia varia</i>	100	(O'DONNELL et al., 2015)
<i>Parachartergus smithii</i>	150	(O'DONNELL et al., 2015)
<i>Polistes dominula</i>	25	(ZANETTE; FIELD, 2008)
<i>Polistes fuscatus</i>	25	(METCALF, 1980)
<i>Polistes instabilis</i>	25	(O'DONNELL et al., 2015)
<i>Polybia aequatorialis</i>	1000	(O'DONNELL et al., 2015)
<i>Polybia dimidiata</i>	3530	(O'DONNELL et al., 2015)
<i>Polybia emaciata</i>	90	(O'DONNELL et al., 2015)
<i>Polybia rejecta</i>	2700	(O'DONNELL et al., 2015)
<i>Protopolybia exigua</i>	150	(O'DONNELL et al., 2015)

3.2 Relações filogenéticas

Após obter as relações filogenéticas das espécies consideradas em nosso estudo, as mesmas foram adaptadas para as análises do número médio de rainhas por colônia (figura 1), frequência efetiva de acasalamento da(s) rainha(s) (figura 2) e parentesco intracolônia (figura 3).

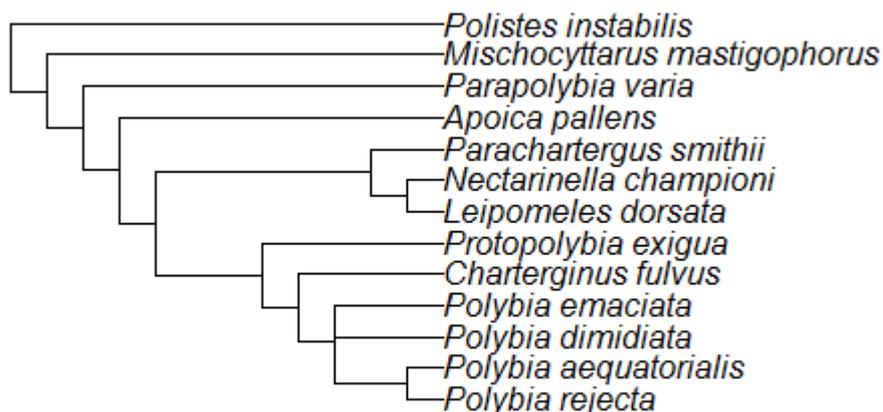


Figura 1 Relação filogenética entre as 13 espécies utilizadas para analisar a relação do número médio de rainhas por colônia e investimento cerebral, grupo RC. Baseada em Wenzel e Carpenter (1994), Hermes et al. (2014), O'donnel et al. (2015).

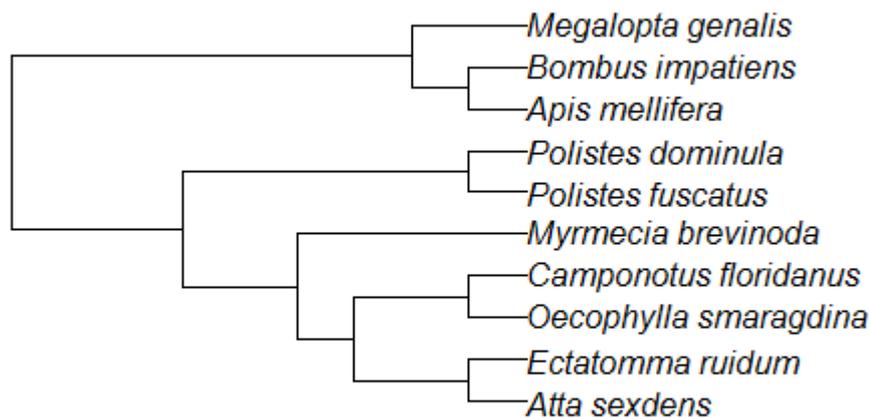


Figura 2 Relação filogenética das 10 espécies utilizadas para analisar a relação da frequência efetiva de acasalamento da(s) rainha(s) por colônia e investimento cerebral, grupo VT. Baseada em Moreau e Bell (2013), Hedtke et al. (2013) e Wenzel e Carpenter (1994).

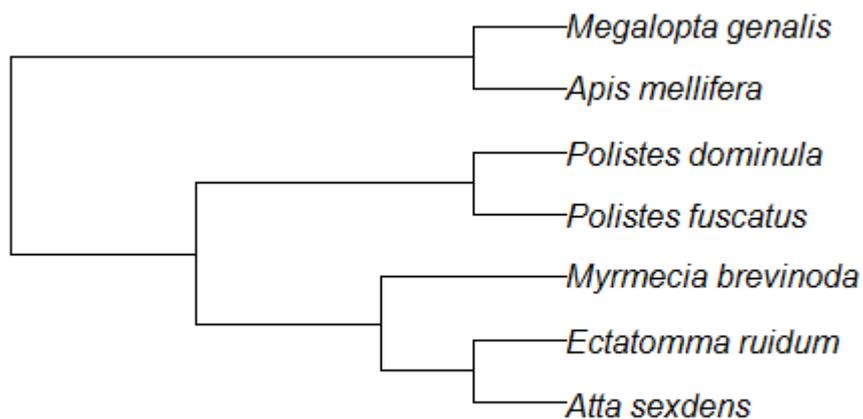


Figura 3 Relação filogenética das 7 espécies utilizadas para analisar a relação do parentesco intracolônial das operárias (R_{w-w}) e investimento cerebral, grupo VT. Baseada em Moreau e Bell (2013), Hedtke et al. (2013) e Wenzel e Carpenter (1994).

3.3 Número médio de rainhas por colônia e investimento cerebral

Indivíduos em colônias com múltiplas rainhas apresentam MB *calyx* mais volumosos do que indivíduos em colônias com uma ou poucas rainhas. No entanto, a correlação não foi significativa (Figura 4, $R^2 = 0.331$, $F_{2,10} = 3.709$, $p = 0.06239$).

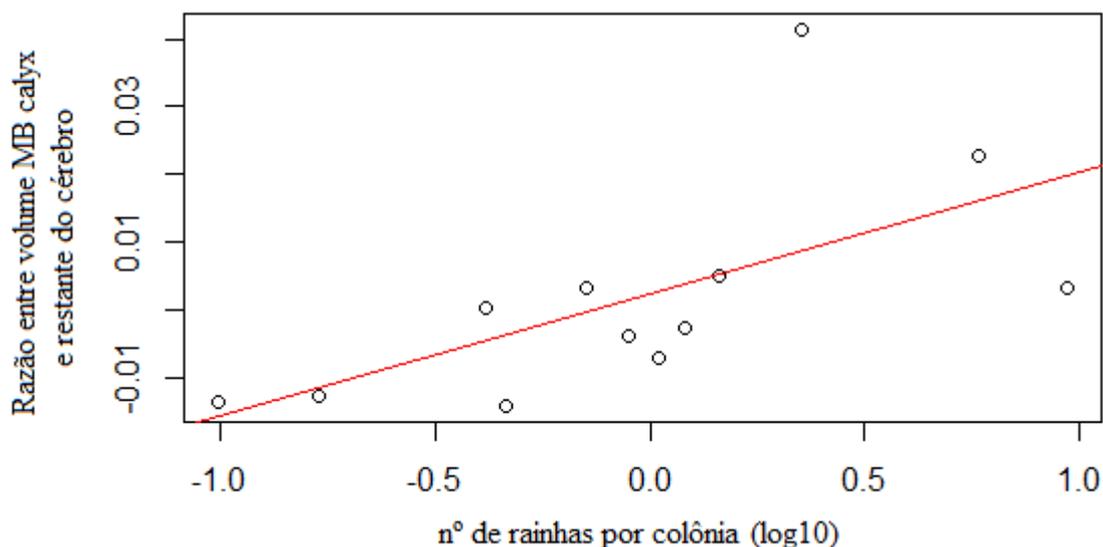


Figura 4. Relação entre o número médio de rainhas por colônia e o respectivo investimento cerebral em 13 espécies de vespas neo-tropicais.

3.4 Frequência efetiva de acasalamento da(s) rainha(s) e investimento cerebral

A frequência efetiva de acasalamento da(s) rainha(s) não apresentou relação com investimento cerebral (figura 5a, $R^2 = -0.08805$, $F_{2,7} = 0.6358$, $p = 0.5575$). Esse resultado se manteve mesmo excluindo *Apis mellifera* das análises, uma vez que ela apresenta uma frequência efetiva de acasalamento muito discrepante (11.6) (figura 5b, $R^2 = 0.1508$, $F_{2,6} = 1.71$, $p = 0.2584$).

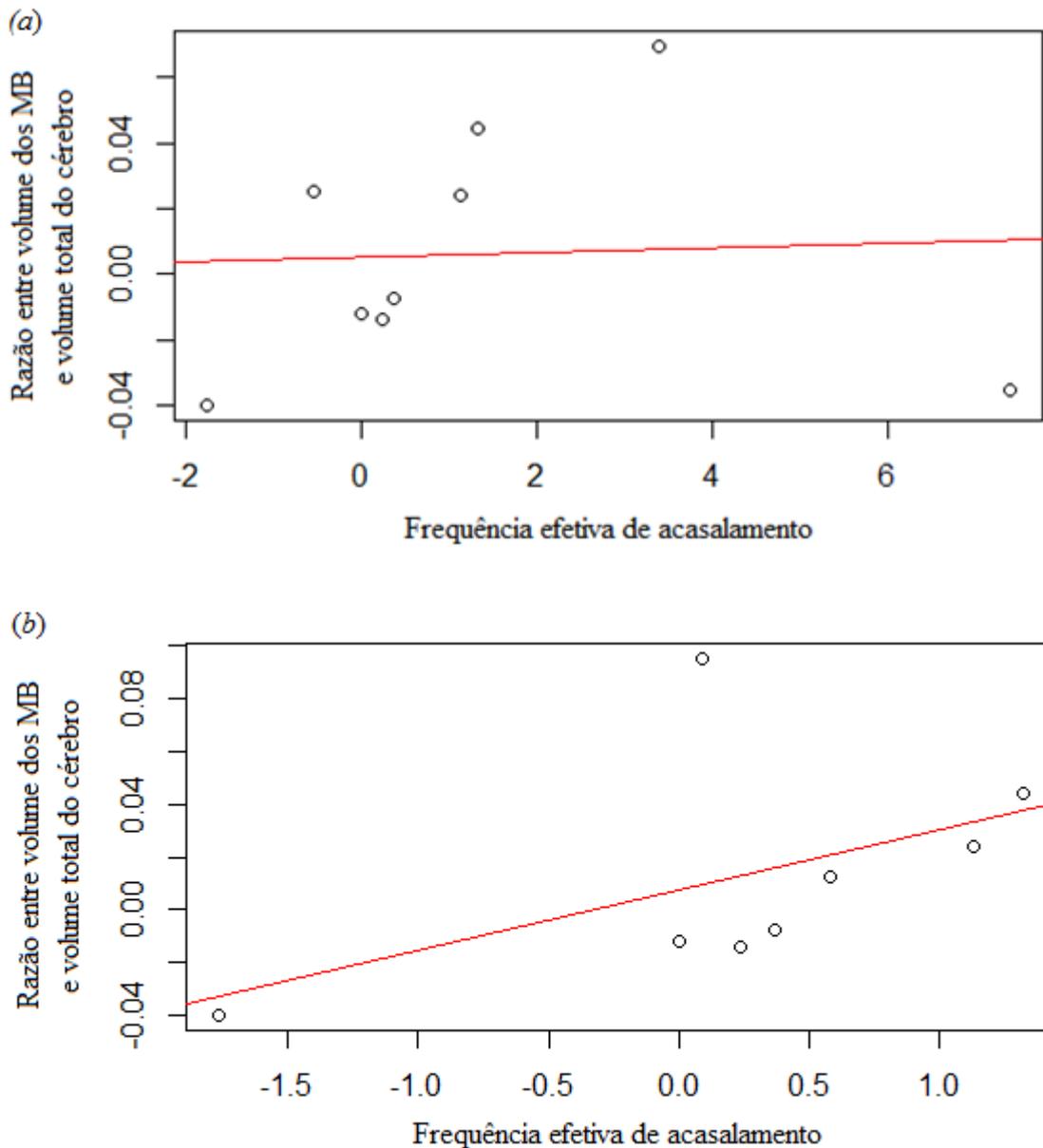


Figura 5. Relação entre frequência efetiva de acasalamento da(s) rainha(s) e investimento cerebral, medido como a razão entre o volume total dos MB e o volume total do cérebro, em 10 espécies sociais de Hymenoptera: 5 formigas, 2 vespas e 3 abelhas. (a) incluindo *Apis mellifera*. (b) excluindo *Apis mellifera*.

3.5 Parentesco intracolônial das operárias e investimento cerebral

Foi encontrada uma relação negativa entre o parentesco de operárias de uma mesma colônia (R_{w-w}) e investimento cerebral (figura 6, $R^2 = 0.6876$, $F_{2,4} = 7.602$, $p = 0.04338$). Operárias em espécies cujas colônias são formadas por parentes próximos apresentam MB relativamente menos volumosos do que aquelas onde o grupo é constituído de indivíduos menos aparentados.

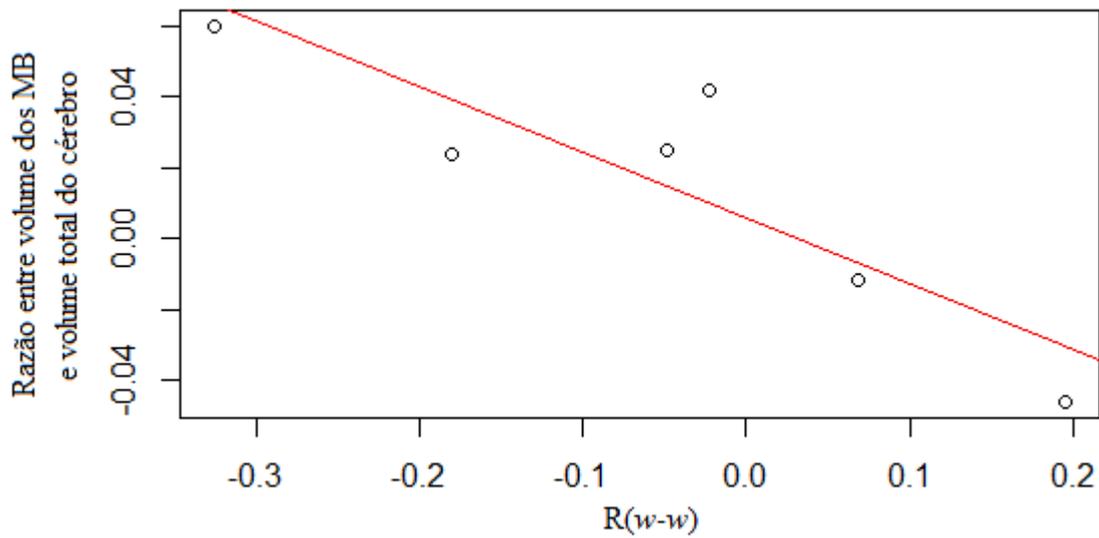


Figura 6. Relação entre o parentesco intracolônia de operárias ($R(w-w)$) e o respectivo investimento cerebral, medido como a razão entre o volume total dos MB e o volume total do cérebro, em 7 espécies sociais de Hymenoptera: 3 formigas, 2 vespas e 2 abelhas.

4. DISCUSSÃO

Nossos resultados indicam que, como previsto pela hipótese da cognição distribuída (O'DONNELL et al., 2015), o parentesco intracolônia está negativamente relacionado com investimento cerebral: operárias vivendo em grupos formados por parentes

próximos apresentam MB menores do que aquelas cujo grupo é constituído por parentes distantes. Além disso, o número médio de rainhas por colônia apresentou tendência para uma relação positiva com o volume dos MB. Uma vez que a poliginia está ligada à diminuição do parentesco entre operárias, tal resultado vai de acordo com O'Donnell et al. (2015). No entanto, a frequência efetiva de acasalamento da(s) rainha(s), um fenômeno que também implica em uma diminuição do parentesco, não foi relacionada com investimento cerebral. Quando excluimos da análise a espécie *Apis mellifera*, cuja frequência efetiva de acasalamento era a maior e mais discrepante dentre as espécies avaliadas, obtivemos a mesma ausência de correlação.

Para analisar a relação entre o número médio de rainhas por colônia e investimento cerebral, nós utilizamos dados de 13 espécies sociais de vespas neo-tropicais. Todas essas espécies estão presentes também no estudo de O'Donnell et al. (2015), o qual demonstrou haver uma relação negativa entre o tamanho da colônia e o volume médio dos MB *calyx*. Entretanto, essa relação só foi observada quando os autores incluíram espécies solitárias na análise: dentre as espécies sociais, o tamanho da colônia não está relacionado com investimento cerebral. De forma semelhante, ao olhar apenas para as espécies sociais, nem o modo de fundação da colônia nem o grau de diferenciação de castas apresentou relação com investimento cerebral (O'DONNELL et al., 2015). Assim, as únicas relações encontradas resultaram da comparação entre espécies solitárias e espécies sociais. Considerando somente as espécies sociais, nenhuma das características analisadas foi relacionada com investimento cerebral (O'DONNELL et al., 2015).

Aqui nós apontamos para uma possível relação positiva entre o número médio de rainhas por colônia e o volume relativo dos MB *calyx* em espécies sociais de vespas. Esse resultado pode ser explicado pelo fato da poliginia estar associada com um baixo parentesco intracolônial, uma vez que as operárias são produzidas por mais de uma rainha (KELLER, 1995). Em decorrência disso, conflitos internos por alocação de recursos e oportunidades reprodutivas podem surgir entre as diferentes linhagens matrilineares de operárias (LIERSCH; SCHMID-HEMPEL, 1998). Uma das premissas da hipótese do cérebro social é que indivíduos vivendo em grupos sociais estáveis enfrentam uma série de desafios, como conflitos internos, de modo que a socialidade impõe uma pressão por capacidade cognitiva (DUNBAR, 1992, 1998; JAVIER; SHULTZ; DUNBAR, 2007). Assim, por espécies poligínicas apresentarem uma estrutura de parentesco que favorece o surgimento de conflitos internos, tais conflitos podem gerar uma demanda por investimento em áreas cerebrais

ligadas à cognição, como os MB. A ausência ou menor número de conflitos entre indivíduos de espécies monogínicas, por outro lado, poderia proporcionar um relaxamento nessa demanda.

Entretanto, contrário ao proposto pela hipótese do cérebro social, evidências apontam para uma relação negativa entre socialidade e investimento cerebral em vespas (O'DONNELL et al., 2015). Vespas solitárias possuem MB mais volumosos do que vespas sociais. Ainda que a transição de um estilo de vida solitário para um social tenha sido de fato acompanhada pela diminuição no volume dos MB em vespas (O'DONNELL et al., 2015), é possível que, entre as espécies sociais, diferenças na estrutura do grupo criem uma demanda variada por investimento cerebral, como demonstrado em nosso estudo.

Em contraste, ao se estudar morcegos, foi observada uma relação negativa entre a poliginandria, um sistema de acasalamento caracterizado por duas ou mais fêmeas tendo uma relação exclusiva com dois ou mais machos, e investimento cerebral, no caso mensurado como volume relativo do neocórtex (PITNICK; JONES; WILKINSON, 2006). Mais especificamente, cérebros relativamente pequenos são encontrados em espécies que têm fêmeas que acasalam de forma promíscua. Os autores, tendo demonstrado também que a promiscuidade feminina em morcegos está associada de forma positiva com tamanho dos testículos nos machos, postularam que estaria ocorrendo um “trade-off” entre esses órgãos, ambos metabolicamente dispendiosos. Machos de espécies onde as fêmeas acasalam com múltiplos indivíduos estariam investindo na produção de esperma, em detrimento do investimento cerebral. Ademais, a monogamia social, um fenômeno onde uma forte afinidade se desenvolve entre um par de indivíduos, muitas vezes durando a vida inteira e levando à reprodução, está associada positivamente com investimento cerebral em pelo menos 4 ordens de mamíferos e algumas espécies de pássaros (DUNBAR et al., 2007). Sugeriu-se que a formação de laços desse gênero exige capacidade cognitiva e que foi essa uma das pressões iniciais para o aumento do cérebro em vertebrados (DUNBAR et al., 2007). Entretanto, um estudo analisando espécies de aves indicou que é apenas a monogamia social, e não a monogamia genética, que favorece a evolução de cérebros grandes nesse táxon (WEST, 2014).

A frequência efetiva de acasalamento da(s) rainha(s) não apresentou relação com o volume relativo dos MB. Esse resultado está em desacordo com a tendência para uma relação positiva que observamos entre o número médio de rainhas por colônia e investimento cerebral. Ambas as características estão associadas com uma diminuição do parentesco entre

membros do grupo, e portanto, como proposto pela hipótese da cognição distribuída, esperaria-se que apresentassem uma relação positiva com o volume dos MB. Uma possibilidade é que o número de espécies avaliadas aqui tenha sido baixo demais para revelar essa relação, caso ela exista. Utilizamos 10 espécies de Hymenoptera, ou 9 ao se excluir *Apis mellifera*, para estudar a frequência efetiva de acasalamento da(s) rainha(s) e investimento cerebral, enquanto que para o número médio de rainhas por colônia o número amostral foi de 13 espécies, tornando essa última mais robusta. Uma explicação alternativa baseia-se em algumas evidências que apontam para situações ocasionais onde uma maior, e não menor, cooperação é encontrada em grupos onde rainhas acasalam com múltiplos machos (VAN ZWEDEN; CARDOEN; WENSELEERS, 2012). Por exemplo, em *Apis mellifera*, foi observado que operárias em colônias monoândricas apresentam os ovários mais desenvolvidos do que aquelas em grupos poliândricos; foi demonstrado também que o desenvolvimento ovariano das operárias está associado com uma diminuição no desempenho de tarefas e por um declínio na produtividade da colônia (MATTILA; REEVE; SMITH, 2012). Isso decorreria do fato de que operárias em colônias poliândricas são mais aparentadas com os filhos da rainha do que com os filhos de outras operárias, provavelmente suas meia-irmãs, levando assim à um aumento no policiamento e conseqüente redução na produção de ovos pelas operárias.

O número médio de rainhas por colônia e a frequência efetiva de acasalamento da(s) rainha(s) são medidas indiretas da variabilidade genética presente no grupo. Quando nós olhamos diretamente para o parentesco intracolônial médio das operárias, foi possível observar uma relação negativa entre o mesmo e o volume relativo dos MB. A estrutura de parentesco de uma colônia é uma característica importante para se entender as interações sociais que ocorrem dentro dela. Uma vez que os organismos podem estar geneticamente representados nas gerações futuras por meio do sucesso reprodutivo de seus familiares próximos, a seleção de parentesco prevê uma prevalência de cooperação em grupos onde o parentesco intracolônial é elevado (HAMILTON, 1964). Como sugerido pela hipótese da cognição distribuída (O'DONNELL et al., 2015), é possível que a predominância de cooperação e compartilhamento de informações proporcione um relaxamento na pressão por investimento cerebral. De fato, nosso resultado de que quanto maior o parentesco intracolônial entre operárias, menor é o volume relativo dos MB está em acordo com essa ideia. Entretanto, é importante ressaltar que nossa análise foi realizada apenas com 7 espécies, e logo os resultados não podem ser considerados conclusivos.

Em resumo, ainda que a complexificação dos MB tenha ocorrido inicialmente em decorrência de pressões ecológicas, como a necessidade de processar e armazenar informações visuais (FARRIS, 2013; FARRIS; SCHULMEISTER, 2011; LIHOREAU; LATTY; CHITTKA, 2012), e não em resposta à socialidade, como proposto pela hipótese do cérebro social (DUNBAR, 1998), diferenças intrínsecas nas sociedades de insetos podem gerar uma demanda por maior ou menor investimento cerebral entre as espécies sociais de Hymenoptera.

Por fim, uma limitação do nosso trabalho é o número baixo de espécies analisadas. Como apenas compilamos dados já presentes na literatura, foi necessário selecionar espécies que tivessem tanto o volume das áreas cerebrais quanto as medidas de parentesco disponíveis. Esse fato diminuiu de forma considerável o nosso número amostral, e consequentemente, a robustez de nossas análises. Para fortalecer nossos resultados, seria interessante portanto testar novamente a relação entre investimento cerebral e estrutura de parentesco em um maior número de espécies, através da coleta direta de dados; ou, alternativamente, estudar essa relação em uma única espécie cujos grupos sociais apresentem uma ampla variação na estrutura de parentesco. Ademais, analisamos aqui apenas os cérebros das operárias, um futuro estudo poderia considerar também o investimento cerebral em rainhas. As rainhas de vespas do papel, por exemplo, engajam muitas vezes em interações agressivas afim de assegurar sua posição na colônia, de modo que as mesmas podem estar enfrentando desafios sociais ainda mais acentuados (MOLINA; O'DONNELL, 2008). Além disso, de modo geral, é possível que mudanças importantes ocorram no funcionamento do cérebro sem que as mesmas sejam facilmente detectáveis ao se olhar somente para o volume das áreas cerebrais (CHITTKA; NIVEN, 2009; LIHOREAU; LATTY; CHITTKA, 2012). Estudos avaliando a quantidade de neurônios, como os mesmos estão conectados, e os demais estágios no processamento de informações se fazem essenciais para compreender a evolução do sistema nervoso (LIHOREAU; LATTY; CHITTKA, 2012). Por exemplo, utilizando a neurociência computacional, foi-se criado um modelo dos MB de *Drosophila*; para tanto, implementou-se todas as informações neurobiológicas disponíveis e subsequentemente se analisou que tipo de aprendizagem aquele circuito neural poderia produzir (WESSNITZER et al., 2012). Uma outra abordagem “bottom-up” seria analisar quais os genes, proteínas, padrões de expressão e outros alvos moleculares envolvidos com determinada habilidade cognitiva e compará-los entre diferentes populações ou espécies (CHITTKA et al., 2012).

5. CONCLUSÃO

O presente estudo oferece evidência para uma relação entre investimento cerebral e estrutura de parentesco em espécies sociais de Hymenoptera. Mais especificamente, nossos resultados apontam para uma relação negativa entre o parentesco de operárias de uma mesma colônia e o tamanho relativo dos MB, apoiando assim a hipótese da cognição distribuída. Estudos comparativos como o nosso contribuem para se compreender quais os processos envolvidos na evolução do sistema nervoso. Em insetos, o papel da socialidade na complexificação dos MB é uma questão importante que permanece elusiva. É possível que, diferente do que ocorre em vertebrados, o surgimento da socialidade tenha sido acompanhado por uma diminuição no volume do cérebro. Nossa análise, no entanto, indica que entre as espécies sociais, diferenças na estrutura do grupo geram uma demanda por maior ou menor investimento cerebral; possivelmente como resultado da prevalência de conflitos internos cognitivamente exigentes em espécies com baixo parentesco intracolônial.

REFERÊNCIAS

- ANDERSON, C.; MCSHEA, D. W. Individual versus social complexity, with particular reference to ant colonies. **Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 76, n. 2, p. 211–37, maio 2001.
- BAER, B. et al. Sperm length evolution in the fungus-growing ants. **Behavioral Ecology**, v. 20, n. 1, p. 38–45, 1 jan. 2009.
- BROWN, M. J. F.; SCHMID-HEMPEL, P. The evolution of female multiple mating in social hymenoptera. **Evolution; international journal of organic evolution**, v. 57, n. 9, p. 2067–81, set. 2003.
- BURISH, M. J.; KUEH, H. Y.; WANG, S. S.-H. Brain Architecture and Social Complexity in Modern and Ancient Birds. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 63, n. 2, p. 107–124, 2004.
- CARPENTER, J. M.; KOIJIMA, J.; WENZEL, J. W. Polybia, Paraphyly, and Polistine Phylogeny. **American Museum Novitates**, v. 3298, p. 1–24, jun. 2000.
- CHITTKA, L. et al. What is comparable in comparative cognition? **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 367, n. 1603, 2012.
- CHITTKA, L.; NIVEN, J. Are Bigger Brains Better? **Current Biology**, v. 19, n. 21, p. R995–R1008, 2009.
- CNAANI, J.; SCHMID-HEMPEL, R.; SCHMIDT, J. O. Colony development, larval development and worker reproduction in *Bombus impatiens* Cresson. **Insectes Sociaux**, v. 49, n. 2, p. 164–170, 2002.
- CROZIER, R. H. (ROSSITER H.; PAMILO, P. **Evolution of social insect colonies : sex allocation and kin selection**. [s.l.] Oxford University Press, 1996.
- CROZIER, R. H.; FJERDINGSTAD, E. J. Polyandry in social Hymenoptera - Disunity in diversity? **Annales Zoologici Fennici**, v. 38, n. 38, p. 267–285, 2001.
- DUJARDIN, F. Mémoire sur le système nerveux des insectes. **Annales Des Sciences Naturelles Zoologie**, v. 14, p. 195–206, 1850.
- DUNBAR, R. I. M. Neocortex size as a constraint on group size in primates. **Journal of Human Evolution**, v. 22, n. 6, p. 469–493, 1992.
- DUNBAR, R. I. M. The Social Brain Hypothesis. **Evolutionary Anthropology**, p. 178–190, 1998.
- DUNBAR, R. I. M. et al. Evolution in the social brain. **Science**, v. 317, n. 5843, p. 1344–7, 2007.
- ENDLER, A.; HÖLLDOBLER, B.; LIEBIG, J. Lack of physical policing and fertility cues in egg-laying workers of the ant *Camponotus floridanus*. **Animal Behaviour**, v. 74, n. 5, p. 1171–1180, 2007.
- ESTOUP, A.; SOLIGNAC, M.; CORNUET, J.-M. Precise Assessment of the Number of Patriline and of Genetic Relatedness in Honeybee Colonies. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 258, n. 1351, 1994.
- FARRIS, S. M. Structural, functional and developmental convergence of the insect mushroom bodies with higher brain centers of vertebrates. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 72, n. 1, p. 1–15, 2008.

- FARRIS, S. M. Evolution of complex higher brain centers and behaviors: Behavioral correlates of mushroom body elaboration in insects. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 82, n. 1, p. 9–18, 2013.
- FARRIS, S. M.; ROBINSON, G. E.; FAHRBACH, S. E. Experience- and age-related outgrowth of intrinsic neurons in the mushroom bodies of the adult worker honeybee. **The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience**, v. 21, n. 16, p. 6395–404, 15 ago. 2001.
- FARRIS, S. M.; SCHULMEISTER, S. Parasitoidism, not sociality, is associated with the evolution of elaborate mushroom bodies in the brains of hymenopteran insects. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 278, n. 1707, p. 940–951, 2011.
- FELSENSTEIN, J. Phylogenies and the Comparative Method. **The American Naturalist**, v. 125, n. 1, p. 1–15, jan. 1985.
- FJERDINGSTAD, E. J.; BOOMSMA, J. J. Queen mating frequency and relatedness in young *Atta sexdens* colonies. **Insectes Sociaux**, v. 47, p. 354–356, 2000.
- FJERDINGSTADT, E. J.; BOOMSMA, J. J. Queen mating frequency and relatedness in young *Atta sexdens* colonies. **Insectes Sociaux**, v. 47, n. 4, p. 354–356, nov. 2000.
- GADAU, J. et al. Population and colony structure of the carpenter ant *Camponotus floridanus*. **Molecular ecology**, v. 5, n. 6, p. 785–92, dez. 1996.
- GASTREICH, K. R.; STRASSMANN, J. E.; QUELLER, D. C. Determinants of high genetic relatedness in the swarm-founding wasp, *Protopolybia exigua*. **Ethology ecology & evolution**, v. 5, p. 529–539, 1993.
- GRONENBERG, W.; ASH, L. E.; TIBBETTS, E. A. Correlation between facial pattern recognition and brain composition in paper wasps. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 71, n. 1, p. 1–14, 2007.
- GRONENBERG, W.; HÖLLDOBLER, B. Morphologic representation of visual and antennal information in the ant brain. **Journal of Comparative Neurology**, v. 412, n. 2, p. 229–240, 1999.
- GRONENBERG, W.; RIVEROS, A. Social Brains and Behavior - Past and Present. In: GADAU, J.; FEWELL, J. (Eds.). **Organization of insect societies**. [s.l.] Harvard University Press, 2009. p. 377–401.
- HAMILTON, W. D. The genetical evolution of social behaviour. I. **Journal of Theoretical Biology**, v. 7, n. 1, p. 1–16, jul. 1964.
- HEDTKE, S. M.; PATINY, S.; DANFORTH, B. N. The bee tree of life: a supermatrix approach to apoid phylogeny and biogeography. **BMC evolutionary biology**, v. 13, p. 138, 2013.
- HEINZE, J. et al. Alternative reproductive strategies: a queen perspective in ants. **Trends in ecology & evolution**, v. 15, n. 12, p. 508–512, 1 dez. 2000.
- HERMES, M. G.; MELO, G. A. R.; CARPENTER, J. M. The higher-level phylogenetic relationships of the Eumeninae (Insecta, Hymenoptera, Vespidae), with emphasis on *Eumenes* sensu lato. **Cladistics**, v. 30, n. 5, p. 453–484, out. 2014.
- HIGASHI, S.; PEETERS, C. P. Worker polymorphism and nest structure in *Myrmecia brevinoda* forel (Hymenoptera: Formicidae). **Australian Journal of Entomology**, v. 29, n. 4, p. 327–331, nov. 1990.
- HUGHES, C.; STRASSMANN, J. Age is more important than size in determining dominance among workers in the primitively eusocial wasp, *Polistes instabilis*. **Behaviour**, v. 107, n. 1, p. 1–14, 1988.
- HUGHES, W. O. H.; RATNIEKS, F. L. W.; OLDROYD, B. P. Multiple paternity or multiple queens: Two routes to greater intracolony genetic diversity in the eusocial Hymenoptera. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 21, n. 4, p. 1090–1095, 2008.

- HUNT, J. H.; JEANNE, R. L.; KEEPING, M. G. Observations on *Apoica pallens*, a nocturnal Neotropical social wasp (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae, Epiponini). **Insectes Sociaux**, v. 42, p. 223–236, 1995.
- JAVIER, F. P.; SHULTZ, S.; DUNBAR, R. I. M. Evidence for Coevolution of Sociality and Relative Brain Size in Three Orders of Mammals. v. 61, n. 12, p. 1–11, 2007.
- KAMHI, J. F. et al. Social complexity influences brain investment and neural operation costs in ants. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 283, n. 1841, p. 20161949, 2016.
- KAPHEIM, K. M. et al. Foundress polyphenism and the origins of eusociality in a facultatively eusocial sweat bee, *Megalopta genalis* (Halictidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 67, n. 2, p. 331–340, 2013.
- KELLER, L. Social life: the paradox of multiple-queen colonies. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 10, n. 9, p. 355–360, 1995.
- LENOIR, J. C. et al. The role of microgynes in the reproductive strategy of the neotropical ant *Ectatomma ruidum*. **Naturwissenschaften**, v. 98, n. 4, p. 347–356, 2011.
- LIERSCH, S.; SCHMID-HEMPEL, P. Genetic variation within social insect colonies reduces parasite load. **Proceedings of the Royal Society of London, Series B**, v. 265, n. 1392, p. 221–225, 1998.
- LIHOREAU, M.; LATTY, T.; CHITTKA, L. An exploration of the social brain hypothesis in insects. **Frontiers in Physiology**, v. 3 NOV, n. November, p. 1–7, 2012.
- MARES, S.; ASH, L.; GRONENBERG, W. Brain allometry in bumblebee and honey bee workers. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 66, n. 1, p. 50–61, 2005.
- MARINO, L. What can dolphins tell us about primate evolution? **Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews**, v. 5, n. 3, p. 81–86, 1996.
- MATEUS, S.; NOLL, F.; ZUCCHI, R. Morphological Caste Differences in the Neotropical Swarm-Founding Polistine Wasps : *Parachartergus smithii* (Hymenoptera : Vespidae) Author (s): Sidnei Mateus , Fernando Barbosa Noll and Ronaldo Zucchi Source : Journal of the New York Entomological Soc. **Journal of New York Entomological Society**, v. 105, n. 3–4, p. 129–139, 1997.
- MATTILA, H. R.; REEVE, H. K.; SMITH, M. L. Promiscuous Honey Bee Queens Increase Colony Productivity by Suppressing Worker Selfishness. **Current Biology**, v. 22, n. 21, p. 2027–2031, nov. 2012.
- METCALF, R. A. Sex Ratios , Parent-Offspring Conflict , and Local Competition for Mates in the Social Wasps *Polistes metricus* and *Polistes variatus*. **American Naturalist**, v. 116, n. 5, p. 642–654, 1980.
- MOLINA, Y.; O'DONNELL, S. Age, sex, and dominance-related mushroom body plasticity in the paperwasp *Mischocyttarus mastigophorus*. **Developmental Neurobiology**, v. 68, n. 7, p. 950–959, jun. 2008.
- MOREAU, C. S.; BELL, C. D. Testing The Museum Versus Cradle Tropical Biological Diversity Hypothesis: Phylogeny, Diversification, And Ancestral Biogeographic Range Evolution Of The Ants. **Evolution**, v. 67, n. 8, p. 2240–2257, 2013.
- NOLL, F. B. et al. Castes in the neotropical social wasp *Leipomeles dorsata* (Fabricius) (Hymenoptera: Vespidae): a window for workers achieving a new status in the colony. **Neotropical entomology**, v. 39, n. 4, p. 549–54, 2010.
- NOLL, F. B.; WENZEL, J. W.; ZUCCHI, R. Evolution of Caste in Neotropical Swarm-Founding Wasps(Hymenoptera: Vespidae; Epiponini). **American Museum Novitates**, v. 3467, n. 1, p. 1–24, 2004.

- O'DONNELL, S. Dominance and polyethism in the eusocial wasp *Mischocyttarus mastigophorus* (Hymenoptera: Vespidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 43, n. 4–5, p. 327–331, 1998.
- O'DONNELL, S. et al. Distributed cognition and social brains: reductions in mushroom body investment accompanied the origins of sociality in wasps (Hymenoptera: Vespidae). **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 282, n. 1810, p. 20150791-, 2015.
- PAYNE, C. M.; LAVERTY, T. M.; LACHANCE, M. A. The frequency of multiple paternity in bumble bee (*Bombus*) colonies based on microsatellite DNA at the B10 locus. **Insectes Sociaux**, v. 50, n. 4, p. 375–378, 1 nov. 2003.
- PITNICK, S.; JONES, K. E.; WILKINSON, G. S. Mating system and brain size in bats. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 273, n. 1587, 2006.
- PIZARRO, C. L.; ALVARADO, R. M.; NOLL, B. F. Morphological caste differences in *Polybia aequatorialis* (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae: Epiponini), a social wasp of the highlands of Costa Rica. **Entomologica Americana**, v. 115, n. 2, p. 148–153, 2009.
- PRATT, S. C. Recruitment and Other Communication Behavior in the Ponerine Ant *Ectatomma Ruidum*. **Ethology**, v. 81, n. 4, p. 313–331, 1989.
- QIAN, Z. Q. et al. Intraspecific support for the polygyny-vs.-polyandry hypothesis in the bulldog ant *Myrmecia brevinoda*. **Molecular Ecology**, v. 20, n. 17, p. 3681–3691, 2011.
- QUELLER, D. C. et al. Unrelated helpers in a social insect. **Nature**, v. 405, n. 6788, p. 784–787, 15 jun. 2000.
- RIVEROS, A. J.; SEID, M. A.; WCISLO, W. T. Evolution of brain size in class-based societies of fungus-growing ants (Attini). **Animal Behaviour**, v. 83, n. 4, p. 1043–1049, 2012.
- SAITO, F.; MURAKAMI, T.; KOJIMA, J. Cryptically dimorphic caste differences in a Neotropical, swarm-founding paper wasp genus, *Parachartergus* (Hymenoptera: Vespidae). **Entomological Science**, v. 7, n. 4, p. 359–368, 2004.
- SHIMA, N. S.; YAMANE, S.; ZUCCHI, R. Morphological caste differences in some neotropical swarm-founding polistine wasps II. *Polybia dimidiata* (Hymenoptera, Vespidae). **Japanese journal of entomology**, v. 64, n. 1, p. 131–144, 1996.
- SILK, J. B. The adaptive value of sociality in mammalian groups. **Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences**, v. 362, n. 1480, p. 539–559, 2007.
- SMITH, A. R. et al. Socially induced brain development in a facultatively eusocial sweat bee *Megalopta genalis* (Halictidae). **Proceedings. Biological sciences / The Royal Society**, v. 277, n. 1691, p. 2157–63, 2010.
- STRASSMANN, J. The rarity of multiple mating by females in the social Hymenoptera. **Insectes Sociaux**, v. 48, n. 1, p. 1–13, 2001.
- STRASSMANN, J. E. et al. Demographic and genetic evidence for cyclical changes in queen number in a neotropical wasp, *Polybia emaciata*. **American Naturalist**, v. 140, n. 3, p. 363–372, 1992.
- STRAUSFELD, N. J. et al. Evolution, discovery, and interpretations of arthropod mushroom bodies. **Learning & memory (Cold Spring Harbor, N.Y.)**, v. 5, n. 1–2, p. 11–37, 1998.
- TARPY, D. R.; NIELSEN, R.; NIELSEN, D. I. A scientific note on the revised estimates of effective paternity frequency in *Apis*. **Insectes Sociaux**, v. 51, n. 2, p. 203–204, 1 maio 2004.
- VAN ZWEDEN, J. S.; CARDOEN, D.; WENSELEERS, T. Social Evolution: When Promiscuity Breeds Cooperation. **Current Biology**, v. 22, n. 21, p. R922–R924, nov. 2012.
- WCISLO, W. T. et al. The evolution of nocturnal behaviour in sweat bees, *Megalopta genalis* and *M.*

ecuadoria (Hymenoptera: Halictidae): An escape from competitors and enemies? **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 83, n. 3, p. 377–387, 2004.

WENZEL, J. W.; CARPENTER, J. M. Comparing methods: adaptive traits and tests of adaptation. In: EGGLETON, P.; VANE-WRIGHT, R. (Eds.). . **Phylogenetics in ecology**. London, Uk: Harcourt Brace, 1994. p. 79–101.

WESSNITZER, J. et al. A model of non-elemental olfactory learning in *Drosophila*. **Journal of Computational Neuroscience**, v. 32, n. 2, p. 197–212, 23 abr. 2012.

WEST, R. J. D. The evolution of large brain size in birds is related to social, not genetic, monogamy. **Biological Journal of the Linnean Society**, p. n/a-n/a, 2014.

WHITEN, A. et al. Tactical deception in primates. **Behavioral and Brain Sciences**, v. 11, n. 2, p. 233, 4 jun. 1988.

YAMANE, S. Social relations among females in pre- and postemergence colonies of a subtropical paper wasp, *Parapolybia varia* (Hymenoptera: Vespidae). **Journal of Ethology**, v. 3, n. 1, p. 27–38, 1985.

ZANETTE, L. R. S.; FIELD, J. Genetic relatedness in early associations of *Polistes dominulus*: From related to unrelated helpers. **Molecular Ecology**, v. 17, n. 11, p. 2590–2597, 2008.