REMUNOM
ISSN 2178-6925

Received: 13/01/2026 - **Accepted:** 15/03/2026
Vol: 13.03
DOI: 10.66104/s50wfy09
Pages: 1-32

POLIMORFISMO INTRAESPECÍFICO DAS CASTAS DE INSETOS SOCIAIS

INTRA-SPECIFIC POLYMORPHISM OF SOCIAL INSECT CASTES

POLIMORFISMO INTRAESPECÍFICO DE LAS CASTAS DE INSECTOS SOCIALES

Paulo Roberto de Abreu Tavares
Doutor em Entomologia e Conservação da Biodiversidade
Universidade Federal de Grande Dourados (UFGD), Brasil
E-mail: paulo_robertoivi@hotmail.com

Daniel Silva Leite
Graduando em Ciências Biológicas – Licenciatura
Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul (UEMS), Brasil
E-mail: biologodanielsl@gmail.com

Glaucia Almeida de Morais
Doutora em Ciências Biológicas - Biologia Vegetal
Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul (UEMS), Unidade de Ivinhema, Brasil
E-mail: gamorais@uems.br

Leandro Pereira Polatto
Doutor em Ciências Biológicas - Zoologia
Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências (UNESP), Brasil.
E-mail: lppolatto@gmail.com

Valter Vieira Alves Junior
Doutor em Ciências Biológicas - Zoologia
Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais(UFDG) Brasil.
E-mail:valteralves@ufgd.edu.br

RESUMO

O polimorfismo engloba todas as descontinuidades que ocorrem na mesma fase do ciclo de vida. A sequência provável de evolução do polimorfismoem insetosfoi uma diferenciação inicial, a partir da rainha, ao longo de um gradiente de tamanhos, e posteriormente a segregação de dois grupos de tamanhos bem diferentes, com a eliminação de tamanhos intermediários.As abelhas sociais apresentam a população feminina, dividida em duas castas (operárias e rainhas) muito diferentes entre si,

REMUNOM
ISSN 2178-6925

Received: 13/01/2026 - **Accepted:** 15/03/2026
Vol: 13.03
DOI: 10.66104/s50wfy09
Pages: 1-32

tanto do ponto de vista morfológico quanto fisiológico. As formigas fêmeas se dividem em três castas: operárias, soldados e rainha. Já os machos não se dividem em castas, mas podem, num sentido mais abstrato, serem considerados como uma quarta casta.Os padrões de diferenciação nas vespas sociais são bastante variáveis, podendo não haver dimorfismo entre as fêmeas, sendo as diferenças apenas fisiológicas e comportamentais. O polimorfismoémais rico emIsoptera; estágios juvenissãoútieis eseu crescimento podeser detido ouregredido, eambos os sexos sãosocializadosfrequentemente coma diferenciação defunção.O polimorfismo intra-específico das castas de insetos sociais é responsável por grande parte do sucesso evolutivo desse grupo.

Palavras chave:diferenciação, evolução social, eussocialidade, cooperação, comportamento.

ABSTRACT

Polymorphism encompasses all discontinuities occurring within the same phase of the life cycle. The probable evolutionary sequence of polymorphism involved an initial differentiation, starting from the queen, along a size gradient, followed by the segregation of two distinct size groups and the elimination of intermediate sizes. Social bees have a female population divided into two castes (workers and queens) that are very different from each other, both morphologically and physiologically. Female ants are divided into three castes: workers, soldiers, and queens. Males, on the other hand, are not divided into castes, but in a more abstract sense, they can be considered a fourth caste. Differentiation patterns in social wasps are quite variable; there may be no dimorphism among females, with differences being only physiological and behavioral. Polymorphism is richest in Isoptera; juvenile stages are useful, their growth can be arrested or regressed, and both sexes are frequently socialized with function differentiation. The intra-specific polymorphism of social insect castes is responsible for a large part of the evolutionary success of this group.

Keywords: differentiation, social evolution, eusociality, cooperation, behavior.

RESUMEN

El polimorfismo abarca todas las discontinuidades que ocurren en la misma fase del ciclo de vida. La secuencia probable de la evolución del polimorfismo fue una diferenciación inicial, a partir de la reina, a lo largo de un gradiente de tamaños, y posteriormente la segregación de dos grupos de tamaños muy diferentes, con la eliminación de los tamaños intermedios. Las abejas sociales presentan la población femenina dividida en dos castas (obreras y reinas) muy diferentes entre sí, tanto desde el punto de vista morfológico como fisiológico. Las hormigas hembras se dividen en tres castas: obreras, soldados y reina. Por otro lado, los machos no se dividen en castas, pero, en un sentido más abstracto, pueden ser considerados

REMUNOM
ISSN 2178-6925

Received: 13/01/2026 - **Accepted:** 15/03/2026
Vol: 13.03
DOI: 10.66104/s50wfy09
Pages: 1-32

como una cuarta casta. Los patrones de diferenciación en las avispas sociales son bastante variables, pudiendo no existir dimorfismo entre las hembras, siendo las diferencias solo fisiológicas y de comportamiento. El polimorfismo es más rico en Isoptera; los estadios juveniles son útiles y su crecimiento puede ser detenido o revertido, y ambos sexos son frecuentemente socializados con la diferenciación de funciones. El polimorfismo intraespecífico de las castas de insectos sociales es responsable de gran parte del éxito evolutivo de este grupo.

Palabras clave: diferenciación, evolución social, eusocialidad,cooperación, comportamiento.

1 INTRODUÇÃO

O termo polimorfismo engloba em insetos todas as descontinuidades que ocorrem na mesma fase do ciclo de vida, em uma frequência maior do que seria esperado apenas em decorrência de mutações recorrentes. Ele é definido como a ocorrência simultânea recorrente de diferenças morfológicas distintas, refletindo e, com frequência, incluindo diferenças fisiológicas, comportamentais e/ou ecológicas entre indivíduos da mesma espécie.A existência de várias gerações por ano é frequentemente associada a mudanças morfológicas entre as gerações. Uma variação similar pode ocorrer de forma contemporânea dentro de uma população, tal como a existência simultânea de formas aladas e ápteras. Diferenças sexuais entre machos e fêmeas e a existência de uma forte diferenciação em insetos sociais como formigas e abelhas são outros exemplos óbvios desse processo (Gullan e Cranston, 2007).

Pesquisadores concordam que o polimorfismo em insetos sociais está associado a uma divisão fisiológica e comportamental do trabalho entre indivíduos inicialmente semelhantes, indicando que a diferenciação das castas pode emergir primeiramente no âmbito funcional, sendo posteriormente consolidada por modificações morfológicas e estruturais (Wheller, 1910 e O'donnel,et al, 2020).

Em Hymenoptera sociais, geralmente as fêmeas são classificadas em castas morfológicas diferentes: estéreis e reprodutivas. Este polimorfismo frequentemente é induzido por pressões diferenciais nas castas, aumentando assim o sucesso reprodutivo da colônia (Kovacs et al, 2010).Em muitas sociedades de

REMUNOM
ISSN 2178-6925
Received: 13/01/2026 - **Accepted:** 15/03/2026
Vol: 13.03
DOI: 10.66104/s50wfy09
Pages: 1-32

insetos, existe uma clara distinção entre castas estéreis e sexuais em relação ao tamanho do indivíduo. A sequência provável de evolução do polimorfismo foi uma diferenciação inicial, a partir da rainha, ao longo de um gradiente de tamanhos, e posteriormente a segregação de dois grupos de tamanhos bem diferentes, com a eliminação de tamanhos intermediários, resultando em espécies dimórficas. As espécies propriamente polimórficas representariam, portanto, uma fase de transição nessa sequência evolutiva (Wilson, 1953 e Powell, Dornhaus, 2021).

Diante desse contexto, este estudo discute se a diferenciação de castas em insetos sociais pode ser explicada predominantemente por mecanismos morfológicos ou se deve ser compreendida como resultado da integração entre fatores morfológicos, fisiológicos e regulatórios do desenvolvimento. Assim, o objetivo deste trabalho é analisar o polimorfismo intraespecífico das castas sob uma perspectiva morfofuncional, com ênfase nos principais grupos de insetos sociais.

Este estudo foi desenvolvido por meio de uma revisão bibliográfica de caráter qualitativo, reunindo estudos clássicos e atuais sobre polimorfismo e diferenciação de castas. A busca por literatura científica foi realizada em bases de dados acadêmicas, incluindo Google Scholar, Web of Science, Scopus e SciELO, a busca utilizou palavras-chave em português e inglês, como polimorfismo, caste differentiation, social insects, division of labor eeusociality.

As organizações eussociais estão presentes em duas ordens de insetos: Isoptera (cupins) e Hymenoptera (abelhas, vespas e formigas),(Ruppert et al, 2005). De acordo com Wilson (1971) há diferenças na biologia social entre essas duas ordens (Tabela 2).

2. BIOLOGIA SOCIAL ENTRE AS ORDENS TAXONÔMICAS

As organizações eussociais estão presentes em duas ordens de insetos: Isoptera (cupins) e Hymenoptera (abelhas, vespas e formigas),(Ruppert et al, 2005). De acordo com Wilson (1971) há diferenças na biologia social entre essas duas ordens (Tabela 1).

Tabela 1: Similaridades e diferenças entre Isoptera e Hymenoptera.

Similaridades	Diferenças

REMUNOM
ISSN 2178-6925

Received: 13/01/2026 - **Accepted:** 15/03/2026
Vol: 13.03
DOI: 10.66104/s50wfy09
Pages: 1-32

	Isoptera	Hymenoptera Eussocial
As castas são similares em número e tipo, especialmente entre cupins e formigas.	Determinação da casta em cupins inferiores é baseada principalmente por feromônios; em alguns, mas outros fatores permanecem sem identificação.	Determinação da casta é baseada principalmente pela nutrição, embora feromônios desempenhem este papel em alguns casos.
Trofalaxia (troca de alimento líquido) ocorre e é um importante mecanismo de regulação social.	As castas trabalhadoras compreendem machos e fêmeas.	As castas trabalhadoras consistem somente de fêmeas;
Trilhas químicas são utilizadas no recrutamento como nas formigas, e o comportamento de trilha fixa é muito similar.	Larvas e ninfas contribuem trabalhando na colônia, pelo menos em estágios mais desenvolvidos.	Os estágios imaturos (larvas e pupas) são impotentes e quase nunca contribuem no trabalho da colônia
. Há feromônios inibitórios de casta, semelhante aos encontrados em abelhas e formigas.	Não há dominância hierárquica entre indivíduos em algumas colônias.	Hierarquia é comum, mas não universal
Recrutamento entre os indivíduos ocorrem freqüentemente e funciona parcialmente na transmissão de feromônios.	Parasitismo social entre as espécies é quase totalmente ausente	Parasitismo social entre espécies é comum e generalizado
O odor do ninho e territorialidade ocorre comumente.	Troca de alimentos líquidos ocorre universalmente nos cupins inferiores.	Trofalaxia anal é rara.
A estrutura do ninho é de grande complexidade em alguns membros de Termitidae. A regulação da temperatura e umidade dentro do ninho opera aproximadamente com o mesmo nível de precisão.	O "rei" permanece com a rainha após o vôo nupcial, ajuda na construção do ninho, a fertilização não ocorre durante o vôo nupcial	O macho fertiliza a rainha durante o vôo nupcial e morre logo depois sem auxiliar a rainha na construção do ninho
Canibalismo é generalizado em ambos os grupos.		

Fonte: (Wilson, 1971).

O polimorfismo é menos desenvolvido nas vespas e nas abelhas, não existe casta de soldados e as operárias são aladas, mas muitos desses insetos exibem adaptações para uma organização social (Ruppert et al, 2005). Mesmo assim, indivíduos funcionalmente interdependentes, mesmo morfologicamente

REMUNOM
ISSN 2178-6925
Received: 13/01/2026 - **Accepted:** 15/03/2026
Vol: 13.03
DOI: 10.66104/s50wfy09
Pages: 1-32

distintos,são considerados parte de uma organização social. Um inseto eussocial não pode existir fora da colônia, ou ser membro de outra colônia, a não ser aquela em que ele se desenvolveu.

Segundo Villet (1992), o termo casta só poderia ser empregado para espécies que apresentassem diferenças morfológicas entre indivíduos de mesmo sexo resultantes de padrões diferenciados de desenvolvimento, portanto, segundo essa abordagem, indivíduos morfologicamente distintos pertenceriam a castas distintas independentemente de suas funções na colônia.

Já considerando uma visão mais abrangente,O´Donnel (1998)propôs que o termo“casta” deveria ser empregado a um polifenismo reprodutivo não necessariamente refletido em diferenças morfológicas externas, sendo que os aspectos morfológicos não deveriam ser o principal critério para delimitação de castas, contudo, as castas deveriam ser determinadas durante o desenvolvimento e esse processo seria irreversível.

Há uma divisão reprodutiva de trabalho, na qual os indivíduos estéreis fazem o trabalho físico da sociedade enquanto a reprodução é incumbência dos indivíduos férteis. Existe uma sobreposição de, pelo menos, duas gerações, de forma que os pais podem ser auxiliados pelos descendentes (Ruppert et al, 2005).

Têm-se como castas principais as fêmeas reprodutoras (rainhas) que produzemnovos indivíduos, e as operárias que são responsáveis pela manutenção e conservação da colônia, podendo também haver uma casta de soldados (Ruppert et al, 2005).Algumas vezes as castas exibem modificações morfológicas bizarras, que as auxiliam a realizar tarefas especificas (Krebs, Davies, 1996).

Robinson & Vargo (1997), realizaram um estudo sobre divisão de castas e indicaram que o hormônio juvenil pode ter um efeito indireto em adultos de algumas espécies de Hymenoptera eussociais, podendo afetar a agressividade da rainha para com as operárias da colônia, impedindo o desenvolvimento de seus ovários e conseqüentemente da atividade de postura. Corroborando com o que Turillazziet al.(1982) relata, pois altas taxas de hormônio juvenil estão relacionadas com o domínio e o maior desenvolvimento ovariano das fêmeas, e segundo Röseler (1991)

REMUNOM
ISSN 2178-6925
Received: 13/01/2026 - **Accepted:** 15/03/2026
Vol: 13.03
DOI: 10.66104/s50wfy09
Pages: 1-32

as fêmeas com maior capacidade reprodutiva possuem ovários mais desenvolvidos e freqüentemente tornam-se rainhas em suas colônia.Além disso, pesquisas em formigas mostram que a manipulação de hormônio juvenil pode influenciar características fenotípicas dos indivíduos associadas à diferenciação de castas, indicando que a sensibilidade hormonal durante o desenvolvimento larval é um componente chave na plasticidade de castas sociais (Li et al., 2024).

Na ordem Hymenoptera, particularmente nas abelhas, a nutrição larval constitui um dos principais fatores envolvidos na determinação de castas. Em Apis, diferenças na quantidade e na composição do alimento fornecido pelas operárias nutrizes, especialmente da geleia real, influenciam diretamente o desenvolvimento de rainhas e operárias durante o período larval (Slater et al., 2020). Esse processo desencadeia alterações fisiológicas, endócrinas e de desenvolvimento que direcionam a expressão fenotípica das castas.Assim, as operárias resultam de um regime alimentar distinto daquele destinado às rainhas, o que repercute no tamanho corporal e no desenvolvimento do aparelho reprodutor, caracterizando a chamada determinação trófica (Camargo, 1972; Michener, 1974). Além da quantidade de alimento, a composição da dieta atua sobre vias epigenéticas e hormonais associadas à plasticidade fenotípica, reforçando que a diferenciação de castas em abelhas depende da integração entre fatores nutricionais e mecanismos regulatórios do desenvolvimento.

Além disso, estudos demonstram que a quantidade total de dieta recebida durante o desenvolvimento larval exerce influência direta na expressão fenotípica das castas, afetando características morfológicas, fisiológicas e reprodutivas.Além disso, a composição da geleia real atua na regulação de vias epigenéticas e hormonais associadas à diferenciação entre rainhas e operárias, evidenciando que a nutrição larval desencadeia processos moleculares determinantes para a plasticidade fenotípica em *Apis mellifera* (Slater et al., 2020).

De acordo com o modelo de determinação trofogênica, os ovos que originam operárias e rainhas trazem informações genéticas diferentes e sua expressão é influenciada pela quantidade de alimento ingerida pela larva (Camargo, 1973). Nesse contexto, Kerr (1973) propôs que as rainhas resultam de larvas duplo

REMUNOM
ISSN 2178-6925
Received: 13/01/2026 - **Accepted:** 15/03/2026
Vol: 13.03
DOI: 10.66104/s50wfy09
Pages: 1-32

heterozigotas, adequadamente alimentadas, enquanto que as operárias resultam de larvas homozigotas ou heterozigotas subalimentadas.

A organização da colônia pode avançar em dois sentidos principais: primeiro, pelo aumento do grau de especialização das operárias, seja em termos físicos, por meio do polimorfismo, seja em termos etários e funcionais, por meio do polietismo temporal; segundo, pela ampliação dos mecanismos de comunicação, pelos quais os membros da colônia coordenam suas atividades. Além disso, Robinson (1992) acrescenta uma terceira dimensão complementar: as diferenças individuais na especialização comportamental das operárias.

Essa variação na especialização comportamental contribui para a organização social e para a eficiência do trabalho coletivo (Wilson, 2000). De acordo com Wilson (1971), com base no grau de organização social, os insetos podem ser classificados em diferentes categorias de comportamento social (Figura 1, Tabela 2).

1. Solitário: quando o indivíduo não exibe comportamentos relacionados àagregação social, cooperação com outros indivíduos no cuidado da prole, divisão em castas estéreis e reprodutivas, entre outras. Ou seja, a fêmea constrói o ninho e oviposita sozinha, além de não apresentar contato com a prole após a oviposição.

2. Pressocial:com diversos subníveis, a saber:

2.1. Subsocial: As fêmeas adultas cuidam de suas próprias larvas por algum tempo, mas morrem assim que essas larvas atingem a maturidade. Durante o estágio de desenvolvimento larval, há alimentação progressiva das larvas pela fêmea adulta.

2.2. Parassocial: Todos os indivíduos agregados pertencem a uma mesma geração. Além disso, indivíduos de colônias parassociais geralmente apresentam atividade cooperativa e divisão de trabalho entre as fêmeas adultas. Algumas vezes mais de uma delas se reproduz no mesmo período, sendo todas potencialmente férteis(Michiner, 1974). Esse subnível é ainda dividido em:

REMUNOM
ISSN 2178-6925
Received: 13/01/2026 - **Accepted:** 15/03/2026
Vol: 13.03
DOI: 10.66104/s50wfy09
Pages: 1-32

2.2.1. Comunal: as fêmeas da mesma geração vivem em colônias sem cooperarem com os cuidados da prole, ou seja, cada uma constrói e oviposita em sua própria célula.

2.2.2. Quasissocial: as fêmeas da mesma geração usam a mesma estrutura da colônia e cooperam com os cuidados da prole. Nesse caso as fêmeas trabalham cooperativamente na construção do ninho e oviposição.

2.2.3. Semissocial: é semelhante ao grupo quasissocial, mas também apresenta divisão reprodutiva do trabalho. Algumas fêmeas são potenciais para reproduzirem-se, masnão são fecundadas, e dessa forma cuidam dos juvenis da casta reprodutora. Isso ocorre porque o número de fêmeas é maior que o número de células de oviposição.

3. Eussocial:é parecido com a semissocial, mas apresenta sobreposição de gerações com assistência à prole pelos adultos. Esse grupo é subdividido em:

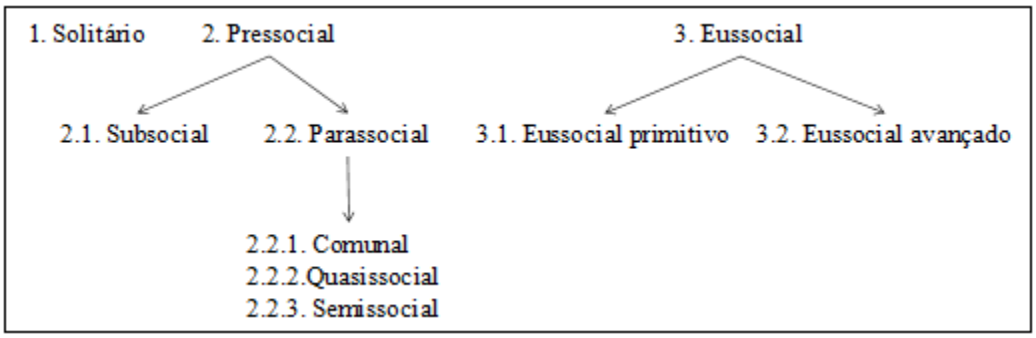
3.1. Eussocial primitivo: a dominância é feita por comportamento agressivo. As castas são indistintas morfologicamente, com exceção do tamanho corpóreo.

3.2. Eussocial avançado: há distinção morfológica entre as castas e interação feromonal, isto é, a rainha inibe o desenvolvimento dos órgãos reprodutivos das operárias por liberação de feromônio. A rainha não sobrevive sozinha e a fundaçãodo ninho ocorre por enxameagem.Resumidamente, em espécies eussociais avançado a integração é complexa e envolve uma variedade de padrões comportamentais, feromonal e adaptações fisiológicas (Michiner, 1974).

Figura 1: Níveis de organização social.

REMUNOM
ISSN 2178-6925

Received: 13/01/2026 - **Accepted:** 15/03/2026
Vol: 13.03
DOI: 10.66104/s50wfy09
Pages: 1-32



Fonte: (Wilson, 1971).

Tabela 2- Diferentes níveis de organização social dos insetos.

Nível de organização social	Construção de células de cria		Trabalho cooperativo	Casta reprodutiva	Sobreposição de gerações	Domínio do ninho
	Indivídual	Cooperativo				
Pressocial						
Subsocial	+	-	-	-	-	-
Parassocial						
Comunal	+	-	-	-	-	-
Quasisocial	-	+	+	-	-	-
Semi-social	-	+	+	+	-	-
Eussocial						
Eussocial primitivo	-	+	+	+	+	**Agressão**
Eussocial avançado	-	+	+	+	+	**Feromônio**

Fonte: (Wilson, 1971).

A colônia representa um nível de organização acima do organismo individual, com suas próprias características morfológicas, comportamentais,de organização interna e padrão da história de vida (Beshers, Feweell, 2001).

Neste trabalho,foram abordados os níveis de organização social que resultam em polimorfismo e os principais grupos de insetos eussociais que apresentam este fenômeno.Através de pesquisas na literaturaé possível entender melhor os primórdios da diferenciação e determinação de castas nos diferentes grupos de insetos sociais.

3. ABELHAS

REMUNOM
ISSN 2178-6925
Received: 13/01/2026 - **Accepted:** 15/03/2026
Vol: 13.03
DOI: 10.66104/s50wfy09
Pages: 1-32

As abelhas sociais apresentam a população feminina, em cada ninho, dividida em duas castas (operárias e rainhas) muito diferentes entre si, tanto do ponto de vista morfológico quanto fisiológico, conforme a atividade de cada uma (Campos, 1979).Segundo o autor, a rainha é responsável pela postura e ficando para as operárias todas as outras tarefas da colônia, entre elas a de nutrir a prole, a divisão de trabalho em abelhas está baseada na capacitação do indivíduo para exercer determinada tarefa. No caso das operárias é alcançada através da maturação fisiológica para seu desempenho, adquirida por etapas, com o avanço da idade, o polietismo etário, no qual as estruturas glandulares endócrinas e exócrinas desempenham importante papel. A idade das operárias em que essas glândulas se desenvolvem ou degeneram não está rigidamente estabelecida no programa inato do indivíduo. Assim, as operárias podem responder às necessidades da colônia em um dado momento, ou seja, são as variações das condições do seu meio com ajustes que levam a colônia a funcionar como um super organismo (Landim, 2000).

Os mecanismos envolvidos na diferenciação das castas apresentam certa generalidade, diferindo apenas em pormenores nas diversas espécies de abelhas(Michiner, 1974). Segundo Peng & Jay (1977), toda larva fêmea com menos de três dias de idade pode se desenvolver como operária ou rainha, dependendo da alimentação fornecida pelas abelhas nutrizes. Esta diferenciação em rainha ou operária depende dos níveis de hormônio juvenil durante o período sensitivo do desenvolvimento larval (Wilde e Beetsma, 1982). Estudos recentes reforçam que essa diferenciação está associada à regulação endócrina, especialmente aos níveis de hormônio juvenil (HJ) durante o período crítico do desenvolvimento larval, o qual atua como mediador central das vias de crescimento e diferenciação reprodutiva (Kamakura, 2018).

As abelhas melíferas organizam-se em três classes principais: as operárias, que providenciam a alimentação, a rainha que pões ovos e o zangão, que se acasala com a rainha (Storer *et al*, 1998):

REMUNOM
ISSN 2178-6925
Received: 13/01/2026 - **Accepted:** 15/03/2026
Vol: 13.03
DOI: 10.66104/s50wfy09
Pages: 1-32

Rainha

A rainha é o indivíduo central e mais relevante do ninho, sendo quase duas vezes maior que as operárias e vivendo cerca de três a seis anos, a sua única função, do ponto de vista biológico, é a postura de ovos, já que ela é a única abelha feminina com capacidade de reprodução, ela não apresenta estruturas para a coleta e manipulação de pólen, nem comportamento de forrageamento (Michiner, 1974). Nesse sentido, possuem uma língua mais curta que as operárias e poucas glândulas (Gullan e Cranstom, 2007).

Porém a rainha desempenha um importante papel do ponto de vista social: Ela é a responsável pela manutenção da harmonia e ordenação dos trabalhos da colônia, a rainha nada mais é do que uma operária que atingiu a maturidade sexual, emergindo de um ovo fecundado, e se desenvolvendo numa célula especial, diferente dos alvéolos hexagonais que formam os favos (Pereira et al, 2003).

Zangão

O zangão é o único macho da colônia, não possui ferrão e, emerge de ovos não fecundados depositados pela rainha, sua única função é a fecundação das rainhas virgens, do modo de vista morfologico, apresentam olhos compostos significativamente maiores e uma musculatura de vôo adaptada para rápida orientação e localização de rainhas virgens durante o vôo nupcial, além de características corporais distintas, como tamanho corporal maior quando comparado às operárias e asas proporcionalmente maiores (Tofilski et al., 2024). Ainda assim após a fecundação eles morrem e na falta de recursos alimentares, principalmente nos finais de florada, são mortos pelas operárias, como forma de economia (Pinho, 1998).

Operárias

REMUNOM
ISSN 2178-6925
Received: 13/01/2026 - **Accepted:** 15/03/2026
Vol: 13.03
DOI: 10.66104/s50wfy09
Pages: 1-32

A abelha operária é responsável por todo o trabalho realizado no interior da colméia.São as operárias que coletam néctar e pólen , garantindo o alimento e a água de que a colônia necessita, produzem a cera, com a qual constroem os favos, alimentam a rainha, os zangões e as larvas,são fêmeas, porém, não possuem o aparelho reprodutor desenvolvido, a larva que da origem a uma operária recebe somente mel e pólen como alimento (Pinho, 1998).Ainda sim, há diferenciação nutricional, fisiológica e comportamental das operárias, e está associada à regulação endócrina e genética que orienta o comportamento social e funções dentro da colmeia, descrito em estudos que revisam a biologia e organização social de *Apis mellifera* (Silva et al., 2016)

As pernas posteriores das operárias são adaptadas para transportar pólen e resinas, e para isso, possuem cavidades chamadas corbículas, nas quais são depositadas as cargas de pólen ou resinas para serem transportadas até o ninho, já na porção final do abdome, encontra-se o órgão de defesa das abelhas, o ferrão, que esta presente apenas nas operárias e nas rainhas, em que as farpas do ferrão são menos desenvolvidas que nas operárias e a musculatura bem desenvolvida para que a rainha não o perca após utilizá-lo (Pereira et al, 2003).

As castas de abelhas eussociais avançadas são extremamente diferentes umas das outras,não só no comportamento, na fisiologia, e usualmente no tamanho do corpo, mas também em estruturas externas, as rainhas são incapazes de sobreviver por um longo período fora da colônia, não têm comportamentos de defesa contra inimigos, e possuem ovários desenvolvidos, já as operárias apresentam comportamento de forrageamento e de defesa na presença de inimigos e seusovários geralmente são delgados e podem emalgumas circunstâncias se desenvolver, produzindo ovos tróficos que irão alimentar a rainha ou ovos que darão origem a machos (Winston, 1987)

4. FORMIGAS

REMUNOM
ISSN 2178-6925
Received: 13/01/2026 - **Accepted:** 15/03/2026
Vol: 13.03
DOI: 10.66104/s50wfy09
Pages: 1-32

Estudos recentes demonstram que, embora o polimorfismo estrutural seja um importante fator na organização do trabalho em formigas, há também significativa flexibilidade comportamental, permitindo que indivíduos desempenhem múltiplas funções conforme as necessidades da colônia, evidenciando uma interação entre fatores morfológicos, idade e regulação social (Gordon, 2019).

As formigas fêmeas se dividem em três castas: operárias, soldados e rainha, já os machos não se dividem em castas, mas podem, num sentido mais abstrato, serem considerados como uma quarta casta, são em poucas espécies que existem uma clara definição das três castas de fêmeas, em muitos casos não existem formigas soldado, por isso, na maioria das espécies, as mudanças fisiológicas e de comportamento mudam com a idade do individuo, mudanças assim representam saltos de uma casta temporal para outra, operárias jovens, primeiro desempenham tarefas dentro do ninho, como armazenar alimento e cuidar da prole, enquanto operárias mais velhas desempenham tarefas externas, como forragear(Gordon, 1996).

Muitas formigas possuem operárias monomórficas, mas outras possuem subcastas distintas chamadas de, conforme os seus tamanhos, operárias pequenas, médias ou grandes, as operárias possam ter formas claramente diferentes, com frequência há um gradiente de tamanho, nunca são aladas, mas as rainhas apresentamasas e são perdidas após o acasalamento (Gullan e Cranston, 2007). Nesse contexto,as formigas que cuidam da manutenção do formigueiro estão em transição entre o interior e o exterior, porque esse trabalho é feito em parte dentro do formigueiro, quando as formigas amontoam areia proveniente de túneis escavados, quando a areia é levada para fora do formigueiro, além disso, até as larvas podem ser consideradas uma sub-casta temporal, em muitas espécies as larvas possuem uma glândula capaz de liberar um material líquido rico em nutrientes que é muito importante na “economia” da colônia (Gordon, 2000).

O polimorfismo morfológico de operárias ocorre em vários gêneros de formigas, as castas são constituídas de operárias distinguidas por seus tamanhos e por características morfológicas específicas, que influenciam o desempenho de

REMUNOM
ISSN 2178-6925
Received: 13/01/2026 - **Accepted:** 15/03/2026
Vol: 13.03
DOI: 10.66104/s50wfy09
Pages: 1-32

diferentes tarefas (Powell & Dornhaus, 2021). Já em formigas cortadeiras, como as do gênero *Atta*, o polimorfismo é particularmente acentuado, com subcastas de operárias que variam desde indivíduos menores, geralmente associados a cuidados internos do ninho, até maiores, com funções de transporte e defesa, o que caracteriza uma complexa hierarquia funcional dentro da colônia (Valadares et al., 2022).

Diferentemente do que ocorre nas abelhas, em muitas espécies de formigas o polimorfismo entendido como existência de mais de uma forma na mesma espécie não se limita a uma diferenciação entre castas férteis (rainhas e machos) e estéreis (operárias), mas ocorre também entre estas últimas, sob duas formas: dimorfismo ocorrência de duas sub-castas de obreiras claramente diferenciadas pelo tamanho mínimas e máximas, como em *Pheidole;* e polimorfismo propriamente dito em que o tamanho das obreiras difere ao longo de um contínuo, sem limites precisos entre as sub-castas, como nos gêneros *Camponotus*, *Messor* e *Atta* (Hölldobler & Wilson, 1990).

5. VESPAS

A determinação de castas em vespas sociais é assunto relativamente pouco discutido, porém, diversos estudos destacam que dependendo do grupo a determinação acontece de maneira geral por uma das formas trófica ou comportamental, sendo que,para grupos de vespas sociais que são considerados altamente eussociais, a determinação de castas é estabelecida a partir da alimentação na fase larval, com diferenciação morfológica de casta em algumas espécies de vespas Polistinae que exibe padrão de fundação associativa (O'donnel, 1998). Nesses casos,rainhas e operárias podem ser distinguidas ainda antes da emergência do adulto,quando ocorre determinação pré-imaginal (Jeanne *et al*, 1995 e O'donnel, 1998).

Indivíduos destinados à casta operária podem receber dieta menos nutritiva, o que resulta em adultos com ovários reduzidos ou pouco desenvolvidos, caracterizando um tipo de castração nutricional (Hölldobler & Wilson, 1990).

REMUNOM
ISSN 2178-6925
Received: 13/01/2026 - **Accepted:** 15/03/2026
Vol: 13.03
DOI: 10.66104/s50wfy09
Pages: 1-32

Entretanto, os mecanismos fisiológicos e genéticos que controlam a reprogramação do desenvolvimento e levam à formação das diferentes castas ainda não são completamente compreendidos (Schwander et al., 2010). Além disso, Hunt (1991 e 1994), propõe que os termos; operárias ontogenéticas para as operárias determinadas por nutrição larval diferencial, e operárias subordinadas para as operárias determinadas por nutrição diferencial do adulto, as operárias ontogenéticas são encontradas em espécies eussociais primitivas e também nas eussociais avançadas, e destacam a importância da trofaláxis na evolução social dos vespídeos.

Dolichovespula maculata exibe uma clara determinação pré-imaginal, fato este provavelmente relacionado às diferenças na quantidade de alimento oferecido às larvas de rainhas, bem como ao tamanho das células de cria (Felippoti, 2006). Isto pode implicar em mudanças nos parâmetros de subfertilidade e acasalamento diferencial na evolução do comportamento eussocial (O'donnel, 1998).

Determinação de castas pré-imaginal, tem sido relatada em Epiponini, por meio de estudos morfométricos, apresetando padrões de dimorfismo que não podem ser explicados por crescimento alométrico, o que leva, a hipótese de reprogramação de parâmetros de crescimento ao longo do período larval (Jeanne, 1975).Nesse contexto, recentemente, experimentos com remoção de rainhas em vespas sociais neotropicais do grupo *Epiponini* demonstraram que o processo de determinação de castas pode envolver plasticidade tanto no estágio pré-imaginal quanto no imaginal, com indivíduos de espécies com determinação pré-imaginal mostrando capacidade de assumir funções reprodutivas quando a rainha é removida, evidenciando maior flexibilidade no desenvolvimento de castas do que anteriormente considerado (Chavarría-Pizarro ***et al,*** 2024).Então, para grande parte das espécies primitivamente eussociais, existe pouca ou nenhuma diferença morfológica entre fêmeas reprodutivas e estéreis. Isso sugere que a divisão reprodutiva e de trabalho nesses grupos acontece durante a fase adulta, na qual os indivíduos apresentam considerável flexibilidade no papel social que podem desenvolver na medida em que ocorre a interação com outros membros da colônia.

REMUNOM
ISSN 2178-6925
Received: 13/01/2026 - **Accepted:** 15/03/2026
Vol: 13.03
DOI: 10.66104/s50wfy09
Pages: 1-32

Estudos indicam que interações agressivas entre indivíduos adultos desempenham papel importante no estabelecimento de hierarquias de dominância em vespas sociais. Nessas interações, fêmeas subordinadas tendem a apresentar menor atividade reprodutiva e passam a desempenhar funções associadas à casta operária (Tibbetts & Reeve, 2008) Porém, essa afirmação tem sido discutida a partir de evidências fisiológicas, apresentando a possibilidade de determinação trófica em membros de Polistinae que não mostram diferenças morfológicas nos quais se pensava que tal determinação não acontecia (Kepping, 2002). Pesquisas propõe que a diferenciação de castas pré-imaginal pode de fato ocorrer, sem que apresente necessariamente diferenciação morfológica externa clara entre os adultos (O'donnel, 1998).

Diferentes hábitos alimentares de operárias e rainhas adultas podem reforçar o polimorfismo existente, e o inadequado suprimento de alimento mantém os ovários das operárias num estágio não desenvolvido, (Spradbery, 1991). Além disso, caracteres ligados à coloração corporal e ao apódema transverso indicam diferenciação pré-imaginal de castas em *Polybia emaciata* (Taverna, 2006).

As distinções entre castas estéreis e sexuais pelo tamanho dos indivíduos podem ter relação com a importância do tamanho corporal para o *fitness* das fêmeas reprodutivas mas esta diferença não é claramente perceptível em todas as espécies de vespas (Kovacs *et al*, 2010).Como na subfamília Stenogatrinae não há dimorfismo entre as fêmeas, sendo as diferenças apenas fisiológicas e comportamentais (Pardi, Picciolil, 1981 e Turillazzi, 1991). Já em Vespinae, as castas são tipicamente pronunciadas, sendo a rainha muito maior que as operárias (Spradbery, 1991).

Na família Vespidae são encontrados todos os níveis de sociabilidade desde solitário até altamente eussocial, incluindo os intermediários, denominados primitivamente sociais (Hunt, 2007). Com isso em gêneros eussociais primitivos, pode ocorrer a presença de mais de uma fêmea inseminada e com capacidade reprodutiva em uma mesma colônia, sendo a diferenciação entre reprodutivas e não

REMUNOM
ISSN 2178-6925
Received: 13/01/2026 - **Accepted:** 15/03/2026
Vol: 13.03
DOI: 10.66104/s50wfy09
Pages: 1-32

reprodutivas, flexível e complexa, dependendo de aspectos fisiológicos, comportamentais e ecológicos (Oliveira, 2007 eSilva, 2008).

Epiponini, é grupo altamente social, nota-se a presença de fêmeas intermediárias, não inseminadas com certo grau de desenvolvimento ovariano, estudos recentes têm revelado que essas fêmeas têm importante participação no controle daoligoginia cíclica (Mateus, 2005).Noll et al. (2004) e Noll & Zucchi (2002)afirmam ser possível estabelecer cinco formas de diferenciação de castas ao longo do ciclo colonial nesta tribo:

1. Em algumas espécies de vespas sociais não há diferenciação morfológica evidente entre rainhas e operárias ao longo de todo o ciclo colonial, como observado em *Chartergellus communis*, em que as castas apresentam determinação pós-imaginal, diferentemente do que ocorre em outras espécies(Shima *et al*, 1994, Jeanne, 1995 e Baio, 1998). Além disso, nessas colônias pode ser observada baixa diferenciação entre castas, a presença de diferentes tipos ovarianos e a ocorrência de fêmeas intermediárias, que mantêm potencial reprodutivo e podem eventualmente alcançar o status de rainhas(West, 1978 e Forsth, 1978).

2. Diferenças ausentes entre rainhas e operárias durante todo o ciclo colonial, sugerindo que fêmeas jovens podem desenvolver seus ovários apenas em algumas fases dociclo, fato observado em *Metapolybia aztecoides, Synoeca cyanea e Synoeca. surinamensis*, destaforma, a capacidade dessas fêmeas jovens atingirem status reprodutivo poderá se restringir aos períodos de orfandade da colônia (West, 1981).

3. Rainhas com tamanho variável na fase de pré-emergência e monomórficas na fasede produção de operárias geralmente figurando entre os maiores indivíduos da colônia. Na fase de produção de machos as rainhas são os indivíduos maiores (Noll e Zucchi, 2004). Já fêmeas intermediárias estão presentes durante todo o ciclo colonial como observado em *Protopolybiaexigua* e *Protopolybia sedula*, provavelmente devido à alta taxa de oofagia nestas colônias, desta forma

REMUNOM
ISSN 2178-6925
Received: 13/01/2026 - **Accepted:** 15/03/2026
Vol: 13.03
DOI: 10.66104/s50wfy09
Pages: 1-32

essas fêmeas assumem papel importante na circulação de energia na colônia com a produção de ovos tróficos (Baio, 1998).

4. Fêmeas intermediárias aparecem em alguma fase do ciclo colonial ocorrendo aumento nas diferenças entre as castas ao longo do ciclo colonial, similar ao observado em *Chartergus globiventris*, *Protonectarina sylveirae* e algumas espécies de *Polybia*. O desenvolvimento ovariano em outras fêmeas, que não sejam as rainhas, pode evidenciar menor dominância na colônia.

5. Diferenças morfológicas entre rainhas e operárias são evidentes durante todo o ciclo colonial, não ocorrendo fêmeas intermediárias, ou seja, as operárias não apresentam potencial reprodutivo. Isto foi observado em *Apoica* e *Agelaia,* alinhado com a definição clássica de castas e alta eussocialidade, onde rainhas diferem morfofisiologicamente das operárias.

Noda *et al.* (2003) estudando *S. cyanea*, observou diferenciação incipiente entre as castas, as fêmeas intermediárias apareceram principalmente nas colônias na fase de estabelecimento e matura apresentando ovários mais curtos que os das rainhas. As rainhas por sua vez, apresentaram os ovários mais bem desenvolvidos na fase de pré-emergência indicando alta capacidade reprodutiva nesta fase.

6. CUPINS

O polimorfismo é particularmente desenvolvido em cupins, nos quais os estágios juvenis desempenham papel importante na organização social da colônia. Nesses insetos, o desenvolvimento pode ser modulado, permitindo a diferenciação de castas com funções específicas, e indivíduos de ambos os sexos participam da estrutura social com papéis distintos (Korb & Hartfelder, 2008). As castas de cupins apresentam clara divisão de trabalho, resultando em colônias altamente organizadas e funcionalmente integradas (Korb & Hartfelder, 2008).

Os padrões de formação de castas em cupins podem ser divididos em dois tipos principais: linear e bifurcado. No padrão linear, considerado mais primitivo, ocorre uma única linha de desenvolvimento com elevada flexibilidade, a partir da qual podem surgir diferentes tipos de indivíduos. Esse padrão é geralmente

REMUNOM
ISSN 2178-6925
Received: 13/01/2026 - **Accepted:** 15/03/2026
Vol: 13.03
DOI: 10.66104/s50wfy09
Pages: 1-32

observado em espécies que não apresentam operários verdadeiros. Por outro lado, no padrão bifurcado ocorre uma diferenciação clara entre duas linhas de desenvolvimento: a linha imaginal, responsável pela formação dos indivíduos reprodutivos, e a linha estéril, que origina operários e soldados. (Noirot,1987 e Watson 1981).

Os padrões de diferenciação de castas em cupins variam entre famílias, gêneros e espécies. Essa diversidade está relacionada principalmente ao desenvolvimento pós-embrionário desses insetos, no qual o número de mudas e as trajetórias de desenvolvimento podem variar consideravelmente entre os indivíduos (Korb & Hartfelder, 2008). Além disso, o desenvolvimento das castas também pode ser influenciado por fatores como a idade da colônia e condições ambientais externas, que modulam os processos de diferenciação e plasticidade do desenvolvimento (Korb & Hartfelder, 2008).

Noscupinssuperiores (Termitidae), asdiferenças estruturais internas entreas castasaladaseápterapodeser detectado noprimeiro ínstar, mas atéanálises biométricasouexperimentalestarem disponíveisa diferenciaçãoanterior permanecerá emdúvida, evidências indicam que a diferenciação de castas pode ocorrer ainda nos primeiros ínstares e pode ser influenciada por fatores sociais e fisiológicos presentes na colônia. A influênciainibidoradealados de *Tenuirostritermes tenuirostris*emseu próprio tipotem sido atribuídoao momento da incubação e pode ocorrer ainda mais cedo (Noirot & Pasteels, 1987).

Todas as colônias de cupins contêm um par de reprodutores primários ou de primeira ordem (rainha e rei), que são antigos adultos alados de uma colônia estabelecida. Mas com a perda dos reprodutores primários, ocorrem potenciais reprodutores para substituição, indivíduos, chamados de reprodutores suplementares ou neotênicos, ficam com o desenvolvimento suspenso, seja com as asas presentes como brotos ou sem asas e são capazes de levar a frente o seu papel reprodutivo caso os reprodutores primários morram (Gullan e Cranston, 2007).Sendo assim uma colônia de cupins seria teoricamente perene, mas, parece que isto não ocorre de fato Hoje se sabe que para uma dada espécie, a

REMUNOM
ISSN 2178-6925
Received: 13/01/2026 - **Accepted:** 15/03/2026
Vol: 13.03
DOI: 10.66104/s50wfy09
Pages: 1-32

colôniaapresenta uma longevidade que não é indefinida e, mesmo encontrando-se em condições ambientais ótimas, com o passar dos anos(até décadas), a colônia pode entrar em senescência e morrer (Potenza, 2001).

A endogamia que ocorre entre uma ou maisgerações dereprodutoresde substituição(neotenicos) pode levar a uma maiorhomozigosedentro decolônias, porém, também resulta emderiva genética, gerando contrastesgenéticosentrecolônias.Este processoaumentamaafinidadede indivíduosdentro de umacolôniaem relação à populaçãocomo um todo (Pamilo, 1989). Estudos recentes sobre sistemas reprodutivos em térmitas demonstraram que a estrutura de reprodução e a ocorrência de *extended families* (colonização prolongada por descendentes do casal fundador) levam a diferentes níveis de endogamia dentro das colônias e influenciam diretamente os padrões de parentesco e a dinâmica genética das populações, reforçando a importância da afinidade genética para a manutenção da cooperação social (Aguero et al., 2021).

Entre os cupins existem diferentes formas de alimentação associadas à divisão de trabalho na colônia. Indivíduos jovens, soldados e reprodutores são incapazes de se alimentar diretamente e dependem dos operários para a obtenção de alimento, o qual é transferido por meio de trofalaxia estomodeal ou proctodeal,a alimentação estomodeal pode consistir em saliva ou alimento regurgitado e constitui a principal fonte nutricional de soldados e reprodutores,já em alguns Termitidae, a dieta dos soldados pode ser predominantemente líquida, baseada em secreções salivares. Já a alimentação proctodeal envolve a transferência de conteúdos do intestino posterior ricos em microrganismos simbiontes, fundamentais para a digestão da celulose. Esses simbiontes são transmitidos entre os indivíduos por meio desse processo, permitindo a manutenção da microbiota intestinal na colônia. Assim, a coleta e distribuição de alimento realizada pelos operários representa o principal mecanismo de circulação de energia dentro da colônia (Brune, 2014).

A coleta de alimento pelos operários, tanto para uso próprio quanto para prover as castas dependentes, é o recurso energético básico da colônia. Ela consiste de materiais celulósicos provenientes de plantas vivas ou mortas,

REMUNOM
ISSN 2178-6925
Received: 13/01/2026 - **Accepted:** 15/03/2026
Vol: 13.03
DOI: 10.66104/s50wfy09
Pages: 1-32

parcialmente ou quase que inteiramente de compostas. O recurso alimentar e sua subseqüente decomposição têm muitas implicações de longo alcance nas relações entre cupins e solos, tanto por suas atividades alimentares quanto pela transformação do alimento por meio da digestão (Lee, 1971).

6.1. TIPOS DE CASTAS

Wilson (1971), relata que a classificação das castas de cupins atingiu relativa estabilidade na literatura nas últimastrêsdécadas,e de acordo com o autor poder ser divididas em:

Larva (ninfa áptera) Um indivíduo imaturo sem qualquer traço de tecas alares ou características de soldado; O número dos estágios larvais varia entre as espécies e (nos cupins inferiores) em ambientes diferentes.

Ninfa (ninfa braquíptera). Indivíduos derivados do estágio larval que apresenta tecas alares e gônadas dilatadas e que são capazes de se desenvolver em reprodutores funcionais com mais uma muda. No decorrer das mudas subseqüentes, as tecas alares se desenvolvem de uma maneira regular, e os olhos tornam-se diferenciados;

Operários Nos cupins superiores (Termitidae) são caracterizados pela ausência completa de asas e conseqüente redução do pterotórax. Olhos compostos e ocelo são ausentes ou muito reduzidos, o aparelho genital é rudimentar, a cabeça é arredondada e mais volumosa que nas outras castas "não-soldados", a musculatura da mandíbula é fortemente desenvolvida, e o trato digestivo é excepcionalmente extenso, ocupando a maior porção da cavidade abdominal. Glândulas de muda estão sempre presentes, e em alguns casos os operários são capazes de se transformar em um individuo de outra casta. Nos insetos inferiores há geralmente uma casta de falsos operários, sendo que as funções dos operários são preenchidas por ninfas e pseudergates. Uma aparente exceçãoocorre em *Reticulitermes lucifugus*que contêm uma casta operária o qual é idêntica aos pseudergates exceto pelo seu mesonoto, que é mais estreito que o pronoto.

REMUNOM
ISSN 2178-6925
Received: 13/01/2026 - **Accepted:** 15/03/2026
Vol: 13.03
DOI: 10.66104/s50wfy09
Pages: 1-32

Atualmente, a distinção entre a casta operária verdadeira e a casta falsa parece ser arbitrária(Buchli, 1958).

Soldados. Uma forma com características morfológicas especializadas para defesa, com mandíbulas grandes, cabeça utilizada como rolha, ou glândulas hipertrofiadas capazes de descarregar grandes quantidades de secreções defensivas. Geralmente a cabeça é fortemente pigmentada e esclerotizada,(Figura 5). Um pré-soldado é um estágio intermediário de desenvolvimento entre a larva, pseudergate, ou ninfa. O pré-soldado é incapaz de exercer sua função de defesa (Wilson, 1971). Podem ser monomóficos, dimórficos ou trimórficos e dependendo da espécie podem se diferenciar a partir de larvas, operários, pseudergatesou ninfas, sempre passando pelo estágio de pré-soldado (Thorne, 1996).

Imago ou **reprodutores primários**. Fundadores da colônia, rainha ou macho (rei).

Em grande parte dos cupins inferiores ocorre uma pequena ou nenhuma dilatação do abdome das rainhas, ao passo que em Termitidae elas sofrem uma extraordinária fisiogástria, no qual o abdome distende-se de 500 a mil vezes do seu tamanho original (Gullan e Cranston, 2007).

Pseudergate. Essa casta ocorre somente nos cupins inferiores e é composta por indivíduos que regrediram do estágio ninfal por meio da redução ou eliminação de mudas, ou então foram derivados de larvas por meio da fase estacionária, sem diferenciação nas mudas.

Ao contrário das operárias verdadeiras dos cupins superiores,os pseudergates são plásticos em termos de desenvolvimento e conservam a capacidade de se diferenciar em outra castas por meio de muda (Gullan e Cranston, 2007).

Adultóide reprodutivo. Encontrado somente nos cupins superiores.É um imago, estreitamente semelhante ou idêntico morfologicamente ao reprodutor primário. Surge no ninho depois do desaparecimento do reprodutor primário pertencente ao mesmo sexo. Pode ser um imago já presente, que apenas assume

REMUNOM
ISSN 2178-6925
Received: 13/01/2026 - **Accepted:** 15/03/2026
Vol: 13.03
DOI: 10.66104/s50wfy09
Pages: 1-32

um papel comportamental, ou uma ninfa criada para o estágio imago em aparente resposta à ausência do indivíduo primário.

Ninfóide reprodutivo. Machos ou fêmeas suplementares derivados de uma ninfa e com retenção das tecas alares.

Ergatóidereprodutivo. Machos ou fêmeas suplementares sem evidência de tecas alares, geralmente com forma larval e com alguma pigmentação no seu exoesqueleto.

A colônia é numericamente dominada por operárias e soldados de ambos os sexos.As operárias não especializadas são fracamente pigmentadas e pouco esclerotizadas, originando o nome popular de “formigas brancas”. Já os soldados, atuam na defesa, possuem cabeças distintas fortemente esclerotizadas, com grandes mandíbulas ou um prolongamento anterior (ou Tromba) por meio do qual uma secreção viscosa de defesa é expelida.Em algumas espécies, podem ocorrer duas classes de soldados, a maior e a menor (Gullan e Cranston, 2007).

CONCLUSÃO

De modo geral, a análise dos diferentes grupos de insetos sociais demonstra que o polimorfismo de castas representa um dos principais mecanismos responsáveis pela complexidade de organização dessas sociedades. Essas variações demonstram que o polimorfismo não é um processo único ou uniforme entre os insetos sociais, mas sim o resultado de diferentes estratégias evolutivas que convergem para um mesmo princípio funcional: a divisão eficiente do trabalho dentro da colônia. Dessa forma, a diferenciação de castas contribui diretamente para a estabilidade, eficiência ecológica e sucesso evolutivo desses organismos, permitindo que as colônias funcionem como sistemas altamente integrados e adaptáveis às condições ambientais.

Apesar dessas diferenças estruturais, ambos os grupos compartilham características fundamentais da eusocialidade, como o cuidado cooperativo da prole, a sobreposição de gerações e a divisão reprodutiva do trabalho. Dessa forma, Hymenoptera e Isoptera representam exemplos de evolução convergente de

REMUNOM
ISSN 2178-6925

Received: 13/01/2026 - **Accepted:** 15/03/2026
Vol: 13.03
DOI: 10.66104/s50wfy09
Pages: 1-32

sociedades altamente organizadas, nas quais o polimorfismo de castas desempenha papel central na manutenção e eficiência das colônias.

Em síntese, o polimorfismo intraespecífico das castas constitui um elemento central da organização e do sucesso ecológico e evolutivo dos insetos sociais, ao favorecer a divisão eficiente do trabalho, a integração funcional da colônia e sua capacidade de resposta às pressões ambientais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGUERO, C. M.; EYER, P.-A.; MARTIN, J. S.; BULMER, M. S.; VARGO, E. L. Natural variation in colony inbreeding does not influence susceptibility to a fungal pathogen in a termite. **Ecology and Evolution**, v. 11, n. 7, p. 3072–3083, 2021.

BAIO, M. V. **Diferenciação de castas e aspectos relacionados ao ciclo colonial de *Protopolybia sedula* de Saussure 1854 (Hymenoptera: Vespidae)**. 1998. 100 f. Dissertação (Mestrado em Entomologia) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 1998.

BAIO, M. V.; NOLL, F. B.; ZUCCHI, R.; SIMÕES, D. Non allometric differences in *Agelais vicina* (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini). **Sociobiology**, v. 32, n. 33, p. 465-476, 1998.

BESHERS, S. N.; FEWELL, J. H. Models of division of labor in insect societies. **Annual Review of Entomology**, v. 46, p. 413-430, 2001.

BOURKE, A. F. G. Colony size, social complexity and reproductive conflict in social insects. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 12, n. 2, p. 245-250, 1999.

BRUNE, A. Digestão simbiótica de lignocelulose em intestinos de cupins. **Nature Reviews Microbiology**, v. 12, n. 3, p. 168-180, 2014.

BUCHLI, H. R. L'origine des castes et les potentialités ontogéniques des termites européens du genre *Reticulitermes* Holmgren. **Annales des Sciences Naturelles, Zoologie**, v. 11, p. 267-429, 1958.

CAMARGO, C. A. **Aspectos da reprodução dos apídeos sociais**. 1973. 63 f. Dissertação (Mestrado) – Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 1973.

REMUNOM
ISSN 2178-6925

Received: 13/01/2026 - **Accepted:** 15/03/2026
Vol: 13.03
DOI: 10.66104/s50wfy09
Pages: 1-32

CAMARGO, C. A. Determinação de castas em *Scaptotrigona postiça* Latreille (Hymenoptera, Apidae). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 32, p. 133-138, 1972.

CAMPOS, L. A. O. Determinação do sexo nas abelhas. Papel do hormônio juvenil na diferenciação das castas na subfamília Meliponinae (Hymenoptera, Apidae). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 39, p. 965-971, 1979.

CHAVARRÍA-PIZARRO, L.; CHAVARRÍA-PIZARRO, T.; NOLL, F. B. Experimental queen removal stimulates caste flexibility of females in Neotropical social wasps (Vespidae Polistinae Epiponini). **Ethology Ecology and Evolution**, v. 36, n. 5, p. 503-515, 2024.

CRUZ-LANDIM, C. Ovarian development in meliponinae bees (Hymenoptera: Apidae): the effect of queen presence and food on worker ovary development and egg production. **Genetics and Molecular Biology**, v. 23, p. 83-88, 2000.

CRUZ-LANDIM, C.; SILVA DE MORAES, R. L. **Morte celular programada em abelhas como uma forma de redirecionar a morfologia e a fisiologia adaptativa**. Rio Claro: Editora e Tipografia Costa, 2000. 48 p.

DADE, H. A. **Anatomy and dissection of the honeybee**. Oxford: International Bee Research Association, 1994. 158 p.

FELIPPOTTI, G. T. **Estudos morfométricos sobre a diferenciação de castas em *Dolichovespula maculata* (Hymenoptera: Vespidae: Vespinae) e *Protopolybia chartegoides* (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae)**. 2006. Dissertação (Mestrado) – Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2006.

FORSYTH, A. **Studies on behavioral ecology of polygynous wasps**. 1978. 226 f. Thesis (Doctoral) – Harvard University, Cambridge, 1978.

GORDON, D. M. **Ants at Work**: how an insect society is organized. New York: Free Press, 2000.

GORDON, D. M. The organization of work in social insect colonies. **Nature**, v. 380, p. 121-124, 1996.

GORDON, D. M. The ecology of collective behavior in ants. *Annual Review of Entomology*, Palo Alto, v. 64, p. 35-50, 2019.

GRASSÉ, P. P. Ordre des Isoptères ou termites. *In*: GRASSÉ, P. P. (ed.). **Traité de zoologie**. Paris: Masson, 1949. v. 9, p. 408-544.

GULLAN, P. J.; CRANSTON, P. S. **Os insetos**: um resumo de entomologia. 3. ed. São Paulo: Roca, 2007. cap. 12, p. 275-279.

REMUNOM
ISSN 2178-6925

Received: 13/01/2026 - **Accepted:** 15/03/2026
Vol: 13.03
DOI: 10.66104/s50wfy09
Pages: 1-32

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O.The Ants. Cambridge: Harvard University Press, 1990.

HUNT, James H**.The Evolution of Social Wasps**. Oxford University Press, 2007.

HUNT, J. H. Nourishment and social evolution in wasps sensu lato. *In*: HUNT, J. H.; NALEPA, C. A. (ed.). **Nourishment and evolution in insect societies**. San Francisco: Westview Press, 1994. cap. 7, p. 211-244.

HUNT, J. H. Nourishment and the evolution of the social Vespidae. *In*: ROSS, K. G.; MATTHEWS, R. W. (ed.). **The Social Biology of Wasps**. Ithaca: Cornell Univ. Press, 1991. cap. 12, p. 426-450.

HUNT, J. H.; SCHMIDT, D. K.; MULLEY, S. S.; WILLIAMS, M. A. Caste dimorphism in *Epipona guerini* (Hymenoptera, Vespidae): Further evidence for larval determination. **Journal of the Kansas Entomological Society**, v. 69, n. 4, p. 362-369, 1996.

JEANNE, R. L. The adaptativeness of social wasp nest architecture. **The Quarterly Review of Biology**, v. 50, p. 67-287, 1975.

JEANNE, R. L.; GRAF, C. A.; YANDELL, B. S. Non-size-based morphological castes in a social insect. **Naturwissenschaften**, v. 82, p. 296-298, 1995.

KAMAKURA, Masaki. Royalactin induces queen differentiation in honeybees. *Current Biology*, v. 28, n. 6, p. R231–R232, 2018.

KEEPING, M. G. Reproductive and worker caste in the primitively eusocial wasp *Belonogaster petiolata* (DeGeer) (Hymenoptera, Vespidae): Evidence for preimaginal differentiation. **Journal of Insect Physiology**, v. 48, n. 9, p. 867-879, 2002.

KERR, W. E. Genética e biologia das abelhas. **Ciência e Cultura**, v. 25, p. 927-934, 1973.

KORB, J; HARTFELDER, K. Life history and development – a framework for understanding developmental plasticity in lower termites. **Biological Reviews**, Cambridge, v. 83, n. 3, p. 295–313, 2008.

KOVACS, J. L.; HOFFMAN, E. A.; MARRINER, S. M.; GOODISMAN, M. A. D. Detecting selection on morphological traits in social insect castes: the case of the social wasp *Vespula maculifrons*. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 101, p. 93-102, 2010.

REMUNOM
ISSN 2178-6925

Received: 13/01/2026 - **Accepted:** 15/03/2026
Vol: 13.03
DOI: 10.66104/s50wfy09
Pages: 1-32

KOVACS, J. L.; HOFFMAN, E. A.; MARRINER, S. M.; REKAU, J. A.; GOODISMAN, M. A. Environmental and genetic influences on queen and worker body size in the social wasp *Vespula maculifrons*. **Insectes Sociaux**, v. 57, p. 53-65, 2010.

KREBS, J. R.; DAVIES, N. B. **Introdução à Ecologia Comportamental**. 4. ed. São Paulo: Atheneu, 1996. p. 261.

LEE, K. E.; WOOD, T. G. **Termites and soils**. London: Academic Press, 1971.

LI, Y.; YIN, L.; GUO, R.; DU, Y.; WANG, B.; LIU, L.; LI, Z.; LIU, W.; ZHANG, G.; AN, S.; YIN, X.; SU, L. Juvenile hormone involved in the defensive behaviors of soldiers in termite *Reticulitermes aculabialis*. **Insects**, v. 15, n. 2, p. 130, 2024.

MATEUS, S. **Análise dos comportamentos envolvidos na organização social e no processo de enxameio de *Parachartergus fraternus* (Hymenoptera, Polistinae, Epiponini)**. 2005. 143 f. Tese (Doutorado em Entomologia) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2005.

MILLER, E. M. Caste differentiation in the lower termites. *In*: KRISHNA, K.; WEESNER, F. M. (ed.). **Biology of Termites**. New York: Academic Press, 1969. v. 1, p. 283-310.

MURAKAMI, A. S. N.; SHIMA, S. N. Nutritional and social hierarchy establishment of the primitively eusocial wasp *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini) and related aspects. **Sociobiology**, v. 48, n. 1, p. 183-207, 2006.

NODA, S. C. M.; SHIMA, S. N.; NOLL, F. B. Morphological and physiological caste differences in *Synoeca cyanea* (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini) according to the ontogenetic development of the colonies. **Sociobiology**, v. 41, p. 547-570, 2003.

NOIROT, C. Formation of castes in the higher termites. *In*: KRISHNA, K.; WEESNER, F. M. (ed.). **Biology of Termites**. New York: Academic Press, 1969. v. 1, p. 311-350.

NOIROT, C.; PASTEELS, J. M. Ontogenetic development and evolution of the worker caste in termites. **Experientia**, p. 851-952, 1987.

NOLL, F. B.; WENZEL, J. W.; ZUCCHI, R. Evolution of castes in neotropical swarm founding wasps (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini). **American Museum Novitates**, v. 3467, p. 1-12, 2004.

REMUNOM
ISSN 2178-6925

Received: 13/01/2026 - **Accepted:** 15/03/2026
Vol: 13.03
DOI: 10.66104/s50wfy09
Pages: 1-32

NOLL, F. B.; ZUCCHI, R. Caste and influence of colony cycle in swarm-founding Polistinae wasps (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini). **Insectes Sociaux**, v. 48, p. 1-13, 2002.

NOLL, F. B.; ZUCCHI, R. Increasing caste differences related to life cycle progression in some neotropical swarm-founding polygynic wasps (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini). **Ethology Ecology & Evolution**, v. 12, n. 1, p. 43-65, 2000.

O'DONNELL, S.; BULOVA, S. J.; DELEON, S. C. Caste determination and phenotypic plasticity in social insects: mechanisms and evolutionary consequences. **Current Opinion in Insect Science**, v. 39, p. 1–7, 2020.

O'DONNELL, S. Reproductive caste determination in social wasps (Hymenoptera, Vespidae). **Annual Review of Entomology**, v. 43, p. 323-346, 1998.

OLIVEIRA, V. C. **Diferenciação etológica e morfofisiológica das castas de *Mischocyttarus (Monogynoecus) montei* Zikàn, 1949 (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini), com especial referência à regulação social das colônias**. 2007. 165 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2007.

OSTER, G.; WILSON, E. O. **Caste and Ecology in the Social Insects**. Princeton: Princeton Univ. Press, 1978.

PAMILO, P. Estimating relatedness in social groups. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 4, p. 353-355, 1989.

PARDI, L.; PICCIOLI, M. T. M. Studies on the biology of *Belonogaster* (Hymenoptera: Vespidae). On caste differences on *Belonogaster griseus* (Fab.) and the position of this genus among social wasps. **Monitore Zoologico Italiano**, v. 16, n. 9, p. 131-146, 1981.

PENG, Y. S. C.; JAY, S. C. Larval rearing by worker honey bees lacking their mandibular glands. Rearing by small numbers of worker bees. **The Canadian Entomologist**, v. 109, p. 75-80, 1977.

PEREIRA, F. M.; LOPES, M. T. R.; CAMARGO, R. C. R.; VILELA, S. L. O. **Sistema de Produção de Mel**. Teresina: Embrapa Meio-Norte, 2003.

PINHO, F. R. **Apicultura**: criação de abelhas. 2. ed. Cuiabá: SEBRAE, 1998. 85 p.

POTENZA, M. R. **Pragas e doenças em plantas ornamentais**. São Paulo: Instituto Biológico, 2001. p. 70-80.

REMUNOM
ISSN 2178-6925

Received: 13/01/2026 - **Accepted:** 15/03/2026
Vol: 13.03
DOI: 10.66104/s50wfy09
Pages: 1-32

POWELL, S.; DORNHAUS, A. When division of labor is not enough: ecological constraints and the evolution of worker polymorphism. **Behavioral Ecology**, v. 32, n. 2, p. 233–242, 2021.

ROBINSON, G. E. Regulation of Division of Labor in Insect Societies. **Annual Review of Entomology**, v. 37, p. 637–665, 1992.

ROBINSON, G. E.; VARGO, E. L. Juvenile hormone in adult eusocial Hymenoptera: gonadotropin and behavioral pacemaker. **Archives of Insect Biochemistry and Physiology**, p. 559-583, 1997.

RÖSELER, P. F. Reproductive competition during colony establishment. *In*: ROSS, K. G.; MATTHEWS, R. W. (ed.). **The social biology of wasps**. Ithaca: Comstock Publishing Associates, 1991. p. 309-335.

RUPPERT, E. E.; FOX, R. S.; BARNES, R. D. **Zoologia dos Invertebrados**: uma abordagem funcional-evolutiva. 7. ed. São Paulo: Roca, 2005. cap. 21, p. 868-877.

SCHWANDER, T; LO, N; BEEKMAN, M; OLDROYD, B. P.; KELLER, L.Nature versus nurture in social insect caste differentiation. **Trends in Ecology & Evolution,** v. 25, n. 5, p. 275–282, 2010.

SHIMA, S. M.; YAMANE, S.; ZUCCHI, R. Morphological caste differences in some neotropical swarm-founding Polistinae wasps I. *Apoica flavissima* (Hymenoptera, Vespidae). **Japanese Journal of Entomology**, v. 64, n. 1, p. 811-822, 1994.

SILVA, I. M. **Diferenciação etológica e morfofisiológica das castas de *Mischocyttarus cerberus styx* (Richards 1940) (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini), com especial referência à dinâmica do estabelecimento da hierarquia social**. 2008. 94 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2008.

SILVA, R. A. NÓBREGA, M. M. DOMINGOS, A. T. S. **Biologia das abelhas Apis mellifera**: uma revisão. *Acta Ápica Brasilica*, v. 4, n. 2, p. 08–12, 2016

SLATER, G. P.; YOCUM, G. D.; BOWSHER, J. H.. Diet quantity influences caste determination in honeybees (*Apis mellifera*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 287, p. 20200614, 2020.

SPRADBERY, J. P. Evolution of queen number and queen control. *In*: ROSS, K. G.; MATTHEWS, R. W. (ed.). **The Social Biology of Wasps**. Ithaca: Cornell Univ. Press, 1991. p. 191-231.

SPRADBERY, J. P. **Wasps**: an account of the biology and natural history of solitary and social wasps. London: Sidgwick & Jackson, 1973. 408 p.

REMUNOM
ISSN 2178-6925

Received: 13/01/2026 - **Accepted:** 15/03/2026
Vol: 13.03
DOI: 10.66104/s50wfy09
Pages: 1-32

STORER, T. I.; USINGER, R. I.; STEBBINS, R. C.; NYBAKKEN, J. W. **Zoologia Geral**. São Paulo: Nacional, 1998. cap. 5, p. 504-545.

TAVERNA, L. G. **Estudos morfométricos sobre as diferenças entre as castas na vespa social neotropical, *Polybia emaciata* (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini)**. 2006. Dissertação (Mestrado em Entomologia) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2006.

THORNE, B. L. Termite terminology. **Sociobiology**, v. 28, p. 253-263, 1996.

TIBBETTS, Elizabeth A.; REEVE, Hudson K. Two experimental tests of the relationship between group stability and aggressive conflict. *Naturwissenschaften*, Berlin, v. 95, n. 4, p. 383–389, 2008.

TOFILSKI, A; KAUR, H; ŁOPUCH, S. Size and shape differences in fore wings of honey bee (*Apis mellifera*) queens, workers and drones. *Journal of Apicultural Science*, v. 68, n. 1, 2024.

TURILLAZZI, S. The Stenogastrinae. *In*: ROSS, K. G.; MATTHEWS, R. W. (ed.). **The Social Biology of Wasps**. Ithaca: Cornell Univ. Press, 1991. p. 74-98.

TURILLAZZI, S.; PICCIOLI, M. T. M.; HERVATIN, L.; PARDI, L. Reproductive capacity of single foundresses and associated foundress females of *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera: Vespidae). **Monitore Zoologico Italiano**, v. 13, p. 129-141, 1982.

VALADARES, Luiz; RIBEIRO, Paulo L.; FORTI, Luiz Carlos; CAMARGO, Ricardo da Silva; RODRIGUES, Mariane A.; COSTA, Alexandre N. Small workers are more persistent fighters than soldiers in the highly polymorphic leaf-cutting ant (*Atta* spp.). *Animal Behaviour*, v. 187, p. 1-10, 2022.

VILLET, M. H. Definitions of “caste” in social insects. **Ethology Ecology & Evolution**, v. 4, p. 213-224, 1992.

WATSON, J. A. L.; SEWELL, J. J. The origin and evolution of castes systems in termites. **Sociobiology**, v. 6, p. 101–111, 1981.

WEESNER, F. M. **The biology of *Tenuirostritermes tenuirostris* (Desneux)**. Berkeley: University of California Press, 1953. (University of California Publications in Zoology, v. 57, p. 251-302).

WEST-EBERHARD, M. J. Intragroup selection and the evolution of insects societies. *In*: ALEXANDER, R. D.; TINKLE, D. W. (ed.). **Natural selection and social behavior**. New York: Chiron Press, 1981. p. 3-17.

REMUNOM
ISSN 2178-6925

Received: 13/01/2026 - **Accepted:** 15/03/2026
Vol: 13.03
DOI: 10.66104/s50wfy09
Pages: 1-32

WEST-EBERHARD, M. J. Polygyny and the evolution of social behavior in wasps. **Journal of the Kansas Entomological Society**, v. 51, p. 832-856, 1978.

WEST-EBERHARD, M. J. Temporary queens in *Metapolybia* wasps: non-reproductive helpers without altruism? **Science**, v. 200, p. 441-443, 1978.

WHEELER, W. N. **The ants**: their structure, development and behavior. New York: Columbia Univ. Press, 1910.

WILDE, J.; BEETSMA, J. The physiology of caste development in social insects. **Advances in Insect Physiology**, v. 16, p. 167-246, 1982.

WILSON, E. O. **Sociobiology**: the new synthesis. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press, 2000.

WILSON, E. O. **The insect societies**. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press, 1971. p. 104-119.

WILSON, E. O. The origin and evolution of polymorphism in ants. **The Quarterly Review of Biology**, v. 28, p. 136-156, 1953.

WINSTON, M. L. **The Biology of the Honey Bee**. Cambridge: Harvard University Press, 1987.