



**Biologia e Comportamento de Comunidades de Vespas
Escavadoras (Hymenoptera: Aculeata)**

Rogério Parentoni Martins

Orientador Prof. Dr. Thomas Michael Lewinsohn

Esta tese faz parte dos requisitos necessários
para a obtenção do título de Doutor em Ciências
Biológicas (Ecologia) pela Universidade Estadual
de Campinas (UNICAMP).

*Este trabalho
compõe a
defesa final de lib
de Rogério Parentoni Martins
aprovada pela comissão
Julgadora
Campinas, 21/1/91*

1991

20/11/91

*TH
Miguel Petrucio*

M366b

13496/BC

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

Agradecimentos:

Aos meus dois orientadores e excelentes amigos, Prof. Dr. Miguel Petrere Jr. e Prof. Dr. Thomas Michael Lewinsohn. É um privilégio desfrutar da amizade e do convívio cultural destes sérios e competentes profissionais da Ecologia.

Os professores Drs. Arício Xavier Linhares, Carlos Roberto F. Brandão, João Vasconcellos-Neto e Nivar Gobbi, membros de minha pré-banca, leram atentamente e criticaram o manuscrito. O resultado de seu trabalho está refletido no aperfeiçoamento da qualidade do texto.

Os colegas professores Eugênia Carvalho do Amaral, Geraldo Wilson A. Fernandes e Sérgio Túlio Pires do Amarante aceitaram a incumbência de ler o primeiro e terrível rascunho. Suas críticas ajudaram a transformá-lo em um texto mais elaborado.

Algumas vezes, durante o transcurso do trabalho de campo, tive o prazer da companhia de vários colegas, que fotografaram e discutiram comigo aspectos do comportamento de vespas escavadoras: Fernando Antônio Frieiro-Costa, Frederico Santos Lopes, Hércio Ribeiro Pimenta, Marcos Eduardo Coutinho e Ricardo Ferreira Monteiro.

O Professor Paulo De Marco Jr., através de seu contubérnio com os "softs" da vida, participou do "sufoco" final, resolvendo problemas da diagramação e impressão do original.

O prof. Jairo Rueda e o técnico de laboratório de solos Francisco Manuel Garcia Barrera (Faco) do Dep. de Geologia Aplicada da Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita, Campus de Rio Claro, foram os responsáveis pelas análises texturais do solo.

A Sra. Esmeralda Z. Borghi desenhou as figuras que constam desta tese.

Os seguintes pesquisadores identificaram vespas, suas presas, seus parasitas, cleptoparasitas e plantas: Prof. Sérgio Túlio Pires do Amarante do MZUSP, São Paulo e

Prof. Abraão Willink diretor do Instituto de Entomologia Miguel Lillo, Tucuman, Argentina identificaram os Sphecidae; Dra. Maria Virginia de Colomo Corrêa do Instituto Miguel Lillo identificou os Pompilidae dos gêneros Poecilopompilus e Tachypompilus e Dr. Bráulio E. S. Dias do IBGE-Brasília Poecilopompilus e Pepsis; Prof. Dr. Pe. Jesus Moure do Dep. de Zoologia da Universidade Federal do Paraná, Curitiba identificou Eumenidae e Meliponinae; Prof. Dr. Alejo Mesa do Dep. de Genética da Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita, Campus Rio Claro identificou os Orthoptera; Profa. Dra. Jocélia Grazia Vieira da Fundação Zoobotânica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul identificou os Hemiptera; Prof. Dr. Olaf Mielke do Dep. Zoologia da Universidade Federal do Paraná, Curitiba identificou os Hesperidae e Prof. Dr. Keith Brown Jr. do Dep. de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas os demais Lepidoptera; Prof. Dr. Herbert Levi do Harvard Museum of Comparative Zoology, USA identificou as aranhas Heteropodidae, Ctenidae, Araneus e Parawixia; Prof. Dr. João Vasconcellos-Neto do Dep. de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas, Phoneutria nigriventer, Nephila clavipes e Licosidae e a Profa. Isabela Rinaldi do Dep. de Zoologia da Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita, Thomisidae. O Prof. Dr. Hermógenes de Freitas Leitão-Filho, do Dep. de Morfologia e Sistemática Vegetais da Universidade Estadual de Campinas, identificou as plantas. Os demais insetos foram identificados pelo autor.

O prof. Dr. Ademir José Petenate do Dep. de Estatística do Instituto de Matemática e Ciências da Computação assessorou-me no tratamento dos dados.

O Diretor do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade federal de Minas Gerais, Prof. Dr. Tomás Aroldo Mota Santos que, no desempenho de suas funções acadêmicas e administrativas, agiu com bom senso e boa vontade ajudando-me principalmente no período final de redação do trabalho.

Agradeço à Capes-PICD pela concessão da bolsa de

estudos e ao CNPq pela concessão de um auxílio de Pesquisa.

Meu treinamento faz parte do Segundo Plano Quinquenal de Capacitação Docente do Dep. de Biologia Geral da Universidade Federal de Minas Gerais, em Belo Horizonte.

Finalmente, minha esposa Carmen e meus filhos Carolina, Clarisse, Guilherme e Bernardo relevaram inúmeras vezes meus acessos mal-humorados, oferecendo-me o conforto de seu carinho.

Resumo

Comunidades de vespas escavadoras tropicais apresentam várias características em comum com as das comunidades temperadas. Diferentes espécies frequentemente se agregam em "manchas" de nidificação em solos arenosos, desprovidos de vegetação e completamente expostos à luz solar. A sucessão nessas manchas pode ter um padrão previsível, devido à tendência das espécies em nidificar nos mesmos microhabitats onde nasceram e à sincronização fenológica com as suas presas. Há também uma tendência de especialização em microhabitats e em presas o que pode facilitar a coexistência das espécies e ser importante em estruturar estas comunidades. Embora grande parte das espécies estudadas tenha uma ampla distribuição geográfica, suas ocorrências locais tendem a ser restritas. Isto porque a riqueza de espécies e composição de comunidades locais são influenciadas pelo grau de especialização em microhabitats e presas. A composição e diversidade de espécies de parasitas e cleptoparasitas é diferente em comunidades tropicais e temperadas. Comunidades temperadas parecem mais ricas em parasitas do que as tropicais. Portanto, caso parasitas sejam importantes na estruturação de comunidades, seu papel será localmente diferenciado. As fenologias e atividades diárias das espécies são influenciadas pelos padrões locais

de temperatura. Há uma sazonalidade evidente nas comunidades porém, algumas espécies que coocorrem no tempo e espaço, além de serem especialistas em presas e microhabitats de nidificação, pertencem geralmente a gêneros distintos. Entretanto, basear-se apenas na especialização e em dados de ocorrência sintópica de espécies congênicas, pode não ser suficiente para atribuir à exclusão competitiva, como geralmente é feito, o papel principal na estruturação de comunidades de vespas escavadoras. As comunidades não são diferenciadas por grande parte dos atributos comportamentais investigados, devido à ampla convergência da maior parte destes atributos entre as diferentes espécies coexistentes.

Índice

Introdução	1
Material e Métodos	5
Uso da terminologia e categorias de comportamento	5
Áreas de estudo	9
Procedimento	15
Resultados	17
1. Características físicas das localidades	17
2. Manchas de nidificação e agregações	18
3. Ocorrências das espécies	23
4. Atributos biológicos	28
a. Horários de atividades, fenologia e voltinismo	28
b. Ocorrência de parasitas e cleptoparasitas	36
c. Arquitetura externa, interna e distribuição dos ninhos	36
5. Atributos comportamentais	38
a. Uso de microhabitats de nidificação	38
b. Locais de forrageamento e uso de presas	43
c. Paralisação e transporte da presa	46
d. Sequência escavação / caça	48
e. Provisão dos ninhos	49
f. Posição da presa e do ovo na cela	53
g. Fechamento dos ninhos	54
h. Defesa contra inimigos naturais	55
i. Comportamento territorial e cópula	56
Discussão	62
1. Características físicas	62
2. Manchas e agregações de nidificação	64
3. Ocorrências das espécies	69
4. Atributos biológicos	73
a. Horários de atividade, fenologia e voltinismo	73
b. Ocorrência de cleptoparasitas e parasitas	76

c. Arquitetura externa e interna e distribuição dos ninhos no espaço	78
5. Atributos comportamentais	79
a. Uso de microhabitats de nidificação	79
b. Locais de forrageamento e uso de presas	80
c. Paralisação e transporte de presas	83
d. Sequência de escavação / caça	85
e. Provisão dos ninhos	86
f. Posição da presa e do ovo na cela	89
g. Fechamento dos ninhos	91
h. Defesa contra inimigos naturais	92
i. Comportamento territorial e cópula	93
Conclusões	96
Conclusões finais	99
Bibliografia	100
Apêndices	110

**Biologia e Comportamento de Comunidades de Vespas
Escavadoras (Hymenoptera, Aculeata).**

Introdução :

O comportamento de predadores tem influência na estrutura de comunidades, afetando a diversidade e composição de espécies em todos os níveis tróficos (Zaret & Paine 1973). Existem dados mostrando que o comportamento de predadores interfere na estrutura de comunidades de presas (Mann 1985). Zwolfer (1979) demonstra o papel do comportamento alimentar de insetos herbívoros na estruturação de suas comunidades. Entretanto, poucos estudos consideram a influência do comportamento de insetos predadores na estrutura de suas comunidades. Uma exceção é Holldobler (1987) que discute a importância do comportamento territorial na estruturação de comunidades de formigas e Evans (1970) que considera a estrutura de comunidades de vespas escavadoras como coleções de comportamentos coadaptados. Não obstante a discussão de Evans (1970) sobre o papel desempenhado pela competição interespecífica e do parasitismo na promoção da coexistência de espécies, esta perspectiva não tem sido considerada pelos esfecólogos. Estes pesquisadores, em sua grande maioria, parecem preocupados mais com a descrição de comportamentos do que com padrões de interações entre espécies.

As hipóteses sobre a evolução de características comportamentais em vespas escavadoras baseiam-se, primariamente, em estudos na região temperada do hemisfério norte (e.g. Evans e Matthews 1974). Numerosas espécies de regiões tropicais e subtropicais apresentam comportamento de nidificação, uso de presas e outros atributos comportamentais muito afins às suas aparentadas da região temperada (Evans e Matthews 1974). Porém, comunidades tropicais podem exibir padrões de diversidade de espécies e de habitats distintos de regiões temperadas (Dobzhansky

1950; MacArthur 1969). Estas diferenças implicariam em maiores oportunidades adaptativas nos trópicos, influenciando possivelmente na evolução de tipos diferentes de comportamentos.

Devido a um grande número de espécies que coexiste em uma dada comunidade é difícil estudar o seu comportamento de modo detalhado e simultâneo. Holldobler (1987) por exemplo, acha impossível examinar as interações de cada uma das espécies com as demais, considerando por isso necessário fragmentar a estrutura da comunidade em unidades menores. No caso de vespas escavadoras isto é especialmente verdadeiro pois, muitas famílias têm espécies que convergem na estratégia de uso do solo para nidificação. Como não é possível estudar o comportamento de vespas em amostras de comunidades obtidas, por exemplo, através de armadilhas de Malaise, torna-se necessário estudar diretamente no campo, pequenos conjuntos de espécies coexistentes. Deste modo, talvez seja possível demonstrar a existência de estrutura e os processos que organizam estas comunidades.

Espécies de vespas que escavam o solo para nidificar pertencem às superfamílias Vespoidea (Eumenidae, Massaridae, Pompilidae) e Sphecoidea (Sphecidae) (Evans 1966a). Este estudo refere-se apenas a Pompilidae e Sphecidae. As famílias Eumenidae e Massaridae contêm poucas espécies que escavam o solo para nidificar e não foram observadas durante este estudo.

Espécies de Pompilidae e Sphecidae predam aranhas e insetos (Evans 1966a). Fêmeas de várias gerações podem nidificar por vários anos em um mesmo local (Rau e Rau 1918; Janvier 1956; Evans 1966a, 1970, 1974) e o ninho é o ponto focal do comportamento reprodutivo (Eickworth 1981). Estas características facilitam a observação do comportamento. Porém, como Wheeler salienta no prefácio do livro de Rau e Rau (1918):

"...the finding of the insects and their nests is a matter of chance and frequently only glimpses of the

a matter of chance and frequently only glimpses of the behavior are obtainable so that the whole cycle of behavior was to be pieced together from fragmentary observations and often requires labor of several observers extending over many seasons". Assim é necessário um esforço considerável na obtenção de dados comparativos sobre o comportamento de espécies de uma comunidade.

Por estas dificuldades, dentre outras, estudos sobre comunidades de vespas escavadoras tropicais são virtualmente inexistentes e comparações de comportamento foram feitas no máximo com espécies congênicas, de uma tribo ou subfamília (e.g. Genise 1980, 1982a e b; Evans 1966b).

Iwata (1976) classificou os padrões de comportamento mostrando que, em geral, os Pompilidae diferem dos Sphecidae em importantes características comportamentais principalmente uso e transporte de presas e estratégias de nidificação. Evans (1966b) salienta que, das quase 1000 espécies de Nyssoninae (Sphecidae), apenas 5% foram estudadas no campo em algum detalhe, a maioria em regiões temperadas, e para apenas outros 10% há dados parciais de presas ou escavações de um único ninho. Este trabalho mostra, claramente, que existem lacunas importantes sobre o conhecimento do comportamento de espécies tropicais, a serem preenchidas, antes que se consiga obter, se houver, algum padrão consistente da evolução do comportamento nesta subfamília. Este raciocínio pode também ser válido para os demais Sphecidae.

O mesmo acontece com os Pompilidae. Evans (1953) situando os estudos de comportamento da família com relação a outros grupos de animais, admite a existência de muitas falhas no conhecimento etológico, o que também dificulta uma abordagem comparativa consistente. De modo semelhante aos Sphecidae, aspectos do comportamento dos Pompilidae tropicais são muito pouco conhecidos.

O conhecimento taxonômico de vespas escavadoras

neotropicais também é insuficiente para subsidiar estudos de comunidades. Não há coleções de referência que representem segmentos consideráveis da distribuição das espécies. Para os Sphecidae, a revisão de Bohart e Menke (1976) sobre os gêneros do mundo já é um bom ponto de partida. Para os Pompilidae existem apenas poucas revisões recentes de gêneros em áreas geográficas restritas, tais como *Tachypompilus* (Colomo de Corrêa 1987) e *Entypus* (Alsina 1981) da Argentina, ou somente indicações de grande riqueza de espécies neotropicais, como por exemplo para o gênero *Pepsis* (295 espécies no Brasil e 129 na Argentina) em uma revisão das 15 espécies neárticas (Hurd 1952).

Por último, a especialização trófica e em microhabitats de nidificação podem ser aspectos importantes da ecologia de comunidades edáficas de Hymenoptera. Holldobler (1987) analisa o comportamento territorial de espécies de formigas especializadas sugerindo que a compreensão sobre a competição interespecífica é importante para entender a organização de suas comunidades. Evans (1970) demonstra como o comportamento especializado de nidificação e uso de presas permite a coexistência de espécies de vespas escavadoras. Porém, ele não conseguiu generalizar os dados obtidos por ter estudado uma única comunidade.

Os objetivos dessa tese foram: 1) Verificar se comunidades de vespas escavadoras de diferentes localidades nos trópicos são estruturadas através de conjuntos semelhantes de características biológicas e comportamentais; 2) Compará-las com comunidades de regiões temperadas para verificar a existência ou não de padrões comuns, e 3) Discutir a universalidade dos processos considerados importantes na organização destas comunidades.

Material e Métodos:

Uso da terminologia e categorias de comportamento

O termo **escavador** é normalmente utilizado para designar espécies da família Sphecidae (digger wasps). Os Pompilidae são conhecidos como (spider wasps). O uso do vocábulo escavador, neste estudo, designa espécies de Pompilidae e Sphecidae que escavam o solo para construir os ninhos.

Comunidade, no presente contexto, é utilizado na mesma acepção de Evans (1970), como um conjunto de comportamentos coadaptados.

Localidade é sinônimo de região. Em cada localidade foram alocadas **áreas** que compreendem trechos de 500 m de estradas não pavimentadas, ladeadas por barrancos e contendo algum tipo de vegetação. Em cada área existem **Habitats** de nidificação incluindo um conjunto de **microhabitats** que são cada um dos pontos específicos de nidificação. As categorias de microhabitat são : Topo de barranco; meio de barranco; base de barranco; superfície do leito compactado de estrada; leito de trilhas; bancos de areia pura em canto de estrada; entre gramíneas no canto de estrada ou trilha; cortes artificiais, feitos a enxada, em leito de estrada; paredes de vala de erosão pluvial em canto de estrada ou trilha; clareiras resultantes de desmatamento; paredes de buraco de tatu; dentro de saueiros; no interior de cupinzeiro quebrado e abandonado; em cavidades de raízes expostas no barranco, sob o folhço no interior de sub-bosque. Arbitrariamente, considero espécies **flexíveis** as que nidificam em três ou mais categorias de microhabitat em uma mesma localidade.

Determinei os horários de atividades agrupando o número cumulativo de espécies observadas em atividades nas horas mais quentes e nas horas mais frias dos dias. As

horas mais quentes dos dias foram os intervalos de dez às 14 horas e as horas mais frias de oito às dez e de 16 às 20 horas.

Fenologia significa a ocorrência mensal de cada espécie em cada localidade. Determinei a fenologia das espécies através do registro de suas presenças nos meses de observações. As categorias que usei na determinação do padrão fenológico foram : espécies **anualmente abundantes** são as que ocorrem na maioria dos meses em todos os anos de observação. Espécies **sazonalmente abundantes** são as que ocorrem em alguns meses dos anos. **Sazonalmente raras** são as que ocorrem em apenas um mês dos anos de observação. **Voltinismo** designa o número de gerações anuais de cada espécie. **Univoltinas** são as espécies que apresentam apenas uma geração anual e **multivoltinas** as que apresentam mais de uma geração anualmente. Os padrões de voltinismo foram determinados indiretamente através da fenologia das espécies, ou seja uma espécie com uma única ocorrência mensal é considerada univoltina, ao passo que outra que ocorre ao longo do ano é considerada multivoltina.

Parasitas são as espécies de Diptera e Mutilidae cujas larvas consomem as larvas das vespas escavadoras no interior dos ninhos. **Cleptoparasitas** são as espécies de insetos que roubam as presas capturadas pelas vespas escavadoras ou que ovipõem no interior do ninho, onde suas larvas consomem as presas armazenadas.

Arquitetura externa refere-se à aparência exterior do ninho. **Sulco concêntrico** à entrada do ninho resulta da escavação realizada pela vespa, que utiliza a terra para fechar o ninho. **Nível do solo** é quando a abertura do ninho situa-se no mesmo nível da superfície do solo e **montículo** quando a abertura situa-se no cume de um pequeno monte de terra, acumulado na superfície do solo, como resultado do processo de escavação. **Arquitetura interna** refere-se à profundidade do ninho e ao número de celas: **Unicelular** até 10 cm., **Unicelular** de 10 a 40 cm., e **Profundo** com mais de 40

cm. A Cela é, em geral, o limite inferior do ninho onde a presa é armazenada e a larva da vespa se desenvolve.

Ninho **isolado** é um único ninho construído por uma fêmea de determinada espécie em um microhabitat. Ninhos **agrupados** referem-se a mais de um ninho construídos por uma mesma fêmea ou por outra fêmea da mesma espécie, situados a uma distância de 15 cm ou menos entre si, em um mesmo microhabitat. **Manchas de nidificação** compreendem conjuntos de diferentes espécies que nidificam em um mesmo habitat e é sinônimo de **agregações interespecíficas**. **Agregações intraespecíficas** referem-se às espécies que constroem ninhos agrupados.

Locais de forrageamento são os diversos locais da vegetação de cada área, por exemplo folhíço ou flores, onde as fêmeas das vespas escavadoras caçam as suas presas.

Monófagas são as espécies de vespas que utilizam presas de apenas uma família de insetos ou aranhas; **Oligófagas** são as que utilizam duas famílias, e **polífagas** as que utilizam várias famílias de presas.

As vespas paralisam suas presas **parcialmente** quando estas são capazes de se recobrem da paralisia e se movimentarem. **Paralisação total** é quando as presas, uma vez paralisadas, não mais recobram seus movimentos.

A designação das modalidades de transporte das presas segue a terminologia de Evans (1962). A modalidade **pedal I** ocorre nas espécies que transportam as presas em vôo apenas pelas pernas medianas. Outras espécies transportam insetos em vôo seguros pelas antenas, com as mandíbulas. Outras arrastam as aranhas de marcha-a-ré seguras por uma das pernas, com as mandíbulas, e algumas arrastam a presa caminhando para frente, segurando-a pelas antenas com as mandíbulas.

As vespas empregam dois tipos inversos de **seqüência comportamental de escavação / caça**. Existem espécies que caçam primeiro e em seguida escavam o ninho, e espécies que primeiro constroem o ninho para em seguida

caçar. As vespas podem usar as **mandíbulas** ou **pernas anteriores** para escavar o solo. A designação dos comportamentos de escavação segue a terminologia de Olberg (1959) citado em Evans (1966a). As espécies da categoria "**raker**", raspam o solo com movimentos rápidos das patas anteriores, lançando as partículas desagregadas por debaixo do corpo. As espécies da categoria "**pusher**", empurram para o exterior a terra escavada, com o auxílio do **pigídio** que é o último segmento abdominal. As espécies da categoria "**puller**", carregam com as mandíbulas porções de terra ou pedregulhos escavados, depositando-os a várias distâncias do ninho e finalmente na categoria "**carrier**" estão as espécies que retiram a terra escavada depositando-a a uma distância do ninho, tanto andando quanto através de vôos curtos.

Os ninhos são provisionados de três modos: com **uma única presa**; de modo **massal**, várias presas são simultaneamente armazenadas e o ovo é depositado sobre a última, e **progressivamente**, várias presas são levadas ao ninho durante o desenvolvimento larval. As entradas dos ninhos podem ser mantidas **abertas** ou **fechadas** durante o provisionamento

As diferentes formas de acesso ao ninho com a presa são: a fêmea cava sem soltar a presa, entra no ninho depositando-a na luz da cavidade, próximo à entrada, e em seguida puxa a presa com as mandíbulas, colocando-a na cela. Outras espécies também cavam sem soltar a presa, mas entram direto sem depositá-la na abertura do ninho. Nos ninhos que permanecem abertos durante o provisionamento, a fêmea chega voando e entra diretamente com a presa. Finalmente, no último modo, a fêmea já tendo caçado a presa, deixa-a sobre um substrato enquanto cava e após o ninho pronto, carrega-a para a entrada, entra no ninho, puxando-a com as mandíbulas para o seu interior.

As posições da presa dentro dos ninhos são as seguintes: O corpo da presa é colocado **lateralmente** no interior da cela; de modo **dorso-ventral** ou com o ventre voltado para cima, **ventre-dorsal**. São diversas as posições

do ovo dentro do ninho: **lateralmente no abdome da presa, na articulação da coxa, na parte ventral do tórax e na cela vazia.**

Há três modos de fechar o ninho após completado o provisionamento: **socar a terra com o abdome, obliterar a entrada do ninho com pedriscos e lançar terra com as patas anteriores** preenchendo a luz do ninho.

Os dois padrões básicos de defesa contra inimigos naturais são **verificação da presa depositada em um substrato e ataque a formigas.**

Areas de Estudo:

Estudei três localidades do estado de São Paulo: Horto Florestal Navarro de Andrade, Rio Claro, doravante tratado como Horto; Condomínio Jardim Botânico, Sousas, Campinas, tratado no texto como Sousas, e Serra do Japi, Jundiaí, tratado como Japi (Figura 1).

Os critérios de seleção das localidades estudadas foram existência de barrancos em estradas não pavimentadas, solos arenosos e vegetação próxima aos locais de nidificação.

Solos arenosos de barrancos e estradas não pavimentadas constituem habitats de nidificação para vespas escavadoras e a existência de vegetação próximo a estes locais garante provisões de presas.

Construí os climatogramas das Figuras 2, 3 e 4 de acordo com Walter (1971). Os dados climáticos para Japi e Sousas foram fornecidos pelo Instituto Agrônomo de Campinas e do Horto pela administração local.

O Horto Florestal Navarro de Andrade situa-se em região originalmente coberta por cerrados é constituído por várias espécies de Eucalyptus e alguns talhões de Pinnus eliottii recortados por trilhas e estradas. A composição de espécies e densidade de plantas no sub-bosque é heterogênea e devem refletir o manejo periódico realizado desde a

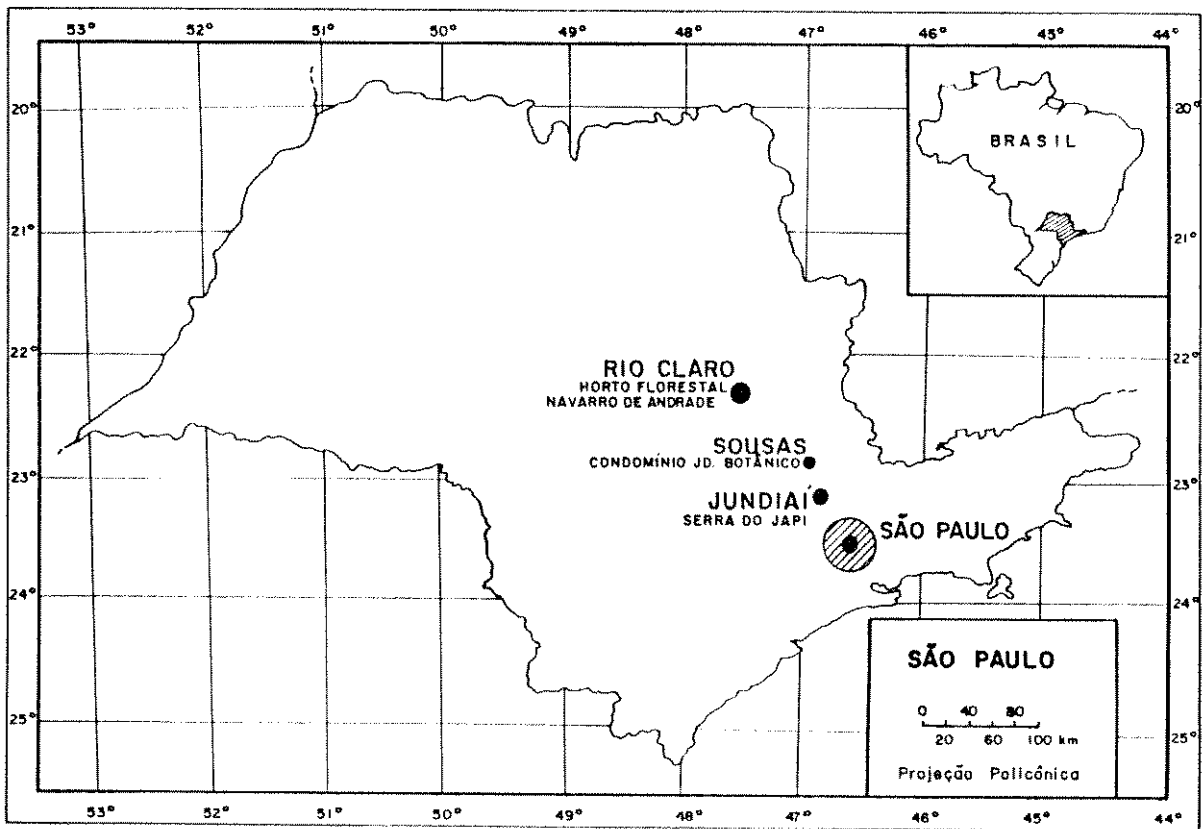


Figura 1 : Mapa do Estado de São Paulo com a localização das regiões estudadas.
(Modificado de: Brasil por Estados. Abril Cultural, São Paulo, 1976)

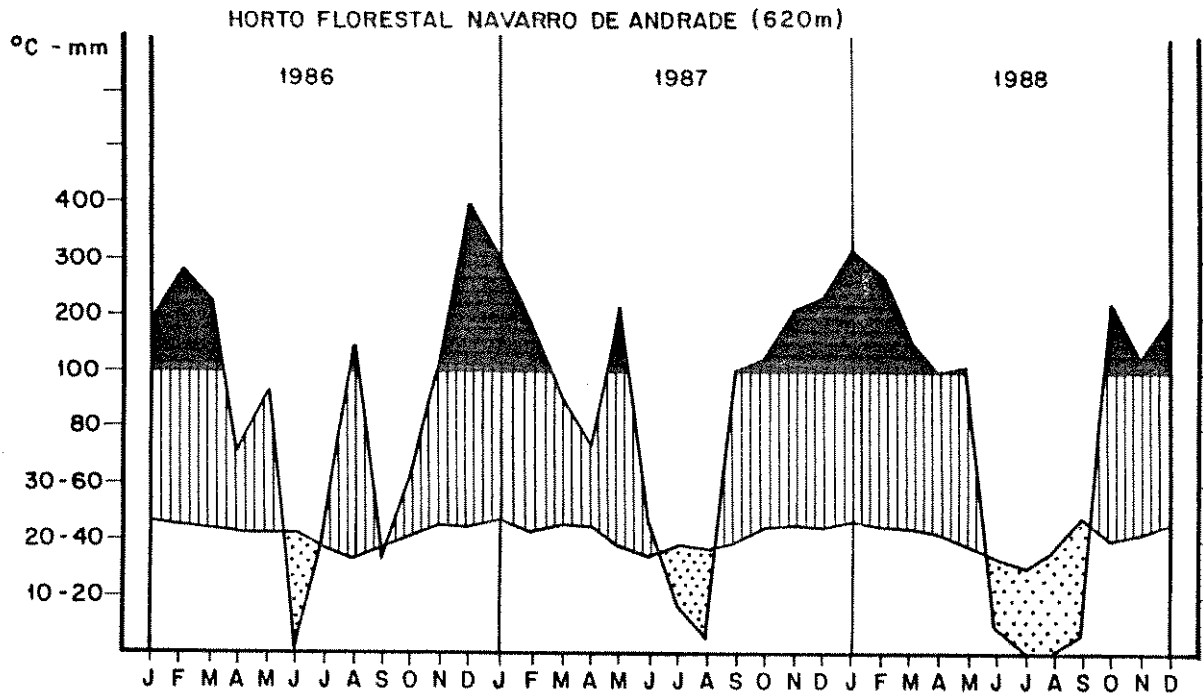


Figura 2 : Climatograma para o Horto Florestal Navarro de Andrade, Rio Claro, SP.

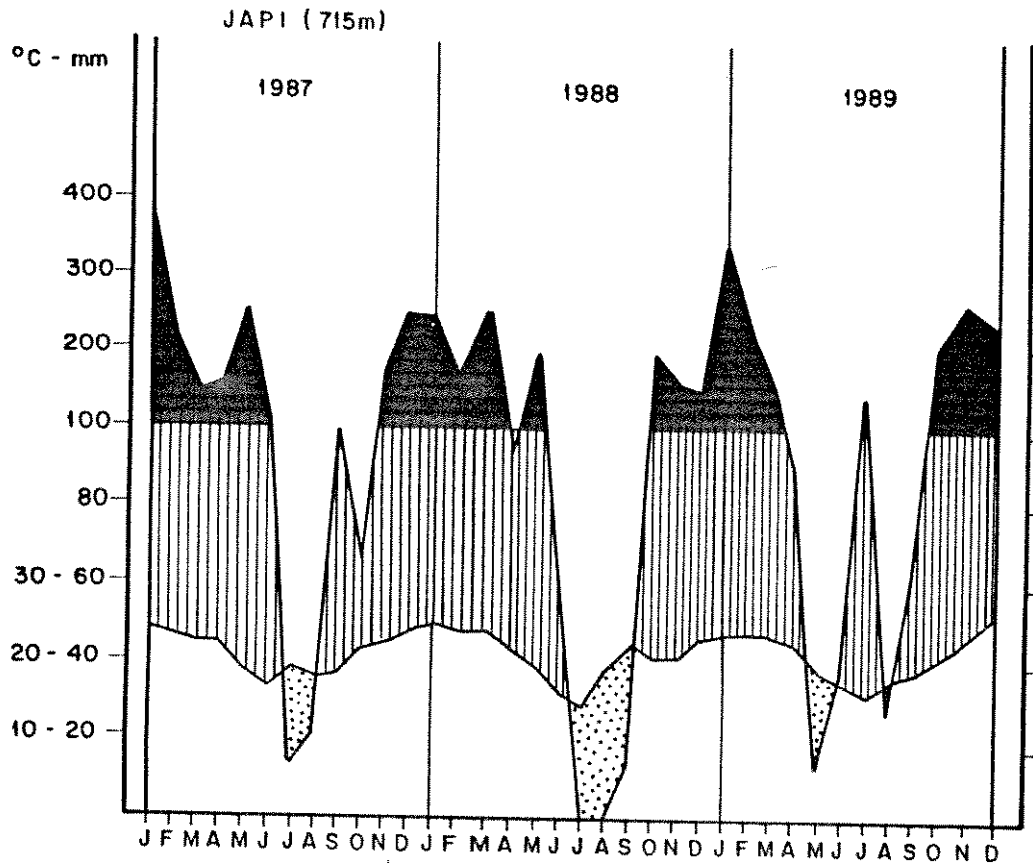


Figura 3: Climatograma para a Serra do Japi, Município de Jundiá, SP.

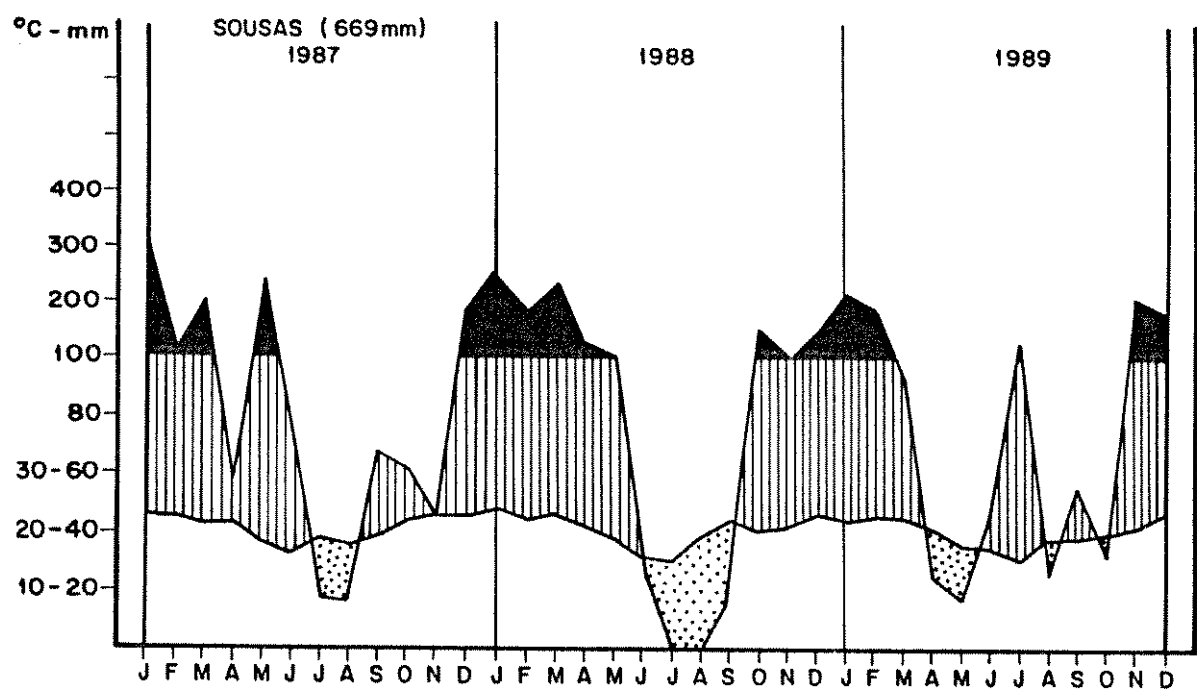


Figura 4: Climatograma para Sousas, Município de Campinas, SP.

introdução das espécies de *Eucalyptus*, à partir da década de 20. O clima local apresenta uma estação seca com temperaturas mais baixas no inverno e uma estação chuvosa com temperaturas mais elevadas no verão (Figura 2).

O Condomínio Jardim Botânico em Sousas, situado também em região originariamente de cerrado, é uma área residencial, com um loteamento em grande parte incompleto por ocasião do estudo. Além de uma pequena mata secundária, no restante da área, transformada em pastos, persiste uma vegetação arbustiva rala predominada por *Baccharis dracunculifolia* (Asteraceae). O clima local segue o mesmo padrão exibido para o Horto, com uma estação seca e temperaturas mais baixas no inverno e chuvosa com temperaturas mais elevadas no verão (Figura 3).

A porção estudada da Serra do Japi faz parte de uma área de preservação ambiental sob a responsabilidade da Prefeitura Municipal de Jundiá. A Serra do Japi é uma das pouquíssimas áreas de Floresta Atlântica interior ainda existentes no estado de São Paulo (Rodrigues 1986). A vegetação responde a um gradiente altitudinal, modificando a composição e reduzindo o porte das espécies nas áreas mais elevadas (Rodrigues 1986). A maior parte das observações foi realizada ao longo de uma estrada entre, 1100 a 1200 m. de altitude, em um destes gradientes altitudinais, seco e ensolarado, e provavelmente mais frio no inverno do que a estação meteorológica, situada em altitude de 715 m, onde foram obtidos os dados climáticos. No Japi, há uma estação seca e fria quando a temperatura média mensal fica abaixo de 20 graus de maio até setembro, como é mostrado na figura 4. O padrão climático do Japi é ligeiramente diferente do Horto e mais semelhante a Sousas. Contudo, é bom enfatizar que no Japi, o estudo foi realizado cerca de 500 m. de altitude acima da estação climatológica, onde obviamente as temperaturas médias mensais no inverno devem ser significativamente inferiores às obtidas.

Observei também trilhas no interior da mata do

Japi. Estas trilhas são geralmente sombreadas pela vegetação marginal e úmidas devido aos numerosos riachos que entrecortam a montanha. Porém, existem alguns locais de confluência de trilhas onde solo é desprovido de vegetação e exposto à luz direta do sol, constituindo habitats de nidificação para várias espécies.

Procedimento:

Em cada uma das localidades, delimitiei três áreas de estudo de 500 m lineares cada, distantes entre si no mínimo por meio quilômetro, para realização de observações sistemáticas durante 1988. Nestas áreas foram amostrados barrancos, cantos e leitos das estradas para análise textural do solo, classificadas no triângulo textural de acordo com método descrito em Lemos e Santos (1982). Além das primeiras observações no Horto durante o ano de 1987, realizei ainda observações complementares em 1988, 1989 e 1990 no Japi e em Sousas. Realizei também observações esporádicas em outras localidades dos estados de Minas Gerais e São Paulo.

Dispendi 1285 horas de observações de campo distribuídas para cada localidade conforme a tabela 1.

Tabela 1: Horas anuais de observações nas três localidades.

Localidades	Anos				Totais
	1987	1988	1989	1990	
Horto	400	210	60	10	680
Japi	10	210	100	20	340
Sousas	--	210	50	5	265
Totais	410	630	210	35	1285

Percorri estradas e trilhas em cada área, geralmente das oito às 17 horas, anotando dados sobre o ambiente físico, atributos biológicos e comportamentais de cada espécie, que foram devidamente categorizados e definidos no início dessa seção. As características do ambiente físico, biológicas e comportamentais constituem uma matriz de dados comparativos para as comunidades das três localidades.

As características físicas do ambiente anotadas são: textura e exposição direta do solo à luz solar, capacidade de drenagem, inclinação do terreno e estrutura da vegetação.

Os atributos biológicos escolhidos são: 1. Horários de atividade, fenologia e voltinismo; 2. Ocorrência de parasitos e cleptoparasitos; 3. Arquitetura externa e interna, e distribuição de ninhos no espaço.

Os atributos comportamentais escolhidos são: 1. Uso de microhabitats preferenciais de nidificação; 2. Locais selecionados para forrageamento e uso de presas; 3. Modo de paralisação e transporte das presas; 4. Sequência escavação / caça empregada; 5. Modo de provisionamento; 6. Forma de colocação e posição da presa no ninho e do ovo na presa; 7. Maneira de fechamento dos ninhos; 8. Tipos de defesa contra inimigos naturais; 9. Existência de comportamento territorial e tipos de cópula.

Coletei exemplares de vespas, suas presas, parasitos e cleptoparasitos para uma coleção de referência. Parte desse material será depositada no Museu de Zoologia da USP, Museu de História Natural da UNICAMP e doada para a coleção do Dep. de Zoologia da Universidade Federal de Minas Gerais. Em 1988 e 1989 marquei o tórax de machos e fêmeas de *Editha magnifica* com esmalte coralite de várias cores para diferenciar comportamentos individuais de territorialidade e de construção de ninhos. Isto ocorreu apenas para esta espécie que nidifica agregadamente e é de grande porte. Para o restante das espécies foi impossível

marcar individualmente devido ao grande número delas incluído neste estudo.

Resultados

Coletei 125 espécies em 34 gêneros. Entretanto as observações biológicas e comportamentais só foram disponíveis para apenas 51 das 125 espécies, porque o restante ocorreu raramente e só foi registrado através de coletas. As espécies serão referidas no texto de acordo com a identificação taxonômica e algumas vezes, em situações especiais, pelo código alfabético de quatro letras (Apêndice 1). Obtive 155 espécies de presas relacionadas no (Apêndice 2).

1. Características físicas das localidades

Não há grandes diferenças entre localidades, áreas e mesmo entre microhabitats quanto à textura do solo. Os solos apresentam porcentagens de areia acima de 80%, classificados nas classes texturais arenoso (A), arenoso-franco (AF) e franco-arenoso (FA) (Tabela 2).

Tabela 2 : Classificação textural das amostras de solo*.

	Horto			Japi			Sousas			
	BAR	CAN	EST	BAR	CAN	EST	BAR	CAN	EST	
	1	A	A	A	AF	A	A	AF	A	A
Areas	2	AF	AF	A	A	-	A	FA	AF	AF
	3	A	A	AF	AF	A	A	AF	-	A

* BAR = Barranco; CAN = Canto; EST = Estrada

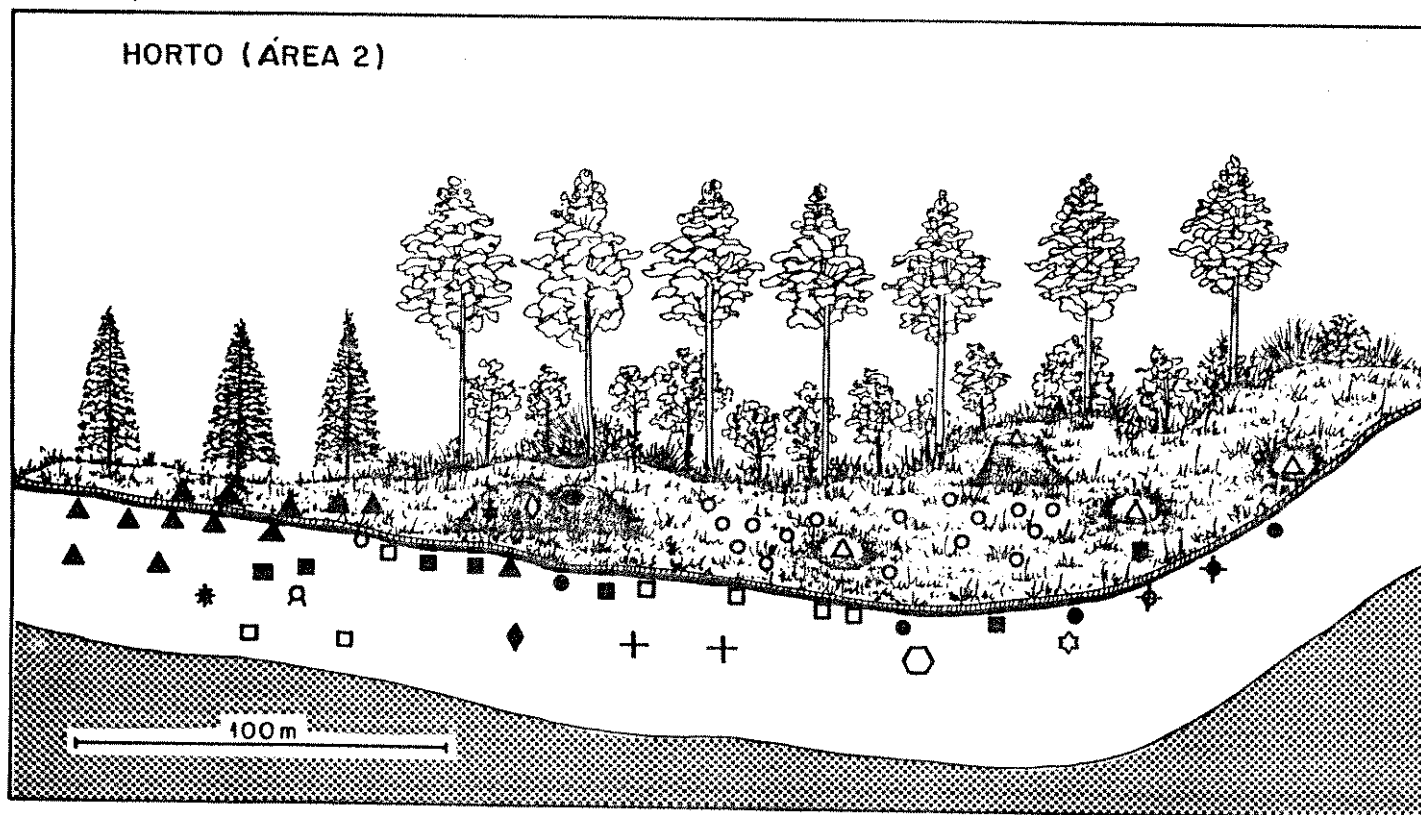
Encontrei os ninhos de vespas escavadoras em barrancos, estradas e trilhas desprovidos de vegetação e completamente expostos à luz solar (Figuras 5, 6, 7 e 8). Os solos têm boa capacidade de drenagem e a inclinação dos terrenos em torno de 30 graus proporcionam um rápido escoamento da água pluvial.

A estrutura da vegetação é diferente para as três regiões. O Horto apresenta um sub-bosque de *Eucalyptus* pouco denso; o Japi é uma mata com o sub-bosque denso e Sousas é um pastagem com arbustos esparsos.

2. Manchas e agregações de nidificação

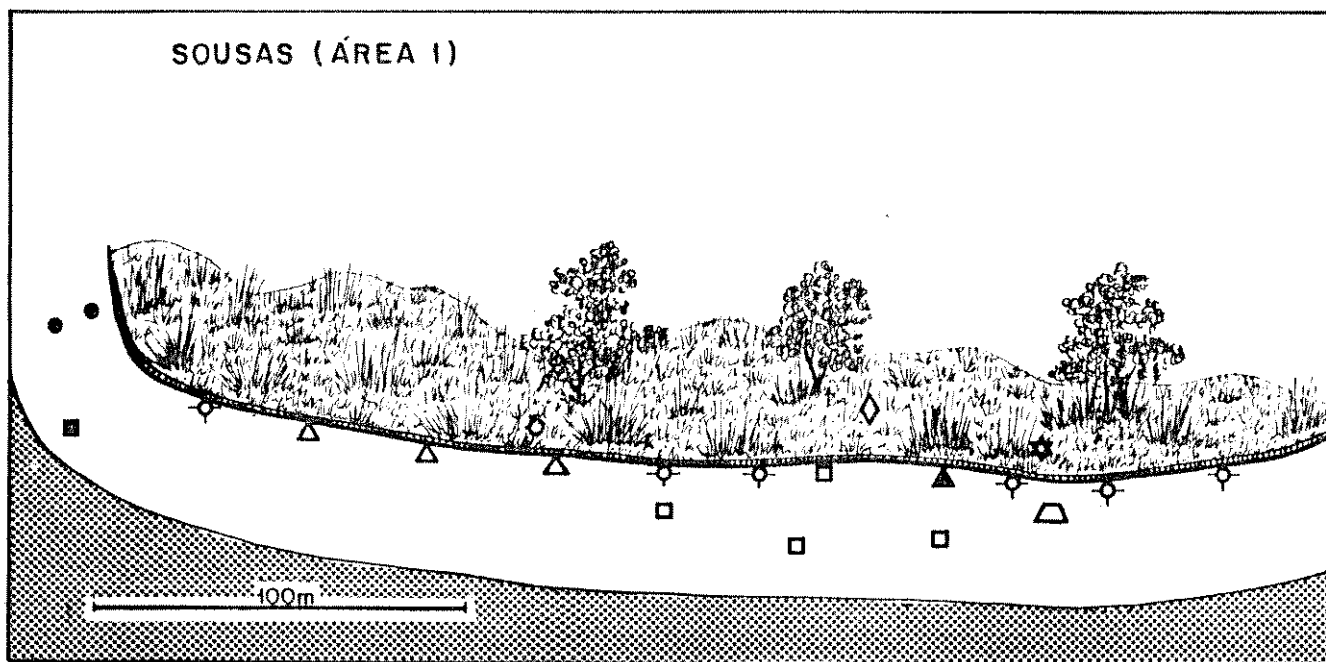
Uma característica comum às comunidades é a nidificação conjunta de diferentes espécies, algumas filopátricas (permanecem por várias gerações reproduzindo-se no mesmo microhabitat), que denomino manchas de nidificação. Estas manchas ocorrem na área dois do Horto (Figura 5); na área um, em Sousas (Figura 6); na área dois no Japi (Figuras 7) e em duas confluências de três trilhas, representada pela mancha um, no Japi (Figura 8). A sucessão de espécies é previsível na área dois do Horto e na mancha um, no Japi. Na área dois do Horto, em primeiro lugar, aparece *Editha magnifica* no início de janeiro e em seguida surgem *Ammophila* sp.2, *Anoplius amethystinus*, *Poecilopompilus* a. *fervidus*, *Tachypompilus xanthopterus*, *Trachypus elongatus*, *Anoplius* (*Aracnophroctonus*) sp. e *Rubrica nasuta* (Figura 5). No Japi, a sequência temporal de ocorrência das espécies foi mantida nos verões de 1988 e de 1989. Nesta mancha, em meados de outubro, aparece em primeiro lugar *Bembecinus agilis*, seguido por *Bicyrtes discisa*, *Ammophila* sp.1, *Trachypus taschenbergii*, *Editha fuscipennis*, *Astata gigas*, *Cerceris* sp.1 e *Sphex ichneumoneus* (Figura 8).

Nas três localidades há poucas agregações intraespecíficas. No Horto, apenas *Editha magnifica* e



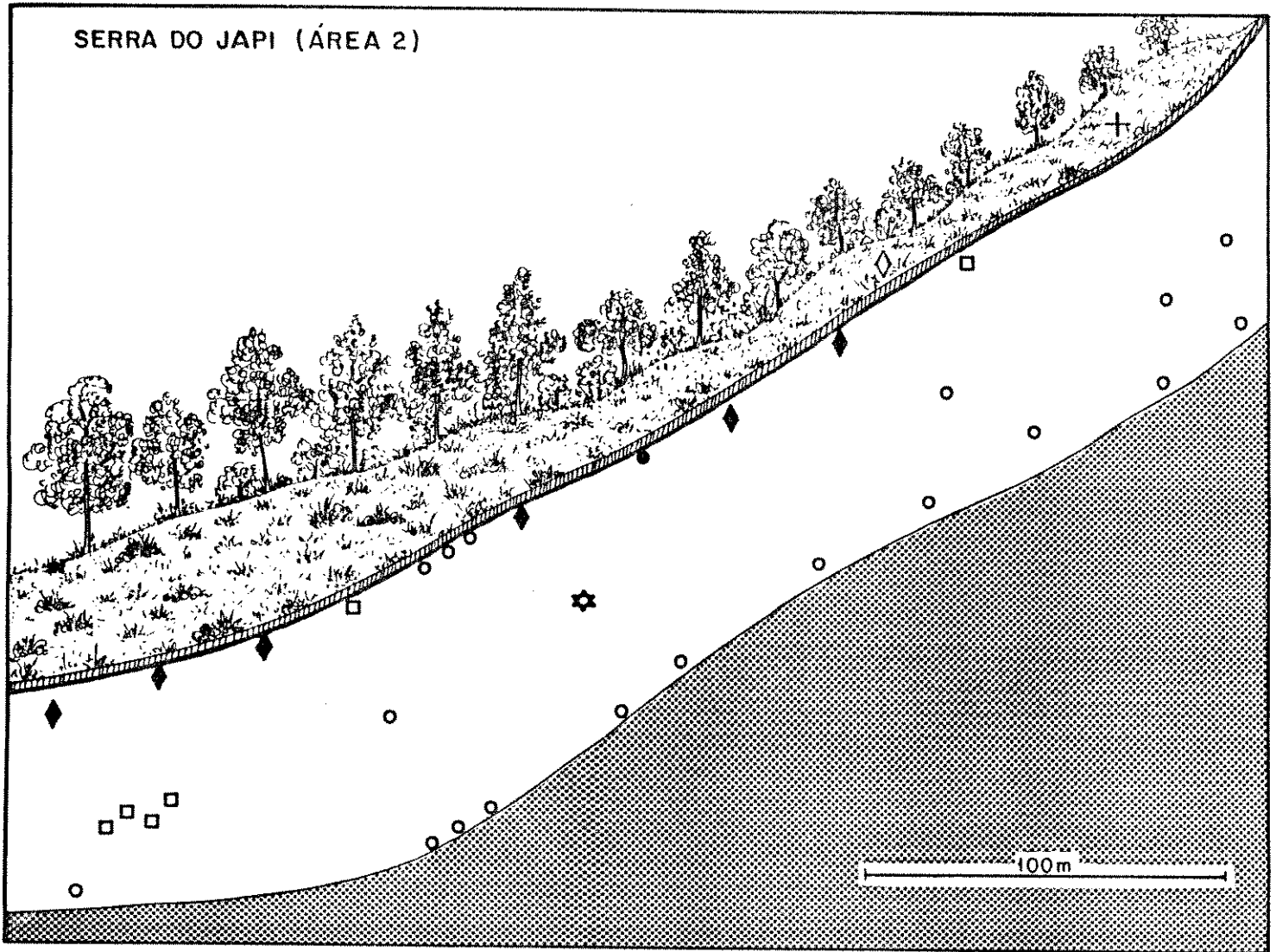
○ <i>Editha magnifica</i>	✱ <i>Anoplius (Arachnoproctonus) sp</i>
● <i>Ammophila sp 2</i>	□ <i>Trachypus elongatus</i>
△ <i>Tachypompilus xanthopterus</i>	◇ <i>Liris (Leptolarra sp 1)</i>
▲ <i>Poecilopompilus a. fervidus</i>	◆ <i>Bicyrtes discisa</i>
◻ <i>Episyron conterminus</i>	◆ <i>Hoplisoides sp 1</i>
◆ <i>Trypoxylon aureovestitum</i>	* <i>Cerceris sp 2</i>
+ <i>Poecilopompilus mixtus</i>	⊕ <i>Rubrica nasuta</i>
○ <i>Poecilopompilus polistoides</i>	☆ <i>Prionyx thomae</i>
◆ <i>Anoplius amethystinus</i>	

Figura 5: Representação esquemática dos microhabitats de nidificação para várias espécies da área 2 do Horto Florestal Navarro de Andrade em 1987. A quantidade de símbolos é aproximadamente proporcional à abundância de ninhos de cada espécie.



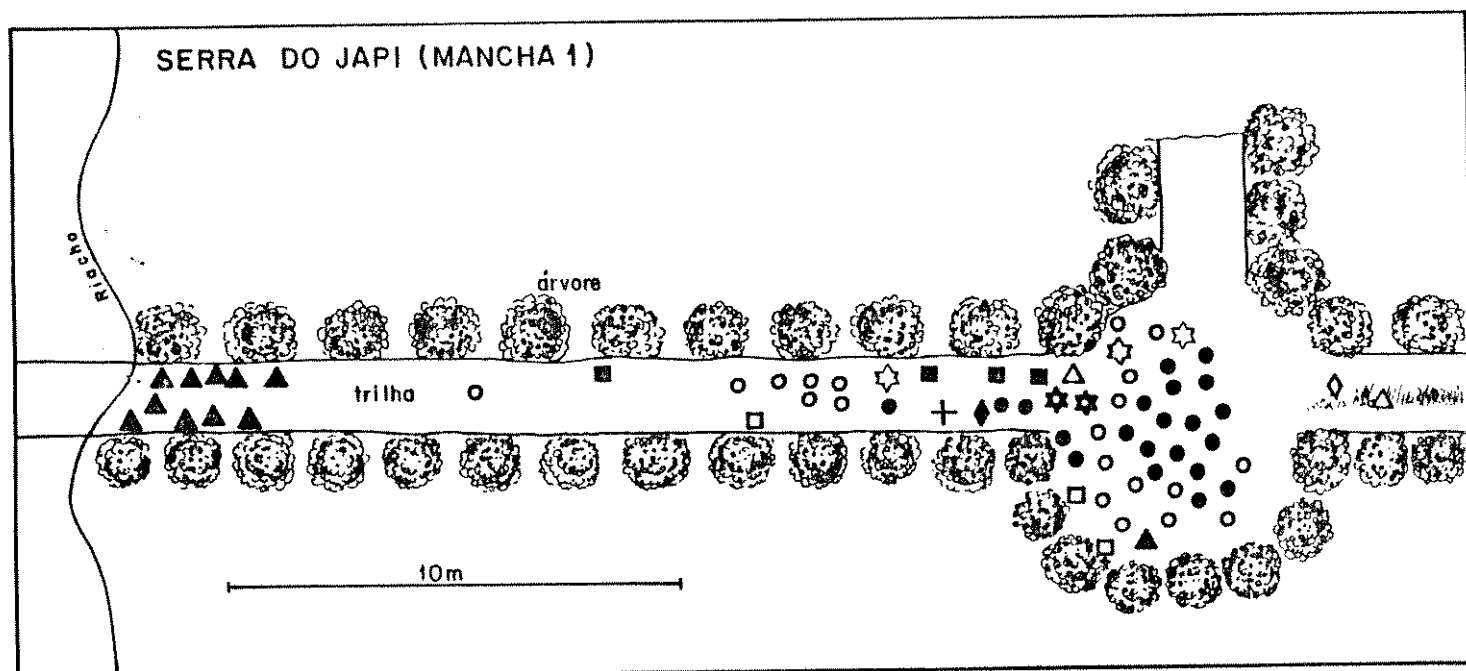
△ <i>Ammophila</i> sp 2	○ <i>Sphex ichneumoneus</i>
▲ <i>Prionyx bifoveolatus</i>	● <i>Bicyrtes angulata</i>
■ <i>Prionyx fervens</i>	◇ <i>Rubrica nasuta</i>
□ <i>Prionyx thomae</i>	◻ <i>Trypoxylon aureovestitum</i>
⊕ <i>Prionyx spinolai</i>	☆ <i>Isodontia</i> sp 1

Figura 6: Representação esquemática da área 1 de Sousas em 1988, mostrando os microhabitats de nidificação de várias espécies. A quantidade de símbolos é aproximadamente proporcional à abundância de ninhos de cada espécie.



○ <i>Bicyrtes discisa</i>	□ <i>Trachypus taschenbergii</i>
+ <i>Poecilopompilus</i> sp 2	◆ <i>Prionyx bifoveolatus</i>
☆ <i>Astata gigas</i>	⊕ <i>Bembecinus agilis</i>
● <i>Eremnophila binodis</i>	

Figura 7: Representação esquemática dos microhabitats de nidificação de várias espécies da área 2 do Japi, em 1988. A quantidade de símbolos é aproximadamente proporcional à abundância de ninhos de cada espécie.



● <i>Bembecinus agilis</i>	■ <i>Edita fuscipennis</i>
□ <i>Trachypus taschenbergii</i>	+ <i>Poecilopompilus</i> sp 2
☆ <i>Ammophila</i> sp 2	◆ <i>Prionyx bifoveolatus</i>
◇ <i>Cerceris</i> sp 6	○ <i>Bicyrtes discisa</i>
▲ <i>Cerceris</i> sp 1	☆ <i>Astata gigas</i>
	△ <i>Sphex ichneumoneus</i>

Figura 8: Representação esquemática, vista de cima, dos microhabitats de nidificação de várias espécies na mancha 1 do Japi, em 1988 e 1989. A quantidade de símbolos é aproximadamente proporcional à abundância de ninhos de cada espécie.

Poecilopompilus a. fervidus. No Japi, *Bembecinus agilis*, *Bicyrtes discisa*, *Cerceris* sp. 1 e *Trachypus taschenbergii*. Em Sousas, não observei nenhuma espécie nidificando agregadamente. Todas as espécies das manchas e das agregações intraespecíficas nidificam também, isoladamente, em outras áreas de suas respectivas localidades.

3. Ocorrência das espécies

Noves espécies são comuns às três localidades, 13 são comuns ao Horto e Japi, 12 são comuns ao Horto e Sousas e apenas 1 espécie é comum ao Japi e Sousas. Sessenta e seis espécies são exclusivas do Horto, 14 do Japi e 10 de Sousas (Apêndice 1 e Figura 9).

Bicyrtes discisa tem uma ocorrência mais ampla do que as demais espécies do gênero, tanto em áreas abertas no Horto quanto na mata do Japi. Observei, no Horto, apenas uma fêmea nidificando mas, no Japi, observei mais de 20 fêmeas nidificando em cada ano de 1988 e 1989. Observei também algumas fêmeas desta espécie nidificando em outras locais de cerrado, parcialmente desmatados, nas imediações de Campinas e em Belo Horizonte no Campus da Universidade Federal de Minas Gerais. *Bicyrtes variegata* apresenta ocorrência mais restrita. No Horto, observei vários indivíduos desta espécie visitando flores de *Leucena* sp (Leguminosae). *Bicyrtes angulata* ocorre também restritamente em áreas abertas do Horto (um indivíduo) e em Sousas (2 indivíduos). Observei *Bicyrtes tricolorata* apenas uma vez no Japi.

Rubrica nasuta é típica de áreas abertas. Ocorre no Horto onde, em 1987 e 1988, observei mais de dez indivíduos e em Sousas onde, em 1988 e 1989, observei também mais de dez indivíduos. Nas imediações de Campinas, Joaquim Egidio, Paulínia e no Campus da Universidade Federal de Minas Gerais em Belo Horizonte também observei alguns indivíduos nidificando. *Prionyx fervens* aparentemente segue

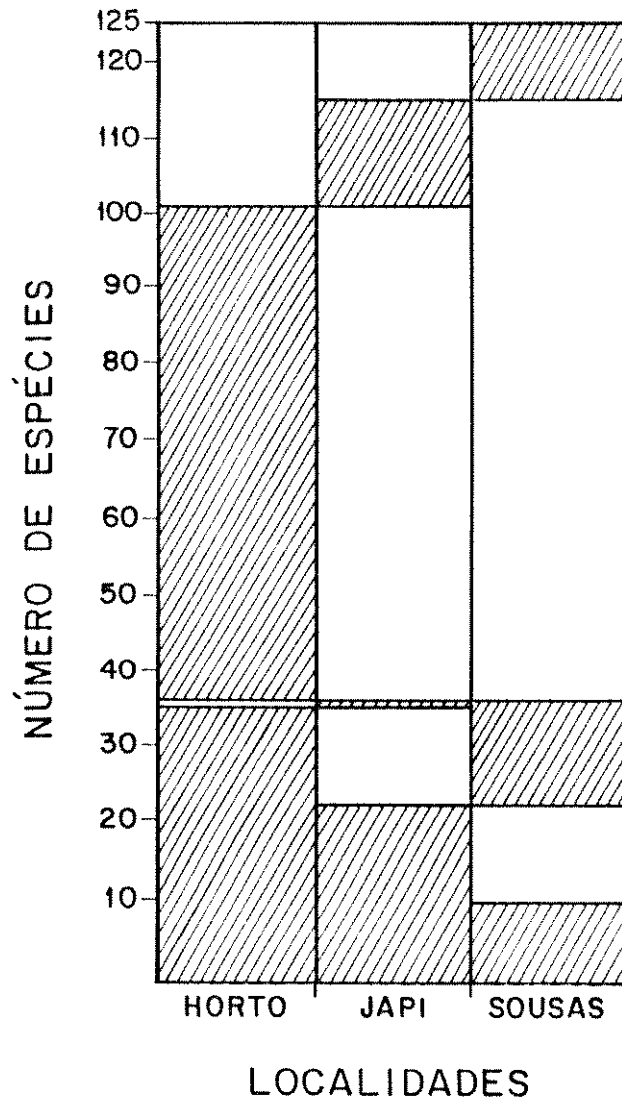


Figura 9: Representação dos números de espécies comuns e particulares a cada uma das localidades.

o mesmo padrão no Horto, Sousas e no Campus da Universidade Federal de Minas Gerais, onde observei apenas um indivíduo em cada localidade. *Prionyx spinolai* embora comum em Sousas (mais de dez indivíduos) e em área de cerrado próxima a Paulínia (cinco indivíduos), não ocorre na mata do Japi tampouco no Horto.

Stictia signata apresenta ocorrência ampla. É uma vespa grande e de vôo extremamente rápido. Observei apenas dois indivíduos no Japi, cada um em épocas diferentes; um indivíduo em Sousas, um nos arredores de Campinas e outro no Campus da Universidade Federal de Minas Gerais. Observei dois indivíduos de *Stictia punctata* no Horto, cada um em época diferente.

Bembecinus agilis ocorre no Horto e Japi. No Horto, observei apenas um indivíduo. No Japi, em cada verão dos anos de 1988 e 1989, observei mais de 30 indivíduos. Observei, no Horto, apenas um indivíduo de *B. quinquespinosus*. As duas espécies de *Cerceris* mais abundantes, *Cerceris* sp.1 Japi e *Cerceris* sp.2 Horto, são limitadas a cada localidade. No Japi, observei mais de 20 indivíduos nidificando e no Horto apenas 10 indivíduos. O mesmo acontece com as três espécies de *Trachypus*. Observei mais de 20 indivíduos de *Trachypus taschenbergii* nidificando no Japi em 1988 e 1989 e 15 indivíduos de *T. elongatus* nidificando no Horto. Em Sousas, observei apenas um indivíduo de *T. romandi*. Embora *Sphex ichneumoneus* ocorra nas três localidades, observei apenas cinco indivíduos desta espécie no Japi, em diferentes meses; dois indivíduos no Horto em diferentes meses e apenas quatro indivíduos em Sousas. Para as demais espécies do gênero só observei, no Horto, poucos indivíduos.

Editha magnifica ocorre amplamente em áreas abertas de cerrado. Observei no Horto mais de 40 indivíduos nidificando em cada um dos anos de 1987, 1988 e 1989. Além do Horto, observei, em Passa Quatro, MG, dois indivíduos visitando inflorescências de *Vernonia* sp. (Asteraceae); dois

indivíduos nidificando e visitando inflorescências de Vernonia rubriramia na Serra do Cipó, MG. Editha fuscipennis, ao contrário de sua congênérica, ocorre apenas no Japi. Observei em 1988 oito e em 1989 seis fêmeas desta espécie nidificando.

Os parasitas de Sphecidae, Foxia sp. e Epinysson sp. são restritos ao Japi e Zanysson sp. ao Horto. De todas estas espécies só observei um indivíduo. Das três prováveis espécies de Evagetes, parasitos de Pompilidae, duas ocorrem no Horto e uma no Japi. Observei mais de 10 indivíduos das duas espécies no Horto e apenas dois indivíduos no Japi.

O gênero Poecilopompilus apresenta espécies restritas a localidades particulares. Exceto Poecilopompilus sp.1 do Horto e Sousas, P.a.fervidus, P. mixtus, P. polistoides e Poecilopompilus sp.4 ocorrem somente no Horto e Poecilopompilus sp.2 e Poecilopompilus sp.3 somente no Japi. Com exceção de Poecilopompilus sp. 3 e Poecilopompilus sp. 4 com apenas um indivíduo, observei mais de 10 indivíduos para as demais espécies. Por outro lado, Tachypompilus xanthopterus e Tachypompilus sp.1 são exclusivas do Horto. Observei, em 1987 e 1988, mais de dez indivíduos da primeira espécie, em cada ano, e apenas dois indivíduos da última em 1988.

Entypus ferruginipennis ocorre nas três localidades. Observei, no Japi, mais de 20 indivíduos em cada um dos anos de 1988 e 1989; mais de 10 indivíduos no Horto em 1987 e 1988 e em Sousas, cinco indivíduos em 1988. Entypus bituberculatus ocorre no Horto (cinco indivíduos em 1987), no Japi (um indivíduo), e também na Mata Sta. Genebra no município de Campinas (um indivíduo). Entypus velutinus é restrito a áreas abertas do Horto (oito indivíduos em 1987 e 1988) e um indivíduo em Sousas. E.taschenbergii ocorre apenas no Horto (dois indivíduos).

Todas as espécies de Tachysphex ocorrem em mais de uma localidade. T.apoctenus (quatro indivíduos no Japi e um no Horto) e T.inconspicuus (dois indivíduos no Horto e

apenas um no Japi), enquanto *T.ruficaudis* ocorre em áreas abertas do Horto (um indivíduo) e Sousas (um indivíduo). Todas as espécies de *Tachytes* que observei, cada uma com um indivíduo, foram restritas ao Horto.

A maior parte das espécies de *Liris* (*Leptolarra*) é de áreas abertas, 9 espécies exclusivas do Horto, 4 comuns ao Horto e Sousas e apenas uma ocorre nas três localidades. Com exceção de *Liris* (*Leptolarra*) sp. 1, *L.*(*Leptolarra*) sp.3 e *L.*(*Leptolarra*) sp. 7, das quais observei mais de cinco indivíduos em cada respectiva localidade, as demais espécies do gênero contribuíram cada uma com um a poucos indivíduos. Por outro lado, apenas duas espécies de *Pepsis* são comuns ao Horto e ao Japi (em ambas localidades com poucos indivíduos), uma comum ao Horto e Sousas (com mais de cinco indivíduos observados em cada) e 13 espécies exclusivas do Horto (excetuando-se *Pepsis* sp.1 com mais de cinco indivíduos, as demais contribuíram com poucos indivíduos cada).

Eremnophila binodis e *E.melanaria* são comuns ao Horto e Japi (mais de cinco indivíduos em cada localidade) e *E.opulenta* só observei no Horto (mais de cinco indivíduos). Embora *Ammophila* sp. 2 seja comum às três localidades (mais de 10 indivíduos em cada ano de observação), a outra espécie deste gênero, *Ammophila* sp. 1 ocorre somente no Horto (apenas dois indivíduos)

Do gênero *Anoplius*, apenas *A. amethystinus* ocorre nas três localidades (em todos os anos de observação no Horto mais de 20 indivíduos; no Japi dois indivíduos e em Sousas 4 indivíduos). Observei-a também nas imediações de Campinas. *Anoplius* (*Aracnophroctonus*) sp. ocorre no Japi (três indivíduos), Horto (mais de 20 indivíduos) e nas imediações de Campinas. As demais espécies do gênero são exclusivas do Horto (cada uma com um ou poucos indivíduos). *Paracyphononix* sp. 2 é comum ao Horto e Japi (apenas dois indivíduos em cada localidade), e *Paracyphononix* sp.1 ocorre apenas no Horto (mais de cinco indivíduos). *Astata gigas*

ocorre no Horto (mais de cinco indivíduos) e no Japi (mais de cinco indivíduos). As demais espécies desse gênero são exclusivas do Horto (um indivíduo cada). A única espécie de *Balboana* (dois indivíduos) coletei tanto no Horto quanto no Japi (um indivíduo). As espécies de *Hoplisoides* ocorrem em áreas abertas. Três espécies deste gênero ocorrem no Horto (um indivíduo cada) e a outra em Sousas (também apenas um indivíduo). As duas espécies de *Oxybelus* são apenas do Horto (um indivíduo cada). Uma das espécies de *Trypoxylon* é comum ao Horto e Sousas (um indivíduo em cada localidade) e a outra ocorre somente no Horto (dois indivíduos). Finalmente, as duas espécies de *Isodontia* ocorreram uma no Horto e outra em Sousas (um indivíduo em cada localidade); *Larra* sp., *Liris* (Motes) sp.1 e *Austrochares* sp. são exclusivas do Horto e *Dolichurus* sp. de Sousas, todas com apenas um indivíduo.

4. Atributos Biológicos

a. Horários de Atividades, fenologia e voltinismo

Há diferenças significativas quanto ao horário de atividades das espécies nas três localidades (Tabela 3).

Tabela 3 : Número cumulativo de espécies ativas nas horas mais quentes e mais frias do dia.

Horas de atividade	Número de espécies		
	Horto	Japi	Sousas
Horas quentes	159	64	53
horas frias	136	37	7

$$X^2 = 23.474 \quad gl = 2 \quad p < 0.0001$$

As espécies estão ativas (nidificando, forrageando, obtendo néctar e reproduzindo) nas horas mais quentes do dia entre 10 e 14 horas (Figura 10). Observei

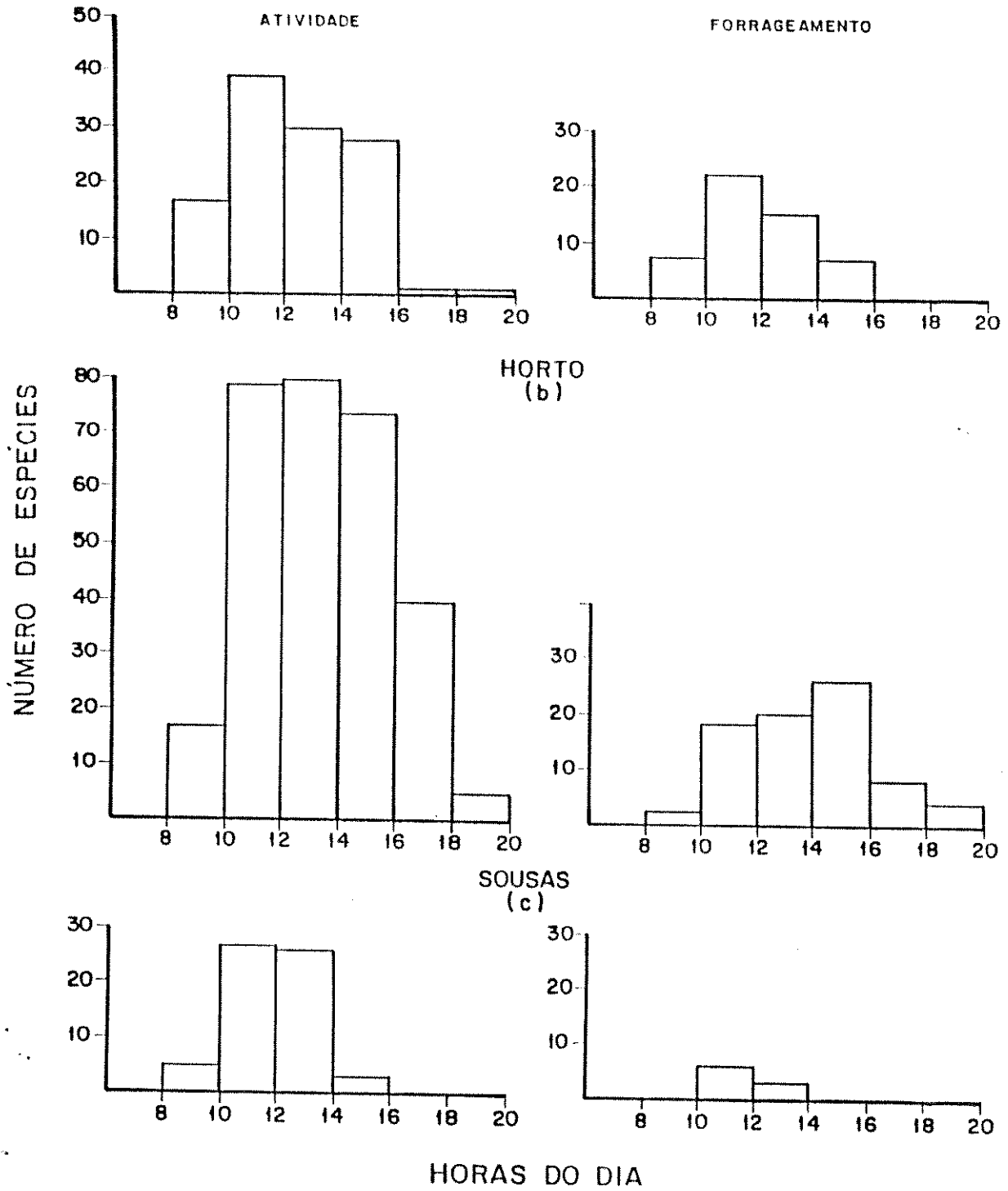


Figura 10: Horários de atividades e de forrageamento das espécies nas localidades.

também grande parte das espécies carregando presas (forrageamento) em horas mais quentes do dia (Figura 10). As atividades se iniciam, em geral, à partir das 8 hs e encerram em torno das 17 horas. As exceções são *Poecilopompilus a. fervidus* do Horto e *Poecilopompilus sp. 2* do Japi que, embora estejam ativas nas horas mais quente do dia, são frequentemente observadas nidificando no crepúsculo.

Comparei a fenologia das espécies sem obter um padrão nítido. Considerei 48 espécies, das quais nove são comuns às três localidades, 13 comuns ao Horto e Japi, 12 comuns ao Horto e Sousas e uma comum ao Japi e Sousas (Figuras 11, 12, 13 e 14).

Das 9 espécies comuns, apenas *Ammophila sp. 2* ocorre anualmente abundante para as três localidades. *Anoplius (N) amethystinus*, uma das espécies de maior abundância e anual no Horto, ocorre rara e sazonalmente no Japi e Sousas. Ao contrário, *Episyron conterminus*, sazonalmente abundante no Horto, é raro e sazonal no Japi e em Sousas. *Entypus ferruginipennis* ocorre anualmente nas três localidades, embora seja mais abundante no Japi. *Prionyx thomae* que é anual e raro no Horto e Japi, é sazonal e abundante em Sousas. *Penepodium sp.*, anual no Horto e Japi, é sazonal em Sousas. *Sphex ichneumoneus*, por sua vez, é anual no Japi e Sousas e extremamente sazonal no Horto. E finalmente, *Prionyx bifoveolatus* e *Liris (Leptolarra) sp. 7* são ambas sazonalmente raras nas três localidades.

Das espécies comuns ao Horto e Japi, *Anoplius (Aracnophroctonus) sp.* é anualmente abundante no Horto embora no Japi seja sazonalmente rara. *Bembecinus agilis* e *Bicyrtes discisa*, ao contrário, são sazonalmente abundantes no Japi e sazonalmente raras no Horto. *Eremnophila binodis* e *Entypus bituberculatus* são anuais no Japi e sazonais no Horto. As demais espécies são anuais nas duas localidades. *Rubrica nasuta* é anual no Horto e em Sousas, enquanto *Poecilopompilus sp. 1* é anual no Horto e sazonal em Sousas.

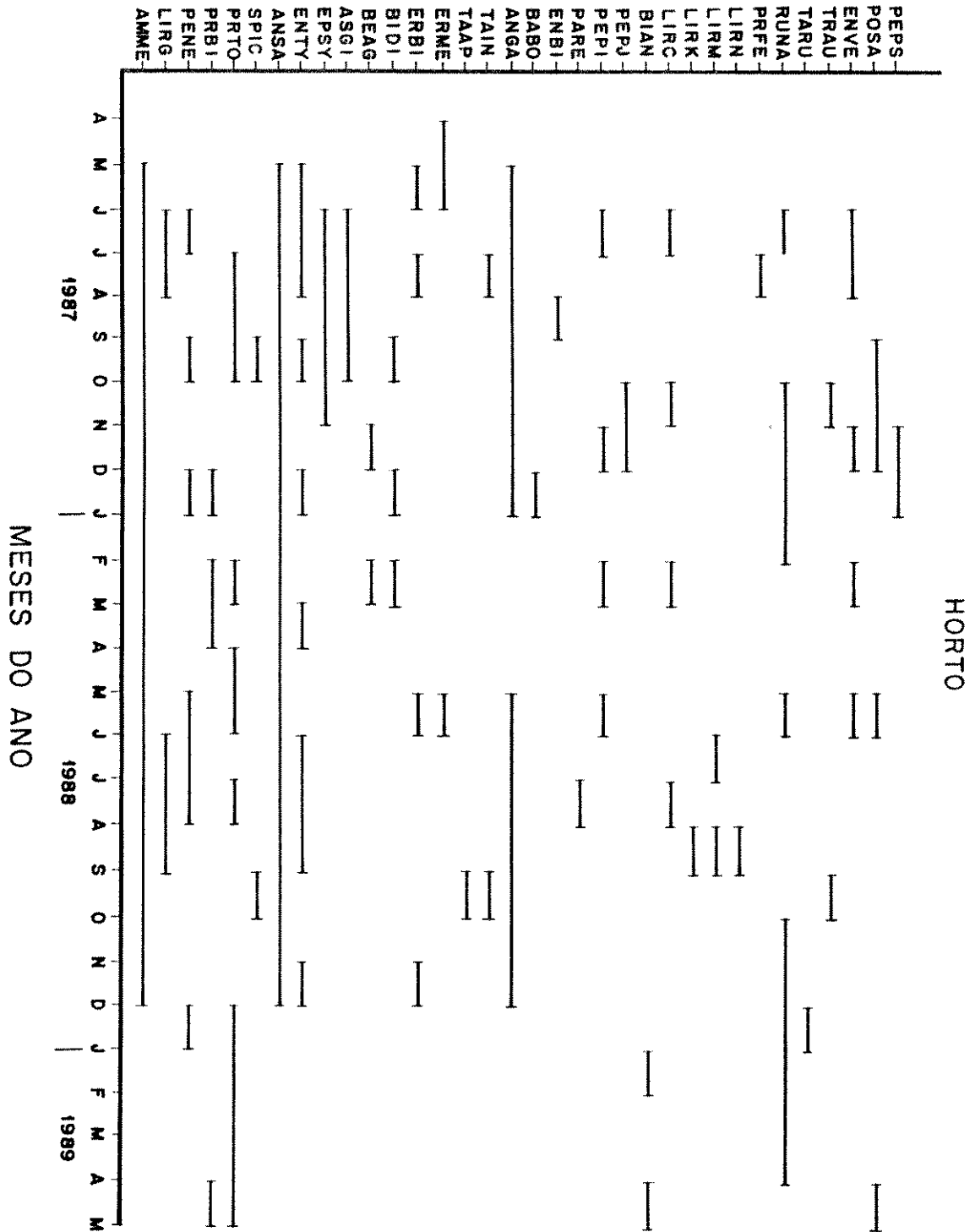


Figura 11: Fenologia das espécies de vespas do Horto, nos anos de 1987, 1988 e 1989.

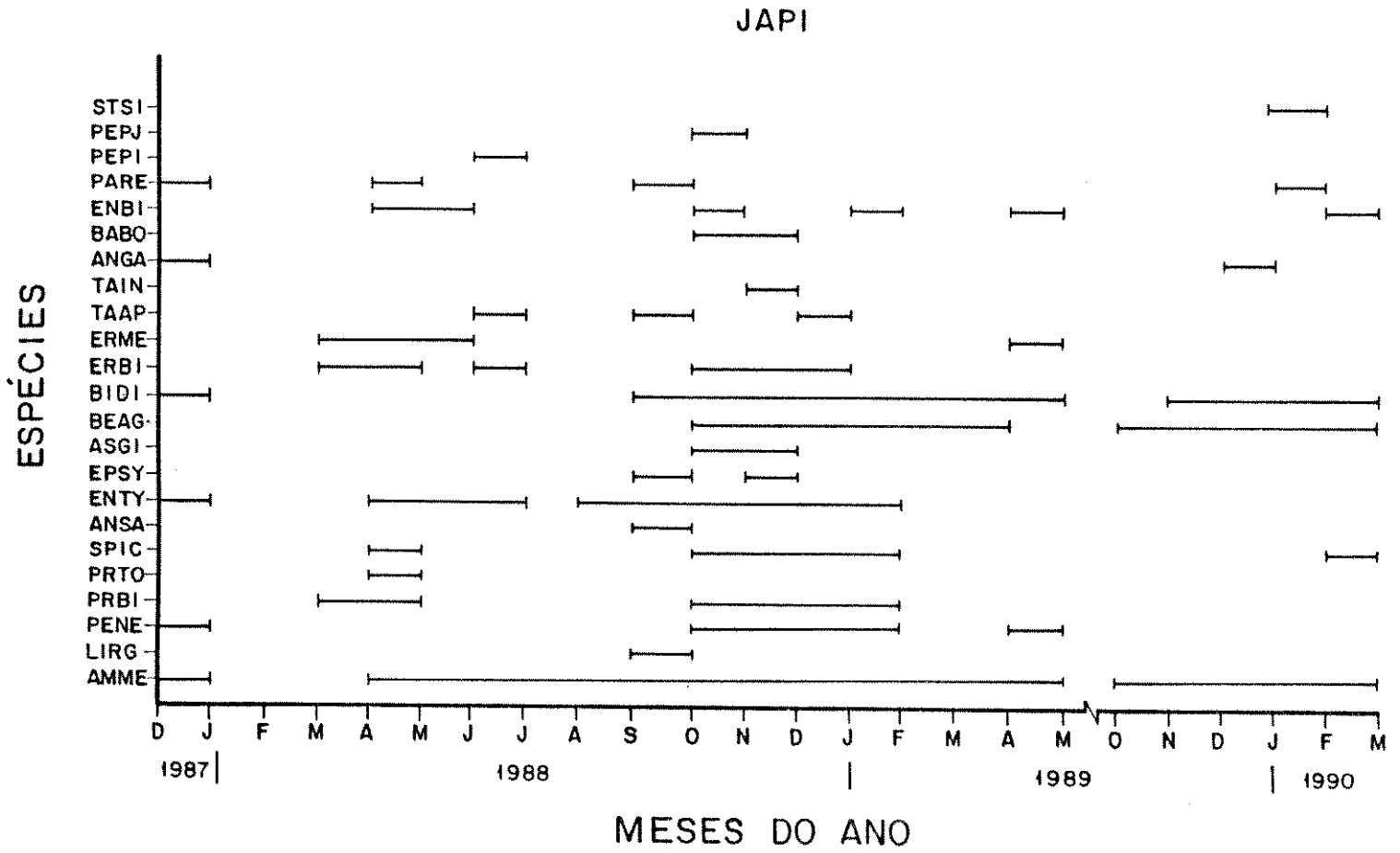


Figura 12: Fenologia das espécies de vespas da Serra do Japi, nos anos de 1987, 1988, 1989 e 1990.

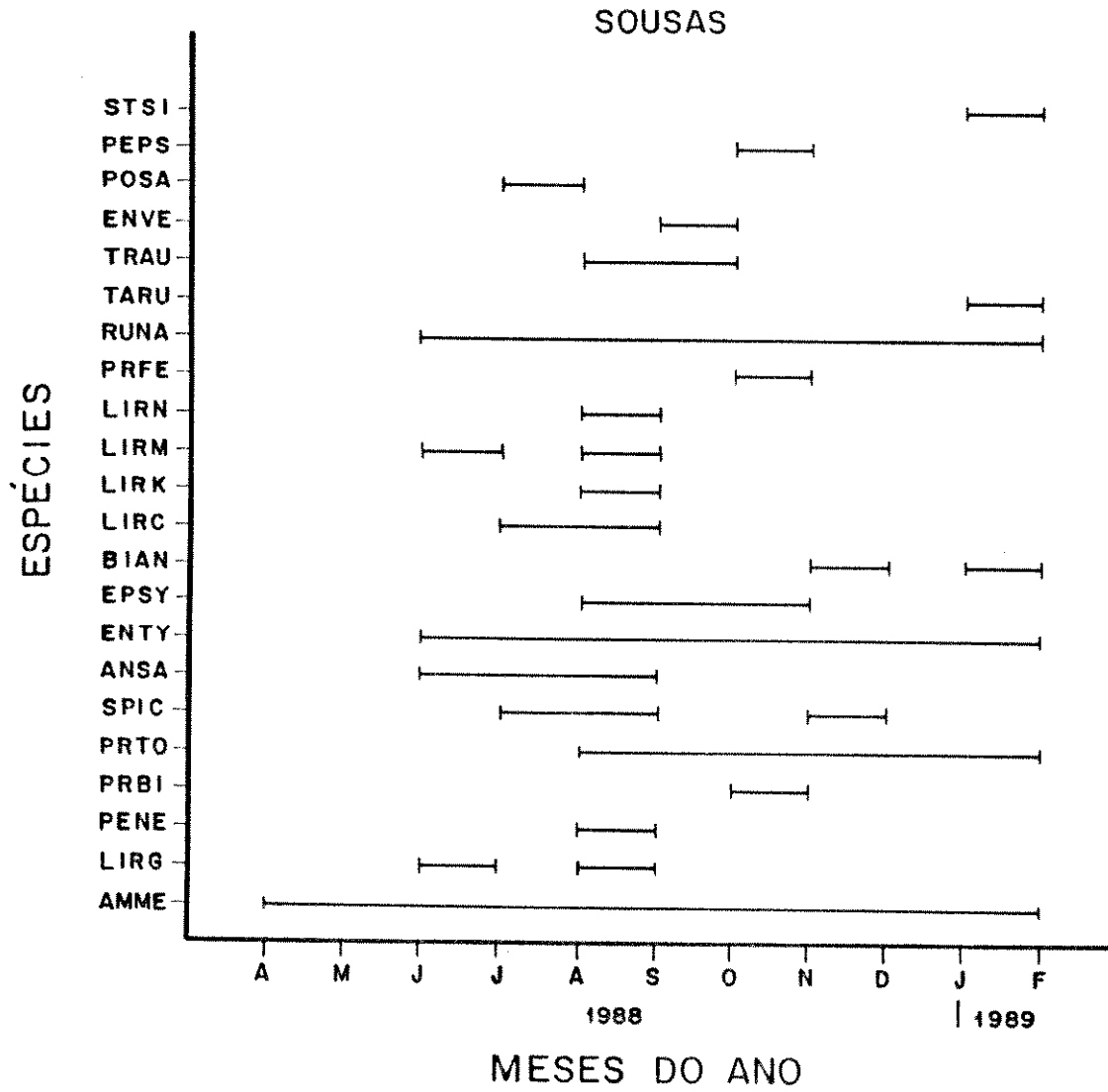


Figura 13: Fenologia das espécies de vespas de Sousas, nos anos de 1988 e 1989.

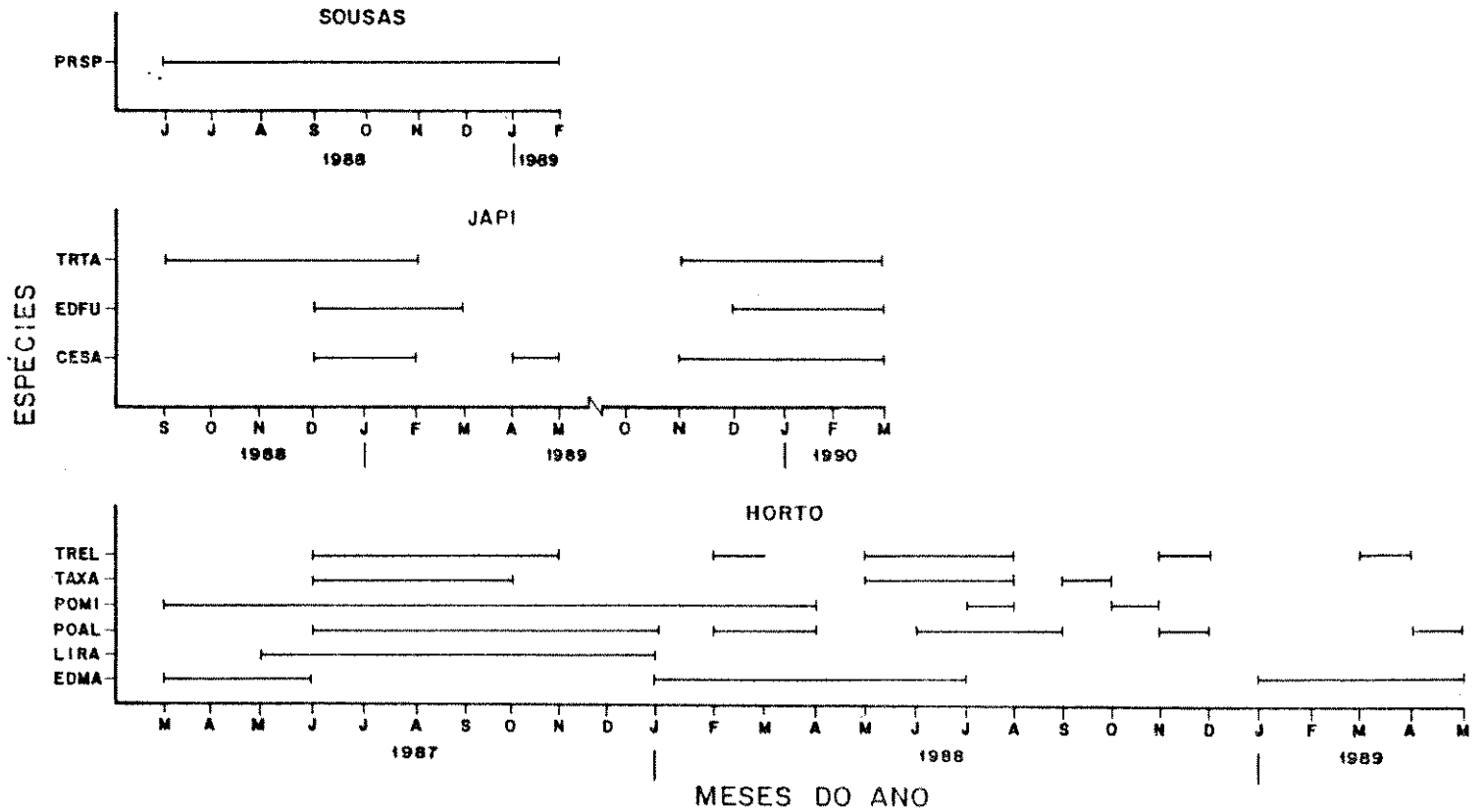


Figura 14: Fenologia de espécies de vespas particulares a cada uma das localidades, nos anos de 1987, 1988, 1989 e 1990.

As demais espécies comuns são sazonalmente raras.

Das espécies particulares a cada comunidade (Figura 14), *Editha magnifica*, *Liris* (*Leptolarra*) sp.1 e *Tachypompilus xanthopterus* são sazonalmente abundantes e *Trachypus elongatus*, *Poecilopompilus fervidus* e *P. mixtus* são anualmente abundantes. As espécies do Japi são sazonais e *Erionyx spinolai*, em Sousas é anualmente abundante.

Não há diferenças significativas dos padrões de voltinismo entre as localidades estudadas (Tabela 4).

Tabela 4 : Número de espécies univoltinas e multivoltinas para as três localidades.

Voltinismo	Número de espécies			Totais
	Horto	Japi	Sousas	
Univoltinas	21	11	13	45
Multivoltinas	20	15	8	43
Totais	41	26	21	88

$$X^2 = 1.786 \quad gl = 2 \quad P = 0.409$$

Uma espécie que apresenta várias gerações anuais nas três localidades é *Ammophila* sp. 2. *Poecilopompilus a. fervidus*, que nidifica apenas na área 1 de Horto, também é multivoltina. Esta espécie se reproduz durante o ano todo. Suas distintas gerações utilizam diferentes espécies de aranhas *Argyopidae*, à medida que estas vão se sucedendo na área. Também na área 2 do Horto, *Editha magnifica* é uma espécie univoltina da qual existem informações para três anos sucessivos. Esta espécie se reproduz de janeiro até meados de maio, alimentando suas larvas com 70 espécies de *Lepidoptera*. Completado o desenvolvimento larval, as pré-pupas se mantêm em dormência, por oito meses, até o reinício de um novo período reprodutivo.

b. Ocorrência de parasitas e cleptoparasitas

O número de espécies de Mutilidae na área 2 do Horto (cerca de 15 morfo-espécies) é extremamente elevado em comparação com as três espécies observadas no Japi e as duas espécies observadas em Sousas. Os cleptoparasitas de Pompilidae, *Eyagetes*, ocorrem apenas no Horto (2 spp) e no Japi (1 sp). Os cleptoparasitas de Sphecidae ocorrem apenas no Horto, *Zanysson* sp., e no Japi, *Epinysson* sp. e *Foxia* sp. Além destes, observei pelo menos uma espécie de Diptera (Tachinidae) que voa acompanhando o percurso de fêmeas de *Poecilopompilus a. fervidus*, durante a seleção e escavação de ninho. Do mesmo modo, em Sousas, observei um Diptera seguindo uma fêmea de *Prionyx thomae* que selecionava local para escavação. Adicionalmente, observei uma espécie de Hymenoptera Chrysididae e outra de Diptera Bombyliidae visitando o barranco da área 2 do Horto.

c. Arquitetura externa, interna e distribuição dos ninhos

Há 3 tipos de arquitetura externa do ninho, que resultam do modo de escavação. *Editha magnifica* produz um ninho com uma escavação concêntrica à entrada, em torno de 5 cm. de diâmetro, resultante do fechamento definitivo do ninho. Entretanto, grande parte das espécies produz aberturas a nível do solo: *Ammophila* sp. 2 das três localidades, todas as espécies de *Poecilopompilus*, *Eremnophila binodis*, *Bicyrtes discisa*, *Bembecinus agilis* e *Astata gigas* do Horto e Japi; *Prionyx fervens*, *P. thomae*, *Trypoxylon aureovestitum* e *Liris (Leptolarra)* sp. 7 do Horto e Sousas; *Epysiron conterminus*, *Tachypompilus* sp., *T. xanthopterus* e *Rubrica nasuta* do Horto; *Eremnophila melanaria* e *Editha fuscipennis* do Japi; *Prionyx spinolai* e *Trachypus romandi* de Sousas. As espécies que produzem ninhos com montículos externos de terra com as aberturas em

seus cumes são *Cerceris* sp 1 e *Trachypus taschenbergii* do Japi e *Cerceris* sp. 2 e *T.elongatus* do Horto.

Quanto à arquitetura interna há também três categorias de ninhos.

Apenas *Editha magnifica* no Horto e *E. fuscipennis* no Japi têm ninhos na categoria de unicelular (de 10 a 40 cm.). Grande parte das espécies têm ninhos rasos (até 10 cm.). Nessa categoria estão *Poecilopompilus* spp. e *Ammophila* sp. 2 do Horto, Japi e Sousas; *Astata gigas*, *Bicyrtes discisa* e *Bembecinus agilis* e *Eremnophila melanaria* do Horto e Japi; *Rubrica nasuta*, *Prionyx fervens* e *Prionyx thomae* do Horto e Sousas; *Episyron conterminus*, *Anoplius amethystinus*, *Penepodium* sp., *Tachypompilus* sp. e *T.xanthopterus* do Horto, *Prionyx bifoveolatus* do Japi e *Prionyx spinolai* de Sousas. Finalmente na última categoria (além de 40 cm.) estão *Cerceris* sp1 e *Cerceris* sp.2, *Trachypus elongatus* e *T.taschenbergii* respectivamente do Horto e Japi. Além de ter cavado poucos ninhos destas espécies, não consegui chegar ao fundo de nenhum deles para observar o número de celas.

Não há diferenças significativas entre as localidades quanto ao número de espécies que nidifica isoladamente e agrupadamente (Tabela 5).

Tabela 5: Número de espécies que nidifica isolada e agrupadamente nas três localidades:

Distribuição dos ninhos	Número de espécies			
	Horto	Japi	Sousas	Totais
Isolados	23	13	9	45
Agrupados	6	4	0	10
Totais	29	17	9	55

$$X^2 = 2.449 \quad gl = 2 \quad P = 0.294$$

No Horto, as espécies que nidificam isolada e agrupadamente são respectivamente: *Ammophila* sp. 2, *Anoplius amethystinus*, *Anoplius* (A) sp., *Liris* (*Leptolarra*) sp. 4, *Poecilopompilus mixtus*, *P. polistoides*, *Poecilopompilus* sp. 1, *Prionyx fervens*, *Prionyx thomae*, *Sphex ichneumoneus*, *Penepodium* sp., *Tachysphex ruficaudis*, *Rubrica nasuta*, *Bicyrtes angulata*, *Bembecinus agilis*, *B. quinquespinosus*, *Entypus ferruginipennis*, *Stictia punctata*, *Trypoxylon nitidiventris*, *T. aureovestitum*, *Astata gigas*, *Tachypompilus xanthopterus*, *Tachypompilus* sp.1 e *Editha magnifica*, *Poecilopompilus algidus*, *Epysiron conterminus*, *Cerceris* sp. 2., *Trachypus elongatus*, *Liris* (*Leptolarra*) sp. 1. Para o Japi, *Sphex ichneumoneus*, *Prionyx bifoveolatus*, *Cerceris* sp. 6, *Cerceris* sp. 7, *Editha fuscipennis*, *Eremnophila binodis*, *E. melanaria*, *Ammophila* sp. 2, *Entypus bituberculatus*, *Poecilopompilus* sp. 3, *Stictia signata*, *Poecilopompilus* sp. 2 e *Astata gigas* nidificam isoladamente enquanto, *Bicyrtes discisa*, *Bembecinus agilis*, *Cerceris* sp. 1 e *Trachypus taschenbergii* nidificam agrupadamente. Em Sousas, todas as espécies nidificam isoladamente: *Sphex ichneumoneus*, *Trypoxylon aureovestitum*, *Bicyrtes angulata*, *Rubrica nasuta*, *Ammophila* sp. 2, *Stictia signata*, *Prionyx thomae*, *P. fervens* e *P. spinolai*.

5. Atributos comportamentais

a. Uso de microhabitats de nidificação

A heterogeneidade de substratos de nidificação das três localidades está expressa na Tabela 6. O Horto é mais heterogêneo apresentando 14 dos 15 tipos de microhabitat. Em segundo lugar, está o Japi com oito tipos distintos e em último lugar, Sousas, que é menos complexa, apresentando apenas cinco microhabitats.

Tabela 6 : Número de espécies por microhabitat* de nidificação em cada localidade estudada:

Microhabitat	Número de espécies			Totais
	Horto	Japi	Sousas	
Topo barranco	3	4	3	10
Meio barranco	4	1	2	7
Base barranco	3	5	-	8
Leito estrada	12	5	4	21
Canto de estrada	8	5	3	16
Leito de Trilhas	-	6	-	6
Entre gramíneas	2	3	-	5
Cortes artificiais	3	-	-	3
Valas de erosão	1	2	1	4
Clareiras	2	-	-	2
Buraco de tatú	3	-	-	3
Interior de sauveiro	4	-	-	4
Interior de cupinzeiro	1	-	-	1
Cavidades de raízes	2	-	-	2
Sub-bosque	1	-	-	1
Totais	26	16	10	-

* Veja em Material e Métodos a definição das categorias.

Dezenove espécies do Horto, todas do Japi e de Sousas, nidificam perfurando os solos de estradas e barrancos. Sete espécies, do Horto, nidificam escavando no interior de cavidades e ninhos abandonados de outros animais.

No Horto, as espécies que nidificam em topo de barranco são *Ammophila* sp. 2, *Eremnophila binodis* e *Poecilopompilus a. fervidus*. No Japi, as seguintes espécies também nidificam neste microhabitat: *Ammophila* sp. 2, *Bicyrtes discisa*, *Poecilopompilus* sp. 3 e *Cerceris* sp. 7. Em Sousas, *Sphex ichenumoneus*, *Rubrica nasuta* e *Prionyx spinolai* nidificam no topo de barranco.

No Horto, as espécies que nidificam no meio de barranco são as seguintes: *Editha magnifica*, *Liris* (*Leptolarra*) sp. 4, *Poecilopompilus a. fervidus* e *P. mixtus*. No Japi, apenas *Trachypus taschenbergii* nidifica nesta categoria de microhabitat. Em Sousas, *Isodontia* sp. 1 e

Tachytes ruficaudis também nidificam no meio do barranco.

No Horto, as espécies que nidificam na base de barrancos são: *Editha magnifica*, *Trachypus elongatus* e *Poecilopompilus a. fervidus*. No Japi, esta categoria de microhabitat é utilizada pelas seguintes espécies:

Bembecinus agilis, *Bicyrtes discisa*, *Editha fuscipennis*, *Sphex ichneumoneus* e *Trachypus taschenbergii*. Em Sousas, nenhuma espécie nidifica na base de barrancos.

O microhabitat utilizado por um grande número de espécies, no Horto, é a superfície do leito de estrada. As espécies que utilizam este tipo de microhabitat são:

Ammophila sp.2, *Astata gigas*, *Cerceris* sp.2, *Poecilopompilus* sp.1, *Poecilopompilus* sp.4, *P. a. fervidus*, *P. mixtus*, *P. polistoides*, *Rubrica nasuta*, *Trachypus elongatus*, *Trypoxylon aureovestitum* e *T.nitidum*. No Japi, as seguintes espécies nidificam neste tipo de microhabitat: *Bicyrtes discisa*, *Poecilopompilus* sp.2, *Prionyx bifoveolatus*, *P.thomae* e *Trachypus taschenbergii*. Em Sousas, utilizam esta categoria de microhabitat as seguintes espécies: *Bicyrtes angulata*, *Prionyx fervens*, *P.thomae* e *Trypoxylon aureovestitum*.

No Horto, as espécies que utilizam o canto arenoso da estrada para nidificar são: *Ammophila* sp.2, *Bicyrtes discisa*, *Cerceris* sp.2, *Episyron conterminus*, *Hoplisoides* sp.1, *Poecilopompilus a. fervidus*, *Prionyx thomae* e *Trachypus elongatus*. No Japi, as seguintes espécies nidificam no canto da estrada: *Ammophila* sp.1, *Bembecinus agilis*, *Bicyrtes discisa*, *Eremnophila melanaria* e *Poecilopompilus* sp. 2. Em Sousas, utilizam esta categoria de microhabitat as espécies: *Ammophila* sp .2, *Prionyx spinolai* e *P.thomae*.

O microhabitat leito de trilhas existe apenas no Japi. Várias espécies nidificam neste tipo de microhabitat: *Astata gigas*, *Bembecinus agilis*, *Bicyrtes discisa*, *Cerceris* sp. 1, *Editha fuscipennis* e *Trachypus taschenbergii*.

No Horto, apenas duas espécies nidificam entre gramíneas: *Penepodium* sp. e *Sphex ichneumoneus*. No Japi,

além de *Sphex ichneumoneus*, nidificam entre gramíneas *Cerceris* sp. 6 e *Editha fuscipennis*. Em Sousas não observei nenhuma espécie nidificando neste tipo de microhabitat.

Apenas no Horto, observei as seguintes espécies nidificando em cortes artificiais, realizados a enxada, no leito da estrada ou no barranco: *Anoplius amethystinus*, *Editha magnifica* e *Trachypus elongatus*. Este tipo de microhabitat não observei nas demais localidades.

Observei apenas três espécies, em duas localidades, nidificando nas paredes de pequenas valas de erosão pluvial, no canto de estrada ou trilha. No Horto somente *Editha magnifica* e no Japi, *Bicyrtes discisa* e *Editha fuscipennis*.

Três espécies que colonizam rapidamente clareiras resultantes de desmatamento são, no Horto: *Cerceris* sp.2, *Rubrica nasuta* e *Trachypus elongatus*.

Apenas no Horto observei três espécies nidificando nas paredes de toca de tatu: *Editha magnifica*, *Liris* (*Leptolarra*) sp.3 e *Tachypompilus xanthopterus*.

Observei quatro espécies nidificando no Horto no interior de saueiros: *Anoplius* (*Aracnophroctonus*) sp, A. *amethystinus*, *Liris* (*Leptolarra*) sp. 1 e *Tachypompilus xanthopterus*. Destas espécies, apenas *Liris* (*Leptolarra*) sp. 1 nidifica exclusivamente no interior de saueiros.

Apenas no Horto *Tachypompilus xanthopterus* nidifica em cupinzeiro. Entretanto, esta espécie e sua congênica, *Tachypompilus* sp. 1, nidificam mais frequentemente em solos desagregados de cavidades debaixo de raízes expostas no barranco.

Finalmente, observei apenas *Pepsis* sp.1 arrastando sua presa para o interior do sub-bosque onde, provavelmente, deve nidificar no solo, sob o folhico.

Vespas escavadoras tendem a ser especialistas em microhabitats. A Tabela 7 indica que uma parte considerável das espécies apresenta uma baixa flexibilidade, que de certo modo é uma medida de especialização, no uso de microhabitats.

Tabela 7: Flexibilidade no uso de microhabitats por diferentes espécies* nas três localidades

Espécies	No. microhabitat			Espécies	No. microhabitat		
	HO	JA	SO		HO	JA	SO
AMME	3	2	1	ERBI	1	1	-
PENE	1	-	-	EDMA	4	-	-
LIRD	2	-	-	FOAL	3	-	-
POMI	4	-	-	STPU	2	-	-
TREL	3	-	-	PRTO	2	-	2
EPSY	2	-	-	BIDI	1	4	-
BIAN	1	-	1	HOPA	1	-	-
HOPE	1	-	-	PRFE	1	-	1
BEQU	1	-	-	POSA	1	-	-
POSO	1	-	-	ANSA	2	-	-
POLI	1	-	-	RUNA	2	-	2
TRAU	1	-	-	TAXA	4	-	-
SPIC	1	2	1	CESE	3	-	-
TASA	1	-	-	ANGA	1	-	-
LIRA	1	-	-	ENTY	1	-	-
PEPA	1	-	-	POSI	1	-	-
ASGI	1	2	-	TRTA	-	4	-
BEAG	1	3	-	PRBI	-	1	-
EDFU	-	3	-	TAAP	1	1	-
ERME	-	1	-	CESA	-	2	-
POSE	-	3	-	PRSP	-	-	2

* Os códigos usados identificam as espécies (Apêndice 1).

As espécies flexíveis, que usam três ou mais categorias de microhabitat, nidificam predominantemente em apenas uma das categoria. *Editha magnifica*, por exemplo, utiliza quatro categorias distintas, mas grande parte das fêmeas nidifica no meio do baranco e *Bembecinus agilis* que, embora utilize três categorias, grande parte das fêmeas nidifica no leito de trilhas.

No Horto, sete espécies usam três ou mais categorias; no Japi apenas cinco e em Sousas nenhuma espécie satisfaz o critério de flexibilidade. As espécies flexíveis

no Horto são *Ammophila* sp.2, *Poecilopompilus mixtus*, *P. a. fervidus*, *Trachypus elongatus*, *Anoplius amethystinus*, *Tachypompilus xanthopterus* e *Editha magnifica*. As espécies flexíveis, da Serra do Japi, são as seguintes: *Bembecinus agilis*, *Bicyrtes discisa*, *Cerceris* sp.1, *Editha fuscipennis* e *Trachypus taschenbergii*.

b. Locais de forrageamento e uso de presas

Os locais de forrageamento de presas, inferidos a partir da provável localização das presas, e as espécies que forrageam nestes locais, estão indicadas na Tabela 8.

Tabela 8: Locais de forrageamento nas três localidades*.

Locais de forrageo	Horto	Japi	Sousas
Teias em sub-bosque	EPYS, POSA, POAL, POLI e POMI	POSI	0
Ervas em sub-bosque	PRBI, PRTO, PRFE, LIRB e LIRD	PRBI e PRTO	0
Folhicho	PENE, ANSA, ENTY, LIRG, LIRA, LIRD, PEPA, TASA	PENE, PRBI ENTY, ENBI	0 0
Folhas em arbustos	AMME, ASGI, BEAG BIDI e HOPE	AMME, BIDI, BEAG ASGI, ERME, CESA	0
Flores em arbustos	EDMA	EDFU	0
Capim em pasto	0	0	AMME, LIRG PRBI, PRFE, PRSP, PRTO

* Os códigos indicados no corpo da tabela identificam as espécies no Apêndice 1.

No Horto, oito espécies forrageam em folhicho, cinco em teias e cinco em ervas do sub-bosque. Outras seis espécies forrageam em arbustos, sendo cinco delas em folhas

e uma em flores. No Japi, apenas quatro espécies forrageam em folhíço, duas espécies em ervas e uma em teias no sub-bosque. Outras seis espécies forrageam em folhas de arbustos e apenas uma em flores. Em Souzas, seis espécies forrageam entre e no interior de touceiras de capim

Existe evidência indireta do comportamento de forrageamento de presas em *Editha magnifica*. Observei, muitas vezes, fêmeas voando rapidamente de arbusto a arbusto de *Vernonia rubrilirama* (Asteraceae), inspeccionando suas inflorescências, à procura de borboletas, sem pousar em nenhuma delas. Quando está à procura de néctar, a fêmea voa diretamente para a inflorescência, onde pousa e visita várias flores. Os machos também sugam néctar, mas seu vôo de aproximação é bem mais lento. As fêmeas caçam a diferentes distâncias dos locais de nidificação. Observei, durante uma hora, em cada uma das diferentes distâncias (cinco, 200 e 2000 m.) dos microhabitats de nidificação da área 2 do Horto, onde *E. magnifica* nidifica. Nestes períodos, uma fêmea inspeccionou um arbusto a cada cinco minutos, independentemente da distância dos microhabitats de nidificação. A cada três minutos um Hesperíidae, item mais frequente na dieta, também visitava as inflorescências. Presumo que *Editha fuscipennis*, no Japi, provavelmente forrageie da mesma forma que sua congênica no Horto.

Observei, no Japi, fêmeas de *Poecilopompilus* sp. 2 forrageando. Uma fêmea andava sobre um arbusto marginal à estrada percorrendo os limbos das folhas, em uma das quais estava sua presa, o tomisídeo *Misumenops pallens*. O comportamento de forrageamento é semelhante para *Anoplius amethystinus*, A. (*Aracnophroctonus*)sp., *Liris* (*Leptolarra*) sp.1, *Liris* (*Leptolarra*) sp. 4 e *Liris* (*Leptolarra*) sp. 7. Observei, no Horto, fêmeas destas espécies inspeccionando rapidamente debaixo de folhas e gravetos do folhíço.

Não há diferenças significativas entre as três localidades com respeito às categorias tróficas (Tabela 9).

Tabela 9: Número de espécies vespas em categorias tróficas.

Categorias tróficas	Número de espécies			
	Horto	Japi	Sousas	Totais
Monófagas	17	14	6	37
Oligófagas	5	2	0	7
Polífagas	1	0	0	1
Totais	23	16	6	45

$$\chi^2 = 3.029 \quad \text{gl} = 4 \quad P = 0.553$$

Grande parte das espécies de vespas escavadoras são especializadas a nível de famílias de presas. *Ammophila* sp. 2 é um exemplo extremo de uso de larvas de uma única família (Lepidoptera: Geometridae) nas três localidades. É interessante a comparação de espécies congêneras que, em diferentes localidades, estão em categorias alimentares distintas, com as que permanecem na mesma categoria. *Editha magnifica* e *Editha fuscipennis* alimentam suas larvas com borboletas adultas. A primeira utiliza 70 espécies de borboletas em 6 famílias distintas, enquanto a última, espécies de apenas duas famílias (Apêndice 2). Todavia, ambas parecem preferir espécies de Hesperilidae.

Poecilopompilus a. *fervidus*, *P. mixtus*, *P. polistoides*, *Poecilopompilus* sp 1 e *Poecilopompilus* sp. 3 usam aranhas da família Argyropidae, as quatro primeiras no Horto e a última no Japi. Entretanto, *Poecilopompilus* sp. 2 do Japi usa apenas *Misumenops pallens* (Thomisidae), presa que registro pela primeira vez para o gênero (Martins 1990). Outro exemplo é o de *Prionyx bifoveolatus*, que no Japi usa apenas Acrididae mas, em Sousas, encontrei também utilizando Grillidae. Por outro lado, *Prionyx fervens* utiliza *Xyleus* sp (Romaleidae) no Horto e em Sousas. *Bicyrtes discisa* é oligófaga no Horto e Japi, onde utiliza ninfas de percevejos

oligófaga no Horto e Japi, onde utiliza ninfas de percevejos Pentatomidae e Coreidae. *Trachypus elongatus* do Horto e *T. taschenbergii* do Japi são oligófagos, embora ambas pareçam preferir abelhas Meliponinae do gênero *Trigona*.

Anoplius amethystinus e *A. (Aracnophroctonus) sp.* no Horto, são oligófagas nas famílias Lycosidae e Ctenidae. Com exceção de *Cerceris sp. 1*, monófaga em besouros Chrysomellidae, as demais espécies deste gênero, exceto *Cerceris sp. 4*, que não observei com presa, usam Curculionidae no Japi. As espécies de *Liris, L. (Leptolarra) sp. 1*, *L. (Leptolarra) sp. 3* e *L. (Leptolarra) sp. 4* do Horto, utilizam espécies da família Grillidae. *Penepodium sp.*, no Horto e no Japi, utiliza espécies da família Blattaridae. Finalmente, *Astata gigas* no Horto e Japi é monófaga em ninfas de Pentatomidae.

c. Paralisação e transporte da presa

As presas de vespas escavadoras são levadas para o ninho total ou parcialmente paralisadas. Grande parte das espécies paralisa a presa parcialmente

Algumas vezes a presa recupera-se da paralisação e é novamente ferroadada até se imobilizar. Este comportamento de paralisação é frequente em espécies que caçam e cavam. Espécies com provisionamento progressivo carregam em geral a presa totalmente paralisada.

Paralisam completamente no Horto, *Ammophila sp. 2*, *Editha magnifica*, *Bembecinus agilis*, *Bicyrtes discisa*, *Eremnophila binodis*, *Trachypus elongatus*, *Poecilopompilus sp. 1*, *Penepodium sp.*, *Poecilopompilus s. fervidus*, *Poecilopompilus mixtus*, *Rubrica nasuta*, *Poecilopompilus polistoides* e *Tachypompilus xanthopterus*. Paralisam parcialmente no Horto, *Prionyx thomae*, *Prionyx fervens*, *Liris (Leptolarra) sp. 1*, *Liris (Leptolarra) sp. 4*, *Liris (Leptolarra) sp. 7*, *Anoplius (N.) amethystinus*, *Anoplius (Aracnophroctonus) sp.*, *Entypus ferruginipennis*, *Episyron*

conterminus e *Pepsis* sp.1. No Japi, paralisam total e parcialmente *Ammophila* sp.2, *Bicyrtes discisa*, *Bembecinus agilis*, *Eremnophila binodis*, *Eremnophila melanaria*, *Sphex ichneumoneus*, *Poecilopompilus* sp. 2, *Editha fuscipennis* e *Poecilopompilus* sp.3 e *Cerceris* sp.1, *Prionyx bifoveolatus* e *Entypus ferruginipennis*. Em Sousas, *Prionyx thomae*, *Prionyx fervens* e *Prionyx spinolai* paralisam parcialmente e *Ammophila* sp. 2 totalmente. Desenterei alguns gafanhotos e aranhas respectivamente de ninhos de *Prionyx thomae* e *Anoplius* (N.) *amethystinus*. Tão logo foram liberados, já recuperados da paralisia, começaram a se movimentar rapidamente. Presas íntegras, desenterradas de ninhos de *Editha magnifica* e de *Bicyrtes discisa*, permaneciam completamente imóveis. Alguns exemplares de *Crysmellidae*, retirados de fêmeas de *Cerceris* sp.1 quando se aproximavam do ninho, em vôo, estavam parcialmente paralisados, sendo capazes de movimentarem as pernas e antenas

Observei as modalidades de transporte de presas pedal tipo I, em vôo pelas antenas, arrastar de marcha-a-ré e arrastar para a frente.

No Horto, as seguintes espécies carregam suas presas em vôo, sustentando-as com as pernas medianas: *Penepodium* sp., *Cerceris* sp. 2, *Rubrica nasuta*, *Bembecinus agilis*, *Bicyrtes discisa*, *Trachypus elongatus* e *Editha magnifica*. No Japi, o mesmo tipo de transporte é efetuado pelas espécies *Penepodium* sp., *Cerceris* sp. 1, sp. 6 e sp. 7, *Trachypus taschenbergii*, *Editha fuscipennis*, *Bicyrtes discisa* e *Bembecinus agilis*.

No Horto, as seguintes espécies voam segurando as antenas das presas com as mandíbulas: *Liris* (*Leptolarra*) sp.4, *Liris* (*Leptolarra*) sp.1 e *Liris* (*Leptolarra*) sp.3.

No Horto, só as espécies de *Pompilidae* arrastam as suas presas de marcha-a-ré, *Anoplius* (N.) *amethystinus*, *Anoplius* (*Aracnophroctonus*) sp., *Poecilopompilus* a. *fervidus*, *Poecilopompilus mixtus*, *Poecilopompilus polistoides*, *Poecilopompilus* sp.1, *Tachypompilus*

xanthopterus e *Pepsis* sp.1. No Japi, este mesmo tipo de transporte é efetuado também apenas pelas seguintes espécies de Pompilidae, *Poecilopompilus* sp.2, *Poecilopompilus* sp.3 e *Entypus ferruginipennis*.

As espécies que, nas três localidades, efetuam o transporte de suas presas arrastando-as para a frente, segurando-lhes as antenas com as mandíbulas, são todas da família Sphecidae. No Horto, *Prionyx thomae* e *Prionyx fervens*. Em Sousas, *Prionyx thomae*, *Prionyx fervens* e *Prionyx spinolai* e no Japi, *Prionyx bifoveolatus*.

As espécies de Sphecidae que caçam larvas de Lepidoptera, carregam-nas para a frente, segurando-as pelo tórax com as mandíbulas. Estas espécies, no Horto, são: *Ammophila* sp.2, *Eremnophila binodis*. No Japi, estas espécies são: *Ammophila* sp.2, *Eremnophila binodis* e *Eremnophila melanaria* e em Sousas, apenas *Ammophila* sp.2 efetua este tipo de transporte.

Algumas espécies adotam mais de um tipo de transporte. *Poecilopompilus* a. *fervidus* e *P. mixtus* no Horto e *Poecilopompilus* sp.2 e *Poecilopompilus* sp.3 no Japi, seguram as aranhas por uma das pernas, com as mandíbulas e dão vãos curtos em direção ao ninho. De modo semelhante, *Penepodium* sp., *Liris (Leptolarra)* sp.4 e *Liris (Leptolarra)* sp.1 chegam voando próximas aos ninhos, segurando suas presas pelas antenas, com as mandíbulas. Em seguida, pousam e completam o percurso arrastando-as, para frente, também pelas antenas.

d. Sequência escavação / caça

No Horto, 15 espécies da família Sphecidae, escavam e depois caçam: *Ammophila* sp.2, *Eremnophila melanaria*, *Penepodium* sp., *Liris (Leptolarra)* sp.1, *Liris (Leptolarra)* sp.4, *Rubrica nasuta*, *Bicyrtes discisa*, *Bembecinus agilis*, *Editha magnifica*, *Trachypus elongatus*, *Astata gigas*, *Hoplisoides* sp.2, *Cerceris* sp.2, *Bicyrtes angulata* e *Stictia*

punctata, enquanto *Prionyx thomae*, *Prionyx fervens*, *Prionyx bifoveolatus*, *Anoplius* (N.) *amethystinus*, *Epiayron conterminus*, *Poecilopompilus a. fervidus*, *Poecilopompilus mixtus*, *Poecilopompilus polistoides*, *Poecilopompilus sp.1* e *Tachypompilus xanthopterus* caçam e escavam. No Japi, *Ammophila sp.2*, *Eremnophila binodis*, *Eremnophila melanaria*, *Cerceris sp.1*, *Trachypus taschenbergii*, *Bicyrtes discisa*, *Bembecinus agilis*, *Editha fuscipennis*, *Astata gigas* e *Stictia signata* escavam e caçam e *Prionyx bifoveolatus*, *Poecilopompilus sp.2* e *Poecilopompilus sp.3* caçam e escavam. Em Sousas, *Ammophila sp.2*, *Isodontia sp.1*, *Rubrica nasuta*, *Bicyrtes angulata* e *Stictia signata* escavam antes de caçar e *Prionyx thomae*, *Prionyx fervens* e *Prionyx spinolai* escavam após caçar.

As vespas escavam com as pernas anteriores ou com as mandíbulas. Com exceção de *Trachypus elongatus* e *Cerceris sp. 2* do Horto e *Trachypus taschenbergii* e *Cerceris sp. 1*, *sp. 6* e *sp. 7* do Japi, que empurram a terra cavada com o pigídio, as demais usam as pernas anteriores para efetuar este comportamento

e. Provisão dos ninhos

A entrada dos ninhos de vespas escavadoras permanece aberta ou fechada durante o provisão. Não há diferenças significativas entre as localidades com respeito a este tipo de comportamento (Tabela 10).

Tabela 10: Número de espécies e situação da entrada de dos ninhos durante o provisionamento.

Entrada do ninho	Número de espécies			Total
	Horto	Japi	Sousas	
Aberta	16	9	4	29
Fechada	8	5	1	14
Total	24	14	5	44

$$\chi^2 = 0.429 \quad gl = 2 \quad P = 0.807$$

As espécies, no Horto, que mantêm os ninhos abertos durante o provisionamento Horto são: *Prionyx bifoveolatus*, *Anoplius amethystinus*, *Epysiron conterminus*, *Prionyx fervens*, *Prionyx thomae*, *Poecilopompilus* sp. 1, *Cerceris* sp. 2, *Liris (leptolarra)* sp. 1, sp. 4 e sp. 7, *Trachypus elongatus*, *Poecilopompilus a. fervidus*, *Poecilopompilus mixtus* e *P. polistoides* e *Tachypompilus* sp 1. e *T.xanthopterus*. No Japi, as espécies que mantêm os ninhos abertos são: *Prionyx bifoveolatus*, *P. thomae*, *Sphex ichneumoneus*, *Cerceris* sp 1, *Cerceris* sp. 6, *Cerceris* sp. 7, *Trachypus taschenbergii*, *Poecilopompilus* sp. 2 e *Poecilopompilus* sp. 3. Em Sousas, as espécies que mantem os ninhos abertos são: *Prionyx bifoveolatus*, *P. thomae*, *P. fervens* e *P. spinolai*

No Horto, as espécies que mantêm os ninhos fechados durante o provisionamento são: *Ammophila* sp. 2, *Eremnophila binodis* e *E.melanaria*, *Penepodium* sp., *Bicyrtes discisa*, *Bembecinus agilis*, *Rubrica nasuta* e *Editha magnifica*. No Japi, as espécies que mantêm os ninhos fechados durante o provisionamento são: *Ammophila* sp. 2, *Eremnophila binodis*, *Bicyrtes discisa*, *Bembecinus agilis* e *Editha fuscipennis*; em Sousas, apenas *Ammophila* sp. 2 mantêm o ninho fechado durante o provisionamento.

Há várias possibilidades de acesso às celas dos ninhos em provisionamento. Grande parte das espécies cava o ninho, entra, permanecendo com o corpo dentro do ninho e puxa a presa com as mandíbulas para o seu interior.

Uma opção realizada eventualmente por *Editha fuscipennis* no Japi, e sempre por *Editha magnifica* no Horto, é a de cavar a entrada do ninho sem soltar a presa, deixar a presa com o corpo no início da luz do ninho, próximo à entrada, entrar no ninho, girar o corpo, retornar à entrada e, mantendo o corpo no interior do ninho, puxá-la para a cela com as mandíbulas. A segunda opção, cavar o ninho sem soltar a presa e entrar direto com ela para o interior do ninho, é realizada por *Bicyrtes discisa* e *Bembecinus agilis* no Horto; por *Bicyrtes discisa*, *Bembecinus agilis* e *Editha fuscipennis* no Japi. A terceira opção, entrar direto com a presa no ninho, cuja entrada é mantida aberta, é realizada por *Liris (Leptolarra) sp. 4*, *Cerceris sp. 2* e *Trachypus elongatus* no Horto; por *Cerceris sp.1*, *sp.6* e *sp.7* e *Trachypus taschenbergii* no Japi. A quarta opção e mais comum, deixar a presa próxima ao local do ninho, cavar, entrar e puxar a presa com as mandíbulas, é praticada no Horto por *Ammophila sp.2*, *Eremnophila binodis*, *Penepodium sp.*, *Prionyx thomae*, *P.fervens*, *Anoplius (N.) amethystinus*, *Episyron conterminus*, *Poecilopompilus mixtus*, *P.polistoides*, *Poecilopompilus sp.1*, *P.a. fervidus* e *Tachypompilus xanthopterus*. No Japi, este comportamento é realizado por *Ammophila sp.2*, *Eremnophila binodis*, *Eremnophila melanaria*, *Prionyx bifoveolatus*, *Poecilopompilus sp.2* e *Poecilopompilus sp.3*. Em Sousas este comportamento de acesso à cela é efetuado por *Ammophila sp.2*, *Prionyx thomae*, *P.fervens* e *P.spinolai*.

Vespas escavadoras provisionam os ninhos de três formas: com apenas uma presa, com várias presas sucessivamente, ovipondo sobre a última armazenada, e de modo progressivo. Grande parte das espécies provisiona o ninho com apenas uma presa.

No Horto, as seguintes espécies provisionam com uma presa: *Ammophila* sp.2, *Eremnophila binodis*, *Prionyx thomae*, *P.fervens*, *Anoplius* (N.) *amethystinus*, *Episyron conterminus*, *Entypus ferruginipennis*, *Poecilopompilus a.fervidus*, *P.mixtus*, *P. polistoides* e *Tachypompilus xanthopterus*. No Japi, as seguintes espécies efetuam este tipo de provisionamento: *Ammophila* sp.2, *Eremnophila binodis*, *E. melanaria*, *Prionyx bifoveolatus*, *Entypus ferruginipennis*, *Poecilopompilus* sp.2 e *Poecilopompilus* sp.3. Em Sousas, as espécies que provisionam com uma única presa são: *Ammophila* sp.2, *Prionyx thomae* e *P.fervens*.

As espécies que efetuam o provisionamento massal são *Penepodium* sp. no Horto e *Prionyx spinolai* em Sousas. Finalmente, no Horto, as espécies que provisionam progressivamente são: *Bicyrtes discisa*, *Rubrica nasuta*, *Bembecinus agilis*, *Editha magnifica* e *Trachypus elongatus*. No Japi, provisionam progressivamente, *Bicyrtes discisa*, *Bembecinus agilis*, *Cerceris* sp.1, *Editha fuscipennis* e *Trachypus taschenbergii* no Japi.

Pela primeira vez, registro o cuidado à prole para *Editha magnifica* e *Editha fuscipennis*. Ambas as espécies provisionam seus ninhos, trazendo presas diariamente, até que a larva complete seu desenvolvimento. Observei uma fêmea marcada de *Editha magnifica* iniciando escavação de um novo ninho sobre o fechamento temporário do ninho de uma outra fêmea. Após retirar a terra, entrou imediatamente, permanecendo no interior do ninho por 40". Ao sair, fechou a entrada do ninho jogando terra e socando com o abdome. Em seguida, iniciou a escavação de um outro ninho a quatro cm. do anterior. Após dois dias, abri o ninho, que ainda estava sendo provisionado, verificando que continha uma larva bem desenvolvida e hígida. Baseado neste fato, suponho de que possa ter havido reconhecimento da larva por uma fêmea que certamente não é a materna.

Tendo em vista que uma fêmea de *Editha magnifica* provisiona um ninho por até três semanas consecutivas,

trazendo para a larva, em média, 5 borboletas diariamente, estimo que cerca de 100 borboletas são consumidas por uma larva até que complete seu desenvolvimento.

f. Posição da presa e do ovo na cela

As vespas depositam os corpos das presas nas celas em três posições. No Horto, as espécies que depositam suas presas nas celas, deixando-lhes o corpo em posição lateral são: *Ammophila* sp.2, *Eremnophila binodis*, *Prionyx thomae*, *P.fervens* e *Editha magnifica*. No Japi, as seguintes espécies efetuam este tipo de comportamento: *Ammophila* sp.2, *Eremnophila binodis*, *E.melanaria*, *Prionyx bifoveolatus*, *Bembecinus agilis* e *Editha fuscipennis*. Em Sousas, as espécies que colocam os corpos das presas em posição lateral são: *Prionyx thomae*, *P.fervens*, *P. spinolai* e *Ammophila* sp.2.

No Horto, as espécies que colocam a presa na cela em posição dorso-ventral são todas da família Pompilidae: *Anoplius* (N.) *amethystinus*, *Episyron conterminus*, *Poecilopompilus* a. *fervidus*, *P.mixtus*, *P.polistoides* e *Tachypompilus* sp.1. No Japi, tanto espécies de Pompilidae quanto de Sphecidae colocam as presas com o corpo em posição dorso-ventral: *Bicyrtes discisa*, *Poecilopompilus* sp.2 *Poecilopompilus* sp.3. E, finalmente, as espécies que colocam a presa em posição ventre-dorsal são apenas *Tachypompilus xanthopterus* no Horto e *Astata gigas* no Japi.

Identifiquei cinco posições do ovo dentro do ninho. Quatro posições são do ovo sobre a presa e uma delas na cela vazia.

Tanto os Sphecidae quanto os Pompilidae, das três localidades, apresentam espécies que ovipõem na lateral do abdome de suas presas. No Horto, os Sphecidae *Ammophila* sp.2, *Eremnophila binodis*; no Japi, *Ammophila* sp.2, *Eremnophila binodis*, *E.melanaria*; e em Sousas, *Ammophila* sp.2 ovipõem lateralmente no abdome das presas. O mesmo

acontece, no Horto, com os Pompilidae *Episyron conterminus*, *Poecilopompilus a. fervidus*, *P. mixtus*, *P. polistoides*, *Tachypompilus sp.1*, *T. xanthopterus* e no Japi, com *Poecilopompilus sp.3* e *Poecilopompilus sp.2*.

Prionyx thomae e *P. fervens* do Horto, *P. bifoveolatus* do Japi e *P. thomae*, *P. spinolai* de Sousas ovipõem na articulação da coxa posterior. Apenas *Astata gigas* do Japi ovipõe na porção ventral do tórax, entre as pernas anteriores. E, finalmente, *Editha fuscipennis* do Japi é a única espécie que ovipõe na cela vazia, colando o ovo pela base em um pedestal de grãos de areia.

g. Fechamento dos ninhos

Grande parte das espécies das famílias Pompilidae e Sphecidae fecha os ninhos socando a entrada com o abdome. Algumas espécies tampam-na com pedriscos que carregam com as mandíbulas e outras espécies lançam areia, por debaixo do corpo, com as pernas dianteiras. No Horto as espécies que compactam os ninhos socando-os com o abdome são as seguintes: *Rubrica nasuta*, *Bicyrtes discisa*, *Bembecinus agilis*, *Editha magnifica*, *Anoplius (N.) amethystinus*, *Episyron conterminus*, *Poecilopompilus a. fervidus*, *P. mixtus*, *Poecilopompilus sp.1*, e *Tachypompilus xanthopterus*. No Japi, as espécies que efetuam este tipo de comportamento são: *Bicyrtes discisa*, *Bembecinus agilis*, *Editha fuscipennis*, *Poecilopompilus sp.2* e *Poecilopompilus sp.3* socam com o abdome.

As espécies que, no Horto, tampam a entrada do ninho com pedriscos são: *Ammophila sp.2* e *Eremnophila binodis*. Já no Japi, efetuam este comportamento as espécies *Ammophila sp.2*, *Eremnophila binodis* e *E. melanaria* e em Sousas apenas *Ammophila sp.2*.

As espécies que, nas três localidades, preenchem a luz dos ninhos apenas lançando terra com as patas dianteiras são: no Horto, *Prionyx thomae* e *P. fervens*; em Sousas,

Prionyx thomae, *P. fervens* e *P. spinolai* e no Japi somente *P. bifoveolatus*.

No Horto, observei as seguintes espécies camuflando os ninhos: *Poecilopompilus a. fervidus*, *Ammophila* sp.2 e *Tachypompilus xanthopterus*. As fêmeas após compactarem os ninhos, espalhavam sobre eles fragmentos de folhas e pequenos gravetos, recolhidos com a mandíbula.

Finalmente, grande parte das espécies torna a entrada do ninho indistinguível, nivelando-o ao solo circundante. Apenas quando isto acontece é que as espécies encerram o processo de fechamento definitivo do ninho.

h. Defesa contra inimigos naturais

Existem dois tipos de comportamentos básicos de defesa ativa da presa e do ninho contra inimigos naturais. Grande parte das espécies de Pompilidae e Sphecidae ataca formigas que se aproximam dos ninhos ou das presas já capturadas. Outras espécies, enquanto estão cavando ninho, verificam as presas, que são mantidas paralisadas em algum substrato.

No Horto são as seguintes espécies que atacam formigas quando estas interferem na escavação do ninho ou se aproximam das presas: *Ammophila* sp.2, *Eremnophila binodis*, *Editha magnifica*, *Penepodium* sp., *Prionyx thomae*, *Anoplius* (*Aracnophroctonus*) sp., *Prionyx fervens*, *Liris* (*Leptolarra*) sp.4, *Entypus ferruginipennis*, *Rubrica nasuta*, *Bicyrtes discisa* e *Tachypompilus xanthopterus*. No Japi, as espécies que apresentam este tipo de comportamento são: *Ammophila* sp.2, *Eremnophila binodis*, *E. melanaria*, *Editha fuscipennis*, *Prionyx bifoveolatus*, *Entypus ferruginipennis*, *Bicyrtes discisa*, *Bembecinus agilis* e *Stictia signata*. Em Sousas, as espécies que atacam formigas são: *Rubrica nasuta*, *Prionyx thomae*, *P. fervens*, e *P. spinolai*.

As espécies que mantêm as presas sobre algum galho de arbusto ou erva, interrompem várias vezes a escavação do

ninho, retornam ao local onde depositaram a presa, tocando inteiramente seu corpo com as antenas. Além disso, a medida que o ninho vai se aprofundando, a fêmea desloca a presa para outro substrato, cada vez para mais próximo do ninho. No Horto, as espécies que verificam as presas são:

Poecilopompilus a.fervidus, *P.mixtus*, *P.polistoides*, *Poecilopompilus sp.1* e *Entypus ferruginipennis*. No Japi, as espécies que efetuam este tipo de comportamento são:

Poecilopompilus sp.2 e *Poecilopompilus sp.3*.

Observei uma fêmea de *Editha magnifica*, investindo contra formigas *Crematogaster sp.* que a atacavam enquanto cavava. As formigas continuaram atacando a vespa, mordendo-lhe as pernas, até que ela se mudou para outro local. No Japi, observei um ninho de *Bembecinus agilis*, sendo saqueado por formigas que retiraram todas as presas e a larva da vespa.

1. Comportamento territorial e cópula

Grande parte das fêmeas das espécies não são territoriais. Observei apenas duas espécies cujos machos são territoriais e se mantêm presentes durante boa parte do período reprodutivo. Geralmente, para grande parte das espécies, não observei machos nos locais onde as fêmeas estavam nidificando.

Bembecinus agilis é protrândrica (isto é, os machos emergem antes das fêmeas) e ambos machos e fêmeas são territoriais. No Japi, na mancha 1, no início de outubro de 1988, 1989 e 1990, observei apenas machos desta espécie voando rente ao solo e envolvidos em encontros agonísticos. Os encontros podem durar de poucos a vários segundos, algumas vezes injuriando as asas dos oponentes. Até três machos podem se engalfinhar, simultaneamente, rolando pelo chão como uma bola. Durante o período reprodutivo, os machos copulam com as fêmeas em nidificação. De meados de novembro até dezembro, os machos desaparecem e algumas

fêmeas permanecem nidificando. Em fins de janeiro, provavelmente ocorre uma segunda geração, pois os machos voltam a aparecer. As fêmeas e machos de *B. agilis* também podem ter encontros agonísticos, de alguns segundos, com machos e fêmeas de *Bicyrtes discisa* que nidifica bem próximo (Figura 8). Os contatos de fêmeas de *B. discisa*, entre si, são menos frequentes e intensos do que entre os machos de *Bembecinus agilis*, entre si, ou com machos e fêmeas de *Bicyrtes discisa*. Em 1988, 1989 e 1990, *Bembecinus agilis*, que é a espécie mais agressiva e abundante, ocupava o centro da mancha e *Bicyrtes discisa*, menos agressiva e tardia, ocupava sempre a periferia.

No Horto os machos de *Editha magnifica*, no início das estações reprodutivas, em meados de janeiro de 1988, 1989, 1990, patrulham os barrancos à procura de fêmeas. *E. magnifica* provavelmente é protrândica e a proporção sexual no início da estação reprodutiva é de 10 machos : 1 fêmea. Em meados de abril, no pico da estação reprodutiva, a proporção pode chegar a 1 : 2. Quando isso acontece alguns machos, embora patrulhem eventualmente, tendem a ser mais residentes. Quatro machos permaneceram em torno de cinco semanas defendendo grupos de duas a três fêmeas que nidificavam muito próximas e com as quais copulavam várias vezes ao dia. Alguns machos parecem apenas patrulhar e em geral não vencem nos embates com os residentes. Os embates iniciam com perseguição, confronto e contato de pernas, mandíbulas e abdome resultando até em rolamento dos oponentes, barranco abaixo, às vezes com injúrias nas asas. Observei também uma vez um encontro agonístico entre fêmeas de *Tachypompilus xanthopterus* que talvez sejam territoriais. Um desses encontros agonísticos resultou em contatos físicos, com as vespas entrelaçando as pernas e tentando morder as asas. Após rolarem barranco abaixo e se desembaraçarem, a intrusa voou para outra parte do barranco e a residente continuou a retirar terra da cavidade, onde já havia construído um ninho.

No Horto, machos de *Ammophila* sp.2, *Eremnophila binodis*, *E.melanaria* e *E.opulenta* e no Japi *Ammophila* sp.2, *Eremnophila binodis* e *E.melanaria* montam as fêmeas prendendo-as com as mandíbulas, pelo pescoço. As pernas dos machos ficam completamente livres e dobradas sobre o corpo da fêmea. A flexão conjunta dos abdômes durante cópula pode assumir a forma de uma elipse. Quando perturbados, os machos levantam vôo levando as fêmeas junto.

Os machos de *Editha magnifica*, em geral, aproximam-se voando dos microhabitats de nidificação e pairam no ar, próximo aos ninhos. Quando notam uma fêmea, arremetem-se contra ela e tentam imobilizá-la. A imobilização ocorre com o auxílio de espinhos grossos nas coxas medianas que, com a flexão dos fêmures, seguram e torcem as asas da fêmea impedindo-a de voar ou de impulsionar o corpo. A cópula pode durar de 30 segundos a 1 minuto, após o que, as fêmeas tentam se desembaraçar e muitas vezes o par rola barranco abaixo. Embora a cópula ocorra, com maior frequência, nos barrancos onde as fêmeas nidificam, observei um macho montando uma fêmea que sugava néctar e outro se arremetendo sobre uma fêmea em vôo, segurando-a e voando com ela até um arbusto, onde a cópula ocorreu. Muitas vezes, os machos após copularem com fêmeas, que continuam a cavar, tentam aprisioná-las no interior do ninho. Eles lançam terra sob seu corpo, com as pernas anteriores e usam o abdome para socar, de modo semelhante às fêmeas. Entretanto, como são excelentes escavadoras, as fêmeas retiram rapidamente a terra que obstrui a entrada do ninho e continuam a cavar. Este comportamento do macho se repete frequentemente, em vários dias, com a mesma fêmea.

Finalizando, *Bembecinus agilis*, no Japi, é uma espécie promiscua. Os machos são aparentemente maiores do que as fêmeas, montam-nas segurando-lhes o corpo com as pernas e provavelmente com o auxílio das antenas modificadas. O terceiro segmento das antenas é espessado, possui um espinho articulado e proeminente que auxiliaria a

fixação do macho pelas bases das antenas das fêmeas. A cópula nessa espécie dura somente alguns segundos.

A cópula de *Bicyrtes discisa* também dura apenas alguns segundos e os machos, durante a cópula, parecem segurar o corpo das fêmeas com as pernas.

A fim de facilitar a identificação de padrões comuns de alguns atributos comportamentais e biológicos discutidos no texto, apresento a Tabela 11 que representa uma matriz de dados agrupando estas informações. Nem todos os aspectos da biologia e comportamento podem ser tratados de forma conveniente nesta tabela. Enquanto os dados de algumas espécies se baseiam na observação de numerosos indivíduos de várias localidades, outros são baseados em apenas poucos indivíduos ou até em apenas um indivíduo. Consequentemente, as generalizações tentadas no texto são sujeitas a mudanças à medida que aumente a amostragem de indivíduos das espécies poucos representadas.

Tabela 11. Resumo de aspectos da biologia e comportamento de 14 espécies de Pompilidae e 30 de Sphecidae.

Espécies	Micro Habitat	Sequência de Comportamento	Tipo de Ninho	Fecho do Ninho	Tipo de presa	Paralisação	Presa em substrato	Trans- porte	Provisão	Entrada de ninho
POMPILIDAE										
Anoplius										
<u>anethystinus</u>	SA	PN	IC	AB	Lc	PP	VE	MRp	UP	Ab
<u>(Aracnophroctonus) sp.</u>	SA	PN	IC	-	Lc	PP	VE	MRp	UP	Ab
Episyron										
<u>conterminus</u>	CE	PN	SS	AB	AR	PP	VE	MRp	UP	Ab
Entypus										
<u>ferruginipennis</u>	SA	PN	IC	-	LI	PP	VE	MRp	UP	-
Pepsis										
<u>sp.1</u>	SB	PN	-	-	LI	PP	-	MRp	UP	-
Paecilopompilus										
<u>sp.1</u>	LE	PN	SS	AB	AR	PP	VE	MRp	UP	Ab
<u>sp.2</u>	LE	PN	SS	AB	AR	PP	VE	MRp	UP	Ab
<u>sp.3</u>	TB	PN	SS	AB	AR	PP	VE	MRp	UP	Ab
<u>sp.4</u>	LE	PN	SS	AB	AR	PP	VE	MRp	UP	Ab
<u>a. fervidus</u>	BB	PN	SS	AC	AR	PP	VE	MRp	UP	Ab
<u>mixtus</u>	LE	PN	SS	AB	AR	PP	VE	MRp	UP	Ab
<u>polistoides</u>	LE	PN	SS	AB	AR	PP	VE	MRp	UP	Ab
Tachypompilus										
<u>sp.1</u>	CV	PN	IC	-	LI	PT	-	-	UP	Ab
<u>xanthopterus</u>	CV	PN	IC	AC	HE	PT	-	MRp	UP	Ab
SPHECIDAE										
<u>Amophila sp.1</u>	CE	NP	SS	MA	LE	PT	DN	PFm	UP	Ab
<u>Astata gigas</u>	LE	NP	SS	-	PE	PT	DN	EVp	PR	Ab
<u>Beabecinus agilis</u>	LE	NP	SS	AB	CI	PT	DN	EVp	PR	FE
<u>Bicyrtes discisa</u>	LE	NP	SS	AB	PE	PT	DN	EVp	PR	FE
<u>Cerceris sp.1</u>	LE	NP	SS	PG	CR	PP	DN	EVp	PR	Ab
<u>Cerceris sp.2</u>	LE	NP	SS	PG	-	-	-	-	-	Ab
<u>Cerceris sp.6</u>	TB	NP	SS	-	CU	PP	DN	EVp	PR	Ab
<u>Cerceris sp.7</u>	GR	NP	SS	-	CU	PP	DN	EVp	PR	Ab
<u>Editha fuscipennis</u>	CE	NP	SS	AB	LA	PT	DN	EVp	PR	FE
<u>Editha magnifica</u>	CE	NP	SS	AB	LA	PT	DN	EVp	PR	FE
Eremnophila										
<u>binodis</u>	TB	NP	SS	MA	LE	PT	DN	PFm	UP	Ab
<u>melanaria</u>	CE	NP	SS	MA	LE	PT	DN	PFm	UP	Ab
<u>Hoplisoides sp.1</u>	CE	NP	SS	AB	CI	PT	DN	EVp	-	FE
Liris(Leptolarra)										
<u>sp. 1</u>	SA	NP	IC	-	GR	PP	DN	EVm	-	-
<u>sp. 3</u>	CV	NP	IC	-	GR	PP	DN	EVm	-	-
<u>sp.4</u>	MB	NP	SS	-	GR	PP	DN	EVm	-	-
<u>sp.7</u>	MB	NP	SS	-	GR	PP	DN	EVm	-	-
<u>Penepodium sp.</u>	BB	NP	SS	-	BL	PT	DN	EVm	MA	FE

Continuação da Tabela 11

Espécies	Micro Habitat	Sequência de Comportamento	Tipo de Ninho	Fecho do Ninho	Tipo de presa	Paralisação	Presa em substrato	Transporte	Provisão	Entrada de ninho
<u>Prionyx</u>										
<u>bifoveolatus</u>	CE	PN	SS	PA	AC	PP	VE	PF _m	UP	Ab
<u>fervens</u>	LE	PN	SS	PA	AC	PP	VE	PF _m	UP	Ab
<u>spinolai</u>	TB	PN	SS	PA	AC	PP	VE	PF _m	MA	Ab
<u>thomae</u>	LE	PN	SS	PA	AC	PP	VE	PF _m	MA	Ab
<u>Rubrica nasuta</u>	LE	NP	SS	AB	SI	PT	DN	EVp	PR	FE
<u>Sphex ichneumoneus</u>	GR	NP	SS	-	GR	PP	-	PF _m	MA	Ab
<u>Tachysphex</u>										
<u>apoctenus</u>	LE	NP	SS	-	PE	PT	DN	EVp	-	FE
<u>Tachytes</u>										
<u>fraternus</u>	LE	NP	SS	-	PE	PT	DN	EVp	-	FE
<u>ruficaudis</u>	MB	NP	SS	-	PE	PT	DN	EVp	-	FE
<u>Trachypus</u>										
<u>elongatus</u>	LE	NP	SS	PG	Me	PT	DN	EVp	PR	Ab
<u>romandi</u>	MB	NP	SS	-	-	-	-	-	-	-
<u>taschenbergii</u>	LE	NP	SS	PG	Ma	PT	DN	EVp	PR	Ab

Explicação dos símbolos usados na Tabela 11Microhabitat

SA- Sauveiro
 CE- Canto arenoso
 SB- Sub-bosque
 BB- Base de barranco
 MB- Meio de barranco
 TB- Topo de Barranco
 CV- Cavidades de raízes,
 de animais ou naturais
 GR- entre gramíneas
 em trilhas ou barranco

Sequência de comportamento

NP- Ninho primeiro,
 presa depois
 PN- Presa primeiro,
 ninho depois

Tipo de Ninho
 IC- interior de
 cavidades
 SS- a partir da superfície do solo

Tipo de Presa

A letra maiúscula indica o tipo principal
 e a minúscula tipos menos usados
 Lc- Licosidae e Ctenidae
 AR- Argyropidae
 LI- Licosidae
 HE- Heteropodidae
 CI- Cicadellidae
 PE- Pentatomidae
 Pc- Pentatomidae e Coreidae
 CR- Crysomelidae
 CU- Curculionidae
 LA- Lepidoptera adulto
 LE- Larva de Lepidoptera
 GR- Grillidae
 BA- Blattaridae
 AC- Acrididae
 SI- Simulidae
 TE- Tettigonidae
 Ma- Meliponinae e Apoidea
 Me- Meliponinae e Eumenidae

Tipo de fechamento dos ninhos

AB- Joga terra com as patas
 e compacta com abdome
 AC- Idem, além de espalhar
 com as mandíbulas fragmen-
 tos de vegetação
 MA- Coloca pedrisco ou fragmen-
 tos de vegetação na entrada
 PG- Empurra a terra com o pigídeo
 -- Não observado

Paralisação da Presa

PT- Paralisação total
 PP- Paralisação parcial

Colocação da Presa em substrato
 VE- Vegetação
 DN- Entra direto no ninho
 com a presa
 -- Não observado

Transporte da presa

MRp- arrastando a
 presa de marcha-a-ré
 PF_m- arrastando a presa para
 frente pelas antenas,
 com as mandíbulas
 EVp- Em voo segura
 com as pernas
 EV_m- Em voo segura
 pelas antenas com
 as mandíbulas

Provisionamento dos ninho

UP- Uma presa
 MA- Massal
 PR- Progressivo

Entrada do ninho durante o provisionamento

Ab- aberta
 FE- Fechada

DISCUSSÃO:

1. Características físicas

Solos arenosos, devido a sua fácil desagregação oferecem pouca resistência à escavação. Evans e Eberhard (1970) e Iwata (1976) reconhecem a preferência de vespas escavadoras por solos arenosos. Entretanto, há espécies que podem preferi-los mais ou menos compactos. Apenas duas espécies deste estudo preferem solos que se desagregam muito facilmente: *Episyron conterminus*, que nidifica em pequenos bancos de areia pura acumulado por águas pluviais e *Tachypompilus xanthopterus* que nidifica em solos desagregados em cavidades. Algumas espécies estudadas são euriedáficas como Genise (1982) refere-se a *Bicyrtes discisa* que, na Argentina e neste estudo, nidifica tanto em solos arenosos compactos quanto em areia solta.

A textura do solo é importante pois pode interferir na capacidade de escavação. Brockmann (1979), amostrando os solos de locais de nidificação de *Sphex ichneumoneus*, encontrou a maior parte dos ninhos nas classes texturais Arenoso-Franco e Franco-arenoso, como são também os solos das regiões que estudei. Selecionar sítios de nidificação com solos friáveis pode ser adaptativo devido ao menor tempo dispendido na atividade de cavar, comparado a solos compactos. Isto implicaria na ampliação do tempo para provisionamento e outras atividades reprodutivas (que é relativamente curto para vespas escavadoras que têm, em geral, uma longevidade em torno de 2 semanas (Evans 1966a)), influenciando na capacidade de produzir descendentes. Esta poderia ser uma das razões ecológicas da preferência por solos arenosos, e porque comunidades de vespas escavadoras são ricas em regiões áridas e semi-áridas (Wheeler 1918).

A mesma possibilidade pode ser estendida a abelhas solitárias, muitas delas escavadoras, cujas comunidades são também mais ricas nessas áreas (Linsley 1958). Entretanto,

Evans (1970) admite que algumas espécies de vespas, que nidificam em solos muito compactos, desenvolveram mecanismos de redução da quantidade total de tempo de escavação, o que poderia ser interpretado como uma adaptação a estes tipos de solo.

Não apenas a facilidade de cavar mas também a boa capacidade de drenagem do solo (Brockmann 1979 e Fye 1972) e a inclinação do terreno, são importantes para o escoamento da água pluvial, impedindo o encharcamento dos ninhos. Isto favorece o desenvolvimento larval de muitas espécies, pois a excessiva umidade do solo, facilitando o crescimento rápido de microorganismos, pode comprometer a viabilidade das larvas e decompor a presa rapidamente. Esta poderia ser outra razão da alta riqueza de vespas escavadoras em regiões áridas e semi-áridas, como já comentei. E, finalmente, a exposição do solo à luz direta do sol parece também ser muito importante. Agregados de nidificação são sempre expostos à luz direta (Evans 1966b; Genise 1982). Michener et al (1958), estudando agregados de abelhas solitárias que nidificam em barrancos, nos arredores de Curitiba, notaram a preferência de todas as espécies pelo barranco inteiramente iluminado de um dos lados da estrada. Como os barrancos de ambos os lados não apresentavam diferenças pedológicas, os autores concluíram que o fator determinante seria a temperatura. Do ponto de vista textural, o solo de ambos os barrancos que margeiam a estrada na áreas 1 e 2 de Horto são semelhantes, embora também difiram quanto a exposição à insolação: um dos lados recebe diretamente a luz do sol pela maior parte do ano. Deste modo, semelhante ao observado por Michener et al. (1958), 30 espécies de vespas e 10 espécies de abelhas solitárias nidificavam apenas do lado ensolarado destas duas áreas. Todavia, Fye (1972) acredita que as tendências fotofílicas geralmente atribuídas a Hymenoptera Acuelata (ele não cita bibliografia e nem caracteriza precisamente o que seja tal tendência) são respostas indiretas à luz porque proporcionam condições de

forrageamento e de nidificação. Entretanto, não a luminosidade em si, mas a temperatura é para mim o fator mais importante. Brockmann (1979), em estudo detalhado sobre o comportamento de seleção de microhabitat de nidificação em *Sphex ichneumoneus*, conclui que, seguindo regras bastante complexas, a fêmea promove o desenvolvimento da prole nos solos mais quentes. Na Serra do Japi, ambos os lados do gradiente altitudinal são expostos à luz direta e as espécies de vespas nidificam em cada lado indistintamente. Curiosamente, não observei nessa localidade e em Sousas, também completamente exposta ao sol, nenhuma espécie de abelha solitária nidificando. Finalmente, a nidificação em solos que recebem luz solar por grande parte do dia parece uma tendência universal para comunidades de vespas escavadoras. Aparentes exceções que observei incluem *Cerceris* sp. 1 no Japi e *Sphex ichneumoneus* do Japi e Horto. A primeira com duas agregações em local umbroso e a última nidificando entre a vegetação herbácea na base de um pequeno barranco. Entretanto, ambas nidificam também em locais ensolarados.

2. Manchas e agregações de nidificação

O registro de várias espécies de Pompilidae e Sphecidae nidificando agregadamente é comum para esfecólogos (e.g. Evans 1970, 1974; Janvier 1956; Post 1981; Rau e Rau 1919; Genise 1981a, 1982b).

No presente estudo, observei agregações de *Editha magnifica*, *Bicyrtes discisa* e *Bembecinus agilis*, persistindo por vários anos nos mesmos locais. Entretanto, é interessante notar que *Sphex ichneumoneus*, *Prionyx spinolai* e *Rubrica nasuta*, registrados frequentemente em amplas agregações (Bohart e Menke 1976), só tenham sido observados, por mim, nidificando isoladamente. Comparações de populações em diferentes partes da distribuição dessas espécies são necessárias para esclarecer as razões destas

diferenças.

Não existem muitos registros claros de agregações interespecíficas que mantenham uma sequência sucessória previsível, como na mancha 1 do Japi e a área 2 do Horto. Evans (1974), em um estudo sobre colonização de manchas, indicou essa possibilidade para 13 espécies durante vários anos. Porém, em um estudo anterior, Evans (1970) agrupou todas as espécies da comunidade, nidificando por três verões não consecutivos, o que o impediu de verificar a ocorrência de uma sequência sucessional previsível. Este padrão sucessional, que acredito ser comum, pode ser assegurado pelo alto grau de viscosidade de populações de vespas escavadoras que, uma vez estabelecidas, continuam se reproduzindo por muitas gerações em um mesmo local, e pela sincronização de fenologias entre as vespas e suas presas. Por outro lado, como Evans (1974) salientou, vespas escavadoras devem ser capazes de colonizar rapidamente, ambientes com solos expostos, devido à tendência da vegetação, em seu próprio processo de sucessão, ocupar as áreas desnudas, tornando-as impróprias para a construção de ninhos de grande parte das espécies. Olberg (1959), citado em Evans (1966a), em seu livro sobre vespas solitárias da Europa meridional, acredita que agregações sejam resultados da qualidade e adequabilidade (não definidos por Evans) de locais de nidificação. Neste estudo, concordo com Olberg para locais onde há escassez de manchas de solos arenosos (a meu ver adequabilidade), e com disponibilidade de presas para várias espécies (o que interpreto como qualidade). Porém, em locais como dunas e praias onde a disponibilidade de espaço é ampla, a existência das agregações interespecíficas deve ser influenciada pela disponibilidade de presas mais do que pela limitação do substrato de nidificação. Em ambos os casos, a manutenção das agregações poderia ser influenciada pelo grau de filopatria ou tenacidade de diferentes espécies, o que já foi discutido por Michener (1974) para abelhas, Evans (1974) e Rubink

(1982) para vespas e Thorpe (1945) em geral para diversas espécies.

Como mostrei aqui e Evans (1970) e Genise (1982b) também observaram, agregados de nidificação são principalmente compostos de espécies que utilizam presas e microhabitats de nidificação completamente distintos. Isto porque são especializadas em presas e em microhabitats. Evans (1970) e Genise (1982b) acreditam que, nestes agregados, a exclusão competitiva é o processo que provoca a diferenciação de nichos ecológicos em vespas escavadoras, determinando os padrões de distribuição de espécies congênicas. Realmente, como eu próprio verifiquei, algumas espécies congênicas são mutuamente excludentes das mesmas localidades. Entretanto, também não é rara a ocorrência de espécies congênicas, coexistentes numa mesma localidade, como pode ser visto para o Horto (Apêndice 1). Por isso, não posso aceitar a universalidade do princípio da exclusão competitiva, baseado apenas em dados de distribuição de espécies, como parece a tendência desses autores. Considero necessária a obtenção de dados sobre a variabilidade de dieta e locais de nidificação, principalmente em localidades com grande número de espécies como o Horto, o que espero possa ajudar a esclarecer essa questão. Finalmente, a existência e manutenção das agregações não é especialmente influenciada pela estrutura da vegetação circundante, pois a despeito das diferenças, que as três localidades apresentam, em todas elas existem as agregações.

Em locais onde manchas de nidificação ocorrem escassamente, uma vez que estas sejam colonizadas e os tamanhos das populações de vespas aumentem, principalmente em espécies filopátricas, tanto a competição intra como interespecífica poderiam influenciar no grau de dispersão e capacidade de colonização de outras manchas. Brockmann (1979) comenta que a competição interespecífica não parece ser um fator importante influenciando a localização de

ninhos de *Sphex ichneumoneus*, uma vez que, no local em que ela estudou, existem poucas espécies de vespas escavadoras que poderiam estar competindo por microhabitats de nidificação. Em seguida, no mesmo parágrafo, Brockmann afirma que, sem dúvidas, a competição interespecífica foi importante na evolução da preferência por locais de nidificação nesta espécie. Porém, ela não menciona como o processo de fato ocorreu. Em regiões onde a distribuição de locais de nidificação são mais contínuas, a competição interespecífica por espaço, caso ocorra, pode ser mais relaxada. Devido a este relaxamento, provavelmente as espécies destes locais não sejam rápidas colonizadoras e constituam faunas com maior ocorrência de endemismos. Ambientes semi-desérticos e litorâneos com grandes extensões de areia, talvez se situem nesta categoria, enquanto em ambientes com áreas de nidificação escassas, como clareiras do interior de matas, talvez as comunidades sejam constituídas de espécies vageis e com ampla distribuição. Nota-se, a esse respeito, que uma parte considerável das espécies que observei apresenta ampla distribuição, como mostro no próximo tópico, e talvez colonizem os ambientes rapidamente. Em um de seus estudos, Evans (1974) encontrou muitas espécies tidas como rápidas colonizadoras e argumenta que, por evoluírem em ambientes efêmeros, estas vespas devam ser capazes de rápida colonização e emissão de novos propágulos. O argumento de Evans implica em que a estrutura de comunidades nestes ambientes seja de certo modo influenciada pela instabilidade do ambiente físico. De qualquer modo, ambas as idéias necessitam ser demonstradas comparando comunidades em ambientes estáveis e instáveis.

Evans (1974) e Brockmann (1979) admitiram a importância do parasitismo no controle do tamanho de populações de vespas em agregações. Entretanto, Evans distinguiu o efeito do parasitismo em espécies que colonizam os ambientes com diferentes velocidades. Espécies rápidas colonizadoras seriam mais capazes de se evadir

principalmente de Diptera parasitas. Ao contrário, o efeito controlador de parasitas Mutilidae seria, sobretudo, em espécies que persistem por vários anos nidificando em um mesmo local. Porém, o próprio Evans (1970), em estudo realizado em outra região, não encontrou nenhum Mutilidae parasitando espécies filopátricas. Neste estudo, exceto na área 2 de Horto que apresentou várias espécies de Mutilidae, observei pouquíssimas espécies de parasitas nas manchas de nidificação. Entretanto, nos barrancos desta área, também nidificavam várias espécies de abelhas solitárias, locais onde eu vi muitas das espécies de Mutilidae andando ativamente e realizando prospecções em entradas de ninhos. Por outro lado, como eu escavei poucos ninhos, são necessárias mais observações que permitam uma avaliação consistente sobre o papel de parasitas na dinâmica das manchas.

Uma outra possibilidade relacionada à dinâmica de manchas foi considerada por Rubink (1982). Em uma agregação de *Bembix pruinosa* ele encontrou a adequabilidade de locais de nidificação decrescendo através de repulsões mútuas entre coespecíficos, o que pode ser uma forma de competição intraespecífica. Portanto, caso esse comportamento de repulsão seja amplamente representado entre as espécies de vespas escavadoras, sua importância deve ser também avaliada em estudos sobre a origem e manutenção das agregações. Mas essa possibilidade pode não ser universal. Observei por exemplo, fêmeas de *Editha magnifica* nidificando lado a lado sem que a presença de uma afetasse a outra, o que Evans (1966b) observou também para outras espécies. De outro lado, a intervenção de organismos, como formigas, pode influenciar no padrão de agregação. Uma fêmea desta mesma espécie, por exemplo, abandonou um ninho em escavação próximo a uma colônia de *Crematogaster* sp. devido ao ataque dessas formigas. Finalmente, concordo com Brockmann (1979) que, vespas escavadoras (principalmente as rápidas colonizadoras, eu penso) devam ser bons organismos para

avaliar se modelos baseados em seleção dependente-de-frequência são bons preditores da ordem de colonização de habitats por animais. Isto por causa da tendência de se agregarem intra e interespecificamente e da capacidade de colonização rápida que possibilitam estudos de observação e experimentais a curto prazo.

3. Ocorrências das espécies

Há pelo menos duas limitações que dificultam a identificação de padrões de distribuição. Uma delas é o pequeno número de localidades investigadas em uma área relativamente pequena de uma região brasileira e a outra, a inexistência de um tratamento taxonômico seguro para grande parte das espécies da maioria dos trinta e quatro gêneros que estudei. Willink (1988) escrevendo sobre padrões de distribuição de insetos neotropicais, referindo-se especialmente aos Hymenoptera Aculeata, apresenta pouquíssimos exemplos de padrões de distribuição, principalmente para as famílias Pompilidae e Sphecidae. Entretanto, é possível com os meus dados e da literatura, discutir algumas tendências de ocorrência de algumas espécies para as quais existem identificações confiáveis.

Existem poucas informações sobre *Prionyx bifoveolatus* (ver Bohart e Menke, 1976) que ocorre nas três localidades. Provavelmente, este é o primeiro registro para o sudeste brasileiro. Liebermann (1931) e Genise (1981c) referem-se à espécie na Argentina. É bem provável que ela tenha uma ocorrência bastante ampla para a região Neotropical. *Prionyx thomae* e *Prionyx fervens*, ao contrário, são citados por Bohart e Menke (1976) como espécies de ampla distribuição, desde os EUA até Argentina. Registros para as espécies no Brasil incluem estados do norte para *P. fervens* e vários estados para *P. thomae* (Nascimento e Overall 1980). *Prionyx spinolai* é registrado para o Chile (Bohart e Menke 1976) e para a Argentina

(Willink 1951). É possível que também esta espécie tenha uma ampla distribuição. Meus registros para esta espécie são também os primeiros para o sudeste brasileiro. Outro exemplo de uma espécie de ampla distribuição é *Sphex ichneumoneus*, ocorrendo do Canadá à Argentina. Suas congêneras também têm uma distribuição ampla: *S. opacus* e *S. nitidiventris* do México à Argentina e *S. servillei*, de distribuição mais ampla, do Texas à Argentina (Bohart e Menke 1976). Distintamente de *S. ichneumoneus*, estas espécies tem ocorrências locais restritas. Registros particulares para o Brasil de *S. ichneumoneus* incluem vários estados e *S. nitidiventris* e *S. servillei* para estados do norte (Nascimento e Overal 1980)

Anoplius a. amethystinus, neste estudo ocorrendo nas três localidades, é citado por Evans (1950) como o Pompilidae americano de mais ampla distribuição. Por outro lado, *Entypus ferruginipennis* também comum às três localidades não é panamericano, mas ocorre amplamente no Uruguai, sul do Brasil, Paraguai, Bolívia e em todo o território argentino (Alsina 1981). *Entypus bituberculatus*, tem exemplares registrados para poucas localidades da Argentina (Alsina, 1981) e o registro deste espécie pode ser o primeiro para o Brasil. Ao contrário, *Entypus velutinus*, foi registrado para o Brasil, embora tenha sido também estudado em poucas localidades na Argentina e este provavelmente seja o primeiro registro para o estado de São Paulo. Finalmente, *Entypus taschenbergii* também foi registrado para o Brasil, através de uma fêmea coletada no Rio Grande do Sul. Esta espécie, como as demais, pode ter uma ocorrência mais ampla no território brasileiro. *Episyron conterminus* por sua vez, tem distribuição ampla no Brasil, além do Perú, Bolívia, Argentina, América Central, México, e em algumas localidades no sul dos EUA (Evans 1966c).

Das espécies que ocorrem no Horto e Japi, *Astata gigas* também tem ampla distribuição do México ao Brasil

(Bohart e Menke 1976). *Bembecinus agilis*, é registrado pelos mesmos autores da Argentina à Guatemala e, no Brasil, ocorre em vários estados do Norte e Nordeste e em São Paulo (Nascimento e Overal 1980). *Bembecinus quinquespinosus*, registrado do oeste dos EUA ao Panamá (Bohart e Menke 1976) teve a sua primeira ocorrência registrada no Brasil.

Bicyrtes discisa e *Bicyrtes variegata*, para as quais existe algum estudo, são distribuídas amplamente pela América Tropical (Evans 1966b). No Brasil, a primeira ocorre em vários estados, e a segunda é registrada para o Pará, Macapá e Ceará (Nascimento e Overal 1980). *Bicyrtes angulata* e *B. tricolorata* não estudadas tanto quanto as primeiras, são entretanto amplamente distribuídas. A primeira, na Guiana Francesa, Paraguai e Argentina e a última mais restrita do Brasil e à Argentina (Bohart e Menke 1976). Alguns registros no Brasil para *B. angulata* incluem poucos estados do Norte e Nordeste (Nascimento e Overal 1980).

Eremnophila é um gênero principalmente Neotropical. As espécies *E. melanaria* e *E. opulenta* ocorrem do México à Argentina e *E. binodis* do Panamá à Argentina. Registros particulares para as duas últimas espécies incluem estados do Norte e há um único registro de *E. opulenta* para Minas Gerais (Nascimento e Overal 1980).

O gênero *Editha*, com suas sete espécies neotropicais, é pouco estudado, com escassas informações sobre a distribuição de *Editha magnifica* para alguns estados e, para *Editha fuscipennis*, São Paulo e Espírito Santo (Araújo 1939)

Tachysphex inconspicuus é registrado do México à Argentina. *T. apoctenus* no Brasil e Argentina, e *T. ruficaudis* do México ao Paraguai. Todas espécies de *Tachytes* tem distribuição ampla: *Tachytes amazonus* nas Américas do Norte e do Sul, *T. chrysopyga*, do México ao sul do Brasil, *T. fraternus*, nas Américas Central e do Sul. Entretanto, *T. costalis* e *T. setosus* são registrados só para

o Brasil, e *T.leprieuri* para a Guiana Francesa. Semelhante à sua congênica, *Rubrica surinamensis*, que apresenta uma ampla distribuição de Trinidad e sul do México à Argentina (Evans et al 1974), *R.nasuta* ocorre da Argentina à Colômbia. Minhas observações sugerem que esta espécie tenha uma ocorrência restrita a áreas abertas, principalmente de cerrado. Evans et al (1974) indicaram a mesma tendência de *R.surinamensis* ocorrer em áreas abertas. *Trypoxylon aureovestitum* é citado só para a Argentina e *T.nitidum* do México à Argentina. Tanto *Stictia signata* quanto *S punctata* são distribuídas amplamente, a primeira da Flórida à Argentina e a última do México à Argentina (Bohart e Menke 1976)

Trachypus taschenbergii ocorre em vários estados do Brasil, inclusive São Paulo, e Argentina; *T.romandi* também ocorre do Brasil à Argentina e *T.elongatus* da Guiana à Argentina (Bohart e Menke 1976), e que, de acordo com minhas observações, apresentam ocorrências localmente restritas.

Poecilopompilus a. fervidus ocorre em grande parte da América do Sul, e *P.polistoides* na América central e Norte da América do Sul (Evans 1966c).

É interessante notar que a maioria das espécies de Pompilidae e Sphecidae estudadas apresentam uma distribuição ampla, indicando o grande poder de expansão das espécies. Como Willink (1988) apontou, exemplos de rápida capacidade de dispersão em Hymenoptera sugerem que, do ponto de vista zoogeográfico, a dispersão é um fator histórico de importância para o entendimento de distribuições atuais, e eu acrescentaria ser também importante para entender como as comunidades se organizam.

4. Atributos Biológicos

a. Horários de atividades, fenologia e voltinismo

Os meus dados confirmam as tendências heliófilas (Fye 1972) provavelmente associadas com temperaturas mais elevadas (ver também Kapyla 1974) que parecem universais em vespas escavadoras, pois numerosas espécies são mais ativas nas horas mais quentes do dia (Evans e Eberhard 1970; Kapyla 1974; Fye 1972; Post 1981). Contudo, tanto quanto estou informado, não existem registros comparando horário de atividades de diferentes localidades, mostrando que a maior parte das espécies está ativa nas horas mais quentes do dia. Observei também, grande parte das espécies, de todas as localidades, transportando presas em horas mais quentes do dia. Por outro lado, em dias nublados e frios, a atividade de vespas escavadoras é praticamente reduzida a zero, principalmente na Serra do Japi, onde as temperaturas são relativamente mais baixas (ver também Peckam & Peckam 1898). Vespas escavadoras, como provavelmente evoluíram em regiões quentes, devem ter tolerâncias fisiológicas mais estreitas que podem influenciar na extensão de suas distribuições em regiões de baixas temperaturas.

Embora se saiba da importância de estudos sobre voltinismo em vespas solitárias, para o entendimento da evolução da eusocialidade em Hymenoptera (Seeger 1983), estes são disponíveis para poucas espécies (e.g. Evans 1975) não existindo comparações entre comunidades. Se isto é verdadeiro para regiões temperadas, para espécies tropicais a situação ainda é pior, pelas dificuldades de se estudar quantitativamente, nestes ambientes, a influência de fenômenos físicos e biológicos na sazonalidade em insetos (Tauber *et al* 1986) que são, em última instância, responsáveis pela determinação dos padrões de voltinismo.

Os dados sobre voltinismo aqui mostrados são limitados por representarem evidências indiretas, embora

seja comum a utilização deste tipo de dado (e.g. Evans 1975). Para algumas espécies o padrão de voltinismo é inequívoco, como por exemplo, o multivoltinismo de *Ammophila* sp.1, *Anoplius* (N.) *amethystinus*, *Bembecinus* *agilis* e *Poecilopompilus* a. *fervidus* e o univoltinismo de *Editha* *magnifica*. Por outro lado, não há um padrão de distribuição de voltinismo comum às três localidades. No Horto, praticamente existe o mesmo número de espécies univoltinas e multivoltinas. No Japi, grande parte das espécies é multivoltina, e em Sousas grande parte das espécies é univoltina conforme mostrei na tabela 4. Independentemente disto, acredito que as interações das vespas com suas presas sejam importantes para a explicação do voltinismo. *Editha* *magnifica* é um bom exemplo de univoltinismo influenciado pela disponibilidade de presas. Ela se reproduz na época de maior disponibilidade de borboletas adultas na região (Keith S. Brown Jr., UNICAMP, Dep. Zoologia, com.pess.), suas larvas ficam dormentes oito meses, quando se transformam em imagos, iniciando um novo período reprodutivo. Nestes oito meses a diversidade e abundância de borboletas são baixas e provavelmente não seriam suficientes para o desenvolvimento de várias larvas, lembrando a minha estimativa de cerca de 100 borboletas ingeridas para uma larva atingir a fase de pré-pupa. De modo semelhante, padrões de multivoltinismo poderiam também estar relacionados com a disponibilidade de presas que ocorrem em diferentes épocas do ano. Por exemplo, *P. a. fervidus* se reproduz anualmente apresentando várias gerações que se alimentam de espécies de presas diferentes dentro de uma mesma família de aranhas. As diferentes gerações da vespa utilizam as presas de acordo com as suas fenologias locais. Tauber et al (1986) reconheceram a importância do alimento na evolução de voltinismo em insetos, embora comentem sobre a absoluta falta de dados desta natureza, principalmente para os trópicos. Wolda (1988) por exemplo, revendo a influência do alimento na evolução de padrões de sazonalidade em insetos,

apresentou apenas exemplos de regiões temperadas. Portanto, estudos de comunidades tropicais comparando as dietas de espécies univoltinas e multivoltinas e sua relação com padrões de voltinismo e grau de especialização em presas, são importantes para entender a estrutura e a organização de comunidades.

Voltinismo e fenologia são estreitamente relacionados, pois o voltinismo influencia na fenologia. Vespas, como qualquer outro grupo de organismos variam, na exibição de padrões de sazonalidade. Wolda (1987), reconheceu a vasta literatura sobre padrões sazonais, escolhendo, como exemplo para os trópicos, estudos de pássaros e plantas. Ele reconheceu uma tendência aparente de maior frequência de multivoltinismo nos trópicos. Porém, como ele próprio acentuou, isto pode levar à falsa conclusão de que os trópicos sejam mais asazonais (veja também Dobzhansky 1950). Mas, contrário a essa expectativa, os trópicos são tão sazonais quanto as regiões temperadas. Apesar disto, Wcislo (1987) salientou o fato de que todos os exemplos de asazonalidade em vespas sejam tropicais e subtropicais. Para vespas escavadoras, os únicos dados comparando comunidades de três localidades são os do presente estudo. Grande parte das espécies parece ser sazonal embora em conjunto isto seja bem evidente no Japi onde há uma estação fria bem marcada. Assim, o que Wolda (1987) encontrou de modo geral parece válido para vespas escavadoras. Dados complementares comparando regiões de sazonalidade bem marcada com regiões asazonais são necessários para confirmar a robustez do padrão e investigar o papel da sazonalidade na organização de comunidades de vespas escavadoras. Além disso, fugindo do papel preponderante atribuído à severidade de fatores ambientais como causa de padrões sazonais, é importante, principalmente nos trópicos, como já sugeri, investigar as interações nas comunidades, em especial o papel da especialização alimentar na determinação dos padrões. Finalmente, além da importância que padrões de

voltinismo possam ter na organização de comunidades de vespas escavadoras, estes estudos em espécies tropicais são ainda importantes para verificar o modelo de Seger (1983). Segundo este modelo, padrões de bivoltinismo em vespas de regiões temperadas gerariam diferenças na razão sexual o que favoreceria a evolução do comportamento eusocial. Como a incidência de bivoltinismo é maior em insetos temperados do que em tropicais, os quais se reproduzem com maior frequência ao longo do ano, em espécies haplodiplóides como são as vespas escavadoras, as razões sexuais desviariam mais amplamente da razão de equilíbrio. Portanto, espécies de regiões temperadas teriam maior chance de evoluírem comportamento eusocial. Porém, como eu mostrei para *Editha magnifica* que é univoltina e Wolda (1987) chamou a atenção, a sazonalidade em espécies tropicais pode ser tão comum quanto em espécies de regiões temperadas. Este fato, pode levar a uma conclusão diferente da prevista por Seger (1983), desde que seja estudado um número maior de espécies de vespas escavadoras tropicais.

b. Ocorrência de cleptoparasitas e parasitas

A ocorrência de parasitas e cleptoparasitas, neste estudo, com relação a comunidades temperadas é relativamente baixa, embora existam manchas de nidificação com numerosas espécies de vespas passíveis de serem parasitadas. Wcislo (1987) acredita que vespas de vida livre sejam mais abundantes em regiões tropicais e as espécies parasitas em regiões temperadas. Este autor reconheceu entretanto, que localidades em regiões tropicais são menos coletadas podendo apresentar proporcionalmente menor riqueza de parasitas por estes serem raros, o que pode ter acontecido no presente estudo. Entretanto, a maior riqueza relativa de espécies de Mutilidae em uma das áreas do Horto talvez se relacione à maior riqueza de vespas e abelhas solitárias, como foi discutido na seção sobre dinâmica de manchas. Evans e

Eberhard (1970) consideraram que os Mutilidae não são tão específicos, atacando tanto vespas escavadoras quanto abelhas. Desta forma se estes autores estão corretos estes parasitas devem ser mais comuns em agregados de nidificação destes himenópteros. Como já comentei, na área 2 do Horto, onde várias espécies de vespas e abelhas solitárias nidificam, coletei várias espécies de Mutilidae. Porém não foi isso que ocorreu no estudo de Evans (1970). Embora neste estudo o autor não mencionou a ocorrência de abelhas solitárias, na comunidade que estudou, as cerca de 100 espécies de vespas escavadoras (não apenas Pompilidae e Sphecidae) que nidificavam na área, são atacadas principalmente por várias espécies de Diptera. Nenhuma espécie de Mutilidae foi encontrada parasitando qualquer uma das espécies, em três anos de estudos. As ocorrências de Diptera e cleptoparasitas tão eventuais em meu estudo, foram extremamente comuns no estudo de Evans (1970). O que me parece claro, todavia, é que se o parasitismo for importante na organização de comunidades de vespas escavadoras, sua atuação deve ser de intensidade variável em comunidades de diferentes localidades. Isto devido não só às diferentes composições de comunidades dos parasitas, mas também pela raridade diferencial em latitudes distintas. Wiselo (1987) acredita que há uma maior sincronização de parasitas Sphecidae e Pompilidae com seus hospedeiros em regiões temperadas. Porém, acho necessário mais dados comparativos de regiões tropicais, não apenas porque são menos coletadas do que regiões temperadas, como o próprio Wiselo (1987) reconheceu, mas porque também a sincronia de parasitas e hospedeiros é pouco estudada. Por outro lado, o padrão previsível de sucessão das espécies de vespas, escavadoras como encontrei no Japi e no Horto, daria uma maior oportunidade de sincronização de seus parasitas com as espécies de vespas. Então, é possível que esta sincronização que Wiselo (1987) considerou importante para explicar a maior diversidade dos parasitas de Sphecidae e

Pompilidae em regiões temperadas, não ocorra apenas em regiões temperadas. Nos trópicos, outros fatores, como por exemplo a escassez de agregações intraespecíficas, talvez possam ser importantes para explicar a presumível raridade dos parasitas.

c. Arquitetura externa e interna e distribuição dos ninhos no espaço

Grande parte das espécies nivela a entrada do ninho à superfície do solo, e algumas espécies como *Poecilopompilus a.fervidus*, *Ammophila* sp.2 e *Tachypompilus xanthopterus* camuflam os ninhos, colocando sobre eles fragmentos de plantas encontrados no ambiente circundante. Este comportamento pode estar relacionado com a evasão de parasitas e cleptoparasitas, considerando-se inclusive que grande parte das espécies têm ninhos pouco profundos, como será discutido posteriormente. As poucas espécies que apresentam montículos com os cumes abertos são as que escavam ninhos profundos e apenas em *Editha magnifica* a entrada do ninho quando fechado definitivamente é evidente. Mesmo assim o ninho de *E. magnifica* não é superficial, além de que o fechamento definitivo demora cerca de 2 horas com uma grande quantidade de terra preenchendo a luz do ninho e compactada com o abdome. Entretanto, não existem estudos suficientes que demonstrem a natureza adaptativa deste comportamento, que é apenas um dos comportamentos relacionados com a manutenção da integridade da larva, e portanto não deve ser considerado isoladamente. A maioria dos ninhos são rasos e unicelulares, mas como poucos ninhos foram cavados e não foram realizados moldes internos, as três categorias propostas são apenas abordagens iniciais.

Finalmente, as informações sobre a distribuição de ninhos mostram uma grande parte das espécies nidificando isoladamente, e embora não haja diferenças significativas entre as comunidades, é possível que nidificar isoladamente

seja uma característica universal de vespas escavadoras principalmente da família Pompilidae. Entretanto, para os Sphecidae há maior variação porque muitas espécies tendem a nidificar agregadamente (Evans e Eberhard 1970). Como já discuti na secção sobre agregações, seria importante avaliar a variação entre espécies de diferentes localidades porque, embora algumas delas tenham uma tendência principalmente agregativa, podem também nidificar isoladamente. Um exemplo é *Sphex ichneumoneus*, com um registro de uma agregação de 35 anos (Bohart e Menke 1976) e vários outros registros (e.g Brockmann 1979), mas que encontrei sempre nidificando isoladamente nas três localidades. De outro lado, há espécies que se agregam ou nidificam isoladamente na mesma ou em localidades diferentes como é o caso *Bembecinus agilis* e *Bicyrtes discisa* no Japi e no Horto.

5. Atributos Comportamentais

a. Uso de microhabitats de nidificação

Sabe-se que diferentes espécies de vespas podem utilizar vários tipos de microhabitat de nidificação (Evans 1966a), entretanto não existem comparações como as dos presente estudo mostrando que, em comunidades de localidades diferentes, grande parte das espécies nidifica na superfície plana do leito de estrada (Tabela 6). Vários outros tipos de microhabitats são usados por espécies particulares, mas há uma tendência de especialização porem microhabitat e como mostrei, na Tabela 7; a maior parte das espécies apresenta pouca flexibilidade de uso em cada uma das localidades.

Esta preferência por microhabitats proporciona a coexistência de várias espécies nidificando numa mesmo habitat, como também Evans (1970) reconheceu, e deve ser importante na estruturação de comunidades destas vespas. Entretanto, em áreas de escassez de habitats de nidificação, a persistência de espécies particulares e o aumento de suas

populações podem ser limitados por espaço, o que também já considerei anteriormente. Mas aqui cabe um exemplo: *Bembecinus agilis*, que surge primeiro na mancha 1 do Japi, é mais agressiva e domina a parte central da mancha (Figura 8). *Bicyrtes discisa* que ocupa a periferia da mancha, é mais tardia e parece ser menos agressiva. Situação semelhante, também relacionada com nidificação, foi observada por Orians e Collier (1963) em pássaros, com apenas uma diferença que, a espécie mais tardia, por ser mais agressiva, desloca a outra dos melhores territórios de nidificação. Como a situação das espécies de vespas do Japi parece persistir por alguns anos, seria interessante medir a expansão e contração das duas populações e avaliar mais detalhadamente o papel da territorialidade. Evans (1963) observou também uma situação semelhante entre espécies de *Bicyrtes*, mas não apresentou explicação para o fato.

Como a nidificação é um aspecto crucial da biologia de vespas escavadoras, e como parece haver uma tendência de especialização, habitats mais heterogêneos em microhabitats de nidificação têm a possibilidade de conter maior número de espécies, o que está claramente indicado na Tabela 6.

b. Locais de forrageamento e uso de presas

No Horto e no Japi, que são mais assemelhados quanto a estrutura da vegetação, grande parte das espécies forrageia em folhiço, provavelmente devido a maior variedade de presas para diferentes espécies nesse local. Em Sousas, onde o capim é a vegetação dominante, não é estranho encontrar a esmagadora maioria de espécies forrageando nessa vegetação. Por motivos aparentemente diferentes, em Sousas e no Japi, poucas espécies forrageiam em teias. Em Sousas, devido ao fato de que o capim que não oferece um substrato tão adequado para a instalação de teias e no Japi, provavelmente, devido ao fato de que o interior do sub-

bosque é denso e com pouco espaço para aranhas instalarem suas teias. No Japi, além de ter coletado apenas uma espécie de *Poecilopompilus* que utiliza aranha da família *Argyropidae*, isto ocorreu ao lado da mata de altitude onde a vegetação é de menor porte e o sub-bosque é menos denso. A outra espécie de vespa do mesmo gênero, que também ocorre no Japi, preda uma espécie de aranha *Thomisidae* que não constrói teia e que observei em folhas de arbustos. No Horto, arbustos também são locais onde várias espécies forrageam. Finalmente, só duas espécies uma no Horto outra no Japi forrageam em flores, substrato pouco disponível em Sousas, devido a própria estrutura da vegetação. Para comparações comunitárias efetivas são necessárias informações mais detalhadas do comportamento de forrageamento.

Quanto ao uso de presas, espécies particulares, em cada localidade, merecem ser comentadas por saírem fora dos padrões esperados, sendo porisso dados absolutamente originais e importantes para a compreensão de padrões de utilização de presas. Uma destas espécies é *Editha magnifica*. As informações sobre a sua dieta iniciaram-se com possíveis equívocos de Bondar (1930), atribuindo-lhe como presas insetos das famílias *Cicadellidae* e *Fulgoridae*. Entretanto, para a sua congênere *Editha adonis*, Bondar registrou seis espécies de *Lepidoptera Hesperidae* (Evans 1966b). Richards (1971) observou *E. magnifica* caçando *Pieridae* e W.D.Hamilton (com.pess) observou-a caçando *Hesperidae*. Registros adicionais existem para *Editha integra*, da Argentina, que caça *Pieridae*, *Nymphalidae*, *Ericenidae* e principalmente *Hesperidae* (Genise 1981a). Nesta tese fica bem estabelecido que *E. magnifica* utiliza numerosas espécies de várias famílias de *Lepidoptera* diurnos (Apêndice 2). Registro também pela primeira vez, *Nymphalidae* e *Hesperidae* como presas de *E. fuscipennis*. As espécies do gênero *Editha* não são apenas especialistas em *Lepidoptera*, mas também apresentam uma tendência em preferir

Hesperiidae. Todavia, concordo com Genise (1981a) que esta preferência deva refletir apenas o resultado da frequência de visitas de borboletas nas flores onde as vespas caçam. As evidências da frequência de visita de Hesperidae, nos arbustos também visitados por *E.magnifica*, reforça aparentemente essa tendência.

Para o gênero *Prionyx*, considerado monófago em Acrididae (Bohart e Menke 1977) há, pela primeira vez, o registro de Grillidae como presa de *P.bifoveolatus*, em Sousas. O uso de vários gêneros de Acrididae, que encontrei para *Prionyx thomae* é semelhante aos registros da literatura (Bohart e Menke 1976). Os únicos dois registros de presa que obtive para *Prionyx fervens*, no Horto e Sousas, foram romaleídeos do gênero *Xyleus*. Bohart e Menke (1976), além de citarem este gênero, registraram também *Schistocerca*. *P. fervens* é mais especializado do que *P.bifoveolatus*, *P.thomae* e *P.spinolai* que usam várias espécies de Acrididae. Para *P.spinolai*, há apenas um registro duvidoso de *Schistocerca* (Bohart e Menke 1976). Do gênero *Poecilopompilus*, registrado anteriormente na literatura (Martins 1990) como especialista em Argyropidae, encontrei uma espécie, no Japi, usando exclusivamente uma espécie de Thomisidae. Este é um dos casos raros de monofagia **senso stricto** (Evans 1966a; Iwata 1976).

Em conjunto, os Pompilidae são especializados em aranhas, e os Sphecidae alcançaram o mais alto grau de radiação entre vespas predadoras, sendo capazes de utilizar aranhas e quase todas as ordens de insetos (Evans 1966a). O nível de especialização alimentar nas comunidades que estudei é compatível com o que se conhece (Evans 1966a; Iwata 1976). As espécies tendem a ser oligófagas ou polífagas e raramente monófagas. Estas, em geral apresentam estruturas altamente especializadas para utilização de uma presa particular, como o caso de *Aphilanthops* com o final do abdome especializado para carregar sua presa, uma sub-espécie de formiga do gênero *Pogonomyrmex* (Iwata 1976).

Entretanto, independentemente de modificações morfológicas, podem ocorrer apenas modificações de comportamento, como é o caso da única espécie de *Poecilopompilus*, discutida acima, que não caça aranhas fiandeiras como as demais espécies do gênero.

Meus dados demonstram a necessidade de estudos mais acurados de preferências alimentares principalmente na região Neotropical. Ao contrário de expectativas teóricas de que as espécies tendem a ser mais especializadas nos trópicos (Levins 1968; MacArthur 1972), vespas escavadoras não parecem ser mais especializadas do que suas contrapartes temperadas (*Editha magnifica* e *Prionyx bifoveolatus*, por exemplo, são amplamente polípagas), como também vem sendo evidenciada para outros grupos (e.g Beaver 1979; Price 1988). Para se estabelecer de fato o grau de especialização de espécies de vespas neotropicais é necessário um esforço muito maior de observação de campo, coletando-se em vários locais de distribuição das espécies, o que até agora, pelo menos no Brasil, tem sido ignorado.

c. Paralisação e transporte de presas

Não há uma distinção nítida entre Pompilidae e Sphecidae quanto ao modo de paralisação das presas. Espécies de ambas as famílias paralisam as presas de modo parcial ou total. Entretanto, parece ser comum a paralisação parcial entre os Pompilidae e os Sphecidae considerados mais primitivos. Isto está de acordo com o trabalho de (Evans 1966a) que encontrou, mais comumente, este modo de paralisação em vespas solitárias primitivas, incluindo espécies de Pompilidae e Sphecidae. As espécies de provisionamento progressivo, paralisam as presas totalmente. Novamente, o que encontrei está de acordo com a literatura (veja Evans 1966a). Em geral, parece comum nestas espécies a paralisação total da presa, que permanece imóvel no ninho até ser consumida. Há entretanto variação

tanto inter quanto intra-específica no grau de paralisação (Evans 1966a).

Em contraste, as espécies que paralisam parcialmente, muitas das quais provisionam com apenas uma presa, deixam-na firmemente enterrada, devido ao modo que as vespas empregam de compactar o ninho, socando-o com o abdome. Algumas presas que desenterrei de ninhos de algumas destas espécies, tão logo livres, movimentavam-se rapidamente. Sumarizando o comportamento de paralisação de presas para 45 espécies de Pompilidae do nordeste dos EUA, Evans e Yoshimoto (1962) encontraram um maior número de espécies que paralisam permanentemente. De modo semelhante ao meu estudo, estes autores verificaram que espécies de *Anoplius* paralisam parcialmente e as de *Poecilopompilus* permanentemente. Embora haja um padrão aparente entre Sphecidae e Pompilidae, dificilmente diferenças na estrutura de comunidades poderão ser explicadas apenas pelo comportamento de paralisação, que como outros comportamentos discutidos aqui, são amplamente convergentes.

Os Sphecidae apresentam maior diversidade de comportamentos de transporte do que os Pompilidae e, com exceção de alguns tipos de transportes altamente especializados (Evans 1962), não há muita variação nos tipos básicos. Entre os Sphecidae que provisionam progressivamente veriquei ser predominante o transporte pedal tipo I como também é observado por Evans (1962). Entre os Pompilidae predominou o transporte mandibular tipo I (Evans 1962). Evans e Yoshimoto (1962) encontraram também esse tipo de transporte predominando entre 45 espécies de Pompilidae. Alguns *Poecilopompilus*, entretanto, podem dar vôos curtos segurando a aranha por uma das pernas, com o auxílio das mandíbulas. Belt (1874) também observou este comportamento na Nicaraguá para *P. polistoides*. Uma mesma espécie pode empregar mais de um tipo de transporte como observei em *Poecilopompilus*, que normalmente arrasta a presa, ou em *Liris*, que voa com a presa segura pelas antenas

com as mandíbulas e pode também caminhar para a frente arrastando-a com as mandíbulas. Esta variabilidade intraespecífica levou Genise (1980c) a modificar a classificação básica de Evans (1962), acrescentando vários sub-tipos aos 7 tipos básicos. Acredito que o estudo de Genise (1980c), independentemente de sua valiosa revisão dos mecanismos de transportes em Pompilidae e Sphecidae, não muda substancialmente a classificação original e o esquema evolutivo de Evans (1962), principalmente porque seus sub-tipos podem ser apenas variações eventuais dos tipos básicos de Evans, sem grande significado em termos evolutivo. Contudo, é importante verificar especialmente entre espécies tropicais, a extensão da variabilidade dos meios de transporte. Caso haja diferenças significativas na amplitude desta variabilidade entre regiões tropicais e temperadas, seria importante verificar que condições ecológicas poderiam moldar o presumível padrão e seu significado evolutivo.

d. Sequência de escavação / caça

Como os Sphecidae são mais numerosos do que os Pompilidae no presente estudo, não é de se estranhar que o número de espécies com comportamento cava / caça seja mais comum para todas as localidades. Ao contrário, o comportamento de caçar e posteriormente cavar o ninho é amplamente disseminado entre os Pompilidae (Evans e Eberhard 1970). Em 45 cinco espécies desta família este comportamento é o usual entre as espécies escavadoras (Evans e Yoshimoto 1962). Portanto, este é um dos aspectos do comportamento que distingue claramente as espécies das duas famílias nas comunidades estudadas e talvez seja um dos mais generalizáveis para comunidades de vespas escavadoras. Mas, novamente, não espero distinguir as estruturas de diferentes comunidades apenas por este comportamento, porque não tem sentido tratar comunidades de Sphecidae e de Pompilidae

separadamente.

As espécies que escavam em solo mais compacto usam, em geral, a mandíbula para cavar. Muitas espécies das três localidades utilizam as mandíbulas para cavar. As pernas anteriores são geralmente usadas para remover a terra, com exceção das poucas espécies que usam o pigídio para esse fim.

As espécies de Pompilidae e a maioria dos Sphecidae situa-se na categoria de "raker". Na categoria "pusher" encontram-se apenas espécies de Sphecidae e finalmente na categoria "puller" estão *Sphex servillei* e *Penepodium* sp. E finalmente, o "carrier" está representado nas três localidades por *Ammophila* sp.2. Estes dois últimos tipos só ocorrem em Sphecidae. Em regiões com solos arenosos puros como dunas, praias, bancos de areia em rios e desertos arenosos, devem existir comunidades representadas principalmente por espécies que usam mais as pernas anteriores do que as mandíbulas para escavar, ocorrendo o contrário em habitats com solos mais compactados. Em regiões de grande heterogeneidade de tipos de microhabitats, como neste estudo e no estudo de Evans (1970), espero que as comunidades sejam constituídas de conjuntos mistos de espécies representando todas as estratégias.

e. Provisão dos ninhos

Uma comparação interessante é entre as espécies que provisionam os ninhos progressivamente. Neste caso, poucas espécies mantêm os ninhos abertos. A maior parte fecha o ninho provisoriamente entre viagens de caça. Na comunidade estudada por Evans (1970), de 19 espécies, 11 mantêm os ninhos fechados e oito abertos. Acho que uma das vantagens de manter os ninhos fechados entre viagens de provisionamento é diminuir a exposição dos imaturos e presas a potenciais parasitas, cleptoparasitas e formigas que patrulham o solo forrageando. Seria interessante medir,

numa mesma comunidade, a intensidade de parasitismo em espécies com entradas de ninhos nas categorias fechado e aberto. Isto porque como já foi especulado por Evans e Eberhard (1970), uma das causas da evolução do comportamento de se manter os ninhos fechados seria a redução do parasitismo. Portanto, caso a sobrevivência seja maior em ninhos fechados, isto seria uma indicação do valor adaptativo do comportamento. Também seria interessante verificar a proporção de espécies com ninhos comunais (ninhos com uma entrada e várias celas construídas simultaneamente por diferentes fêmeas) que permanecem abertos. Muitas espécies tropicais e subtropicais de *Cerceris*, por exemplo, são comunais, e esse comportamento talvez tenha evoluído por pressão de parasitismo (Evans e Hook 1982). Embora eu não tenha encontrado espécies comunais, e elas sejam frequentes em outras regiões tropicais e subtropicais, é interessante verificar se o aparente padrão propalado por aqueles autores é válido para a região Neotropical. Além de ajudar esclarecer a evolução do padrão em diferentes regiões geográficas, é também importante para testar a idéia de Evans (1975b) de que o parasitismo seja um fator que levaria a evolução do comportamento social em vespas. Outro aspecto seria verificar se a profundidade do ninho se correlaciona com entrada aberta durante provisão. Ninhos muito profundos, também não são facilmente alcançados por parasitas e grande parte das espécies que os mantêm fechados, neste estudo, escavam ninhos rasos. Algumas espécies que constroem ninhos rasos também escavam falsos buracos (Evans 1966a), mas isso eu não observei.

Muitas espécies que provisionam com uma única presa primeiro escavam o ninho, para depois entrar e puxar a presa para o seu interior. Estas espécies são as que caçam e escavam, a maioria Pompilidae e Sphecidae mais primitivos. Novamente, uma comparação mais interessante seria entre espécies que provisionam progressivamente. Nestes casos,

grande parte delas que mantêm os ninhos abertos, neste estudo e em Evans (1970), entram direto no ninho sem soltar a presa. Eventualmente, a presa pode ser deixada na entrada e puxada para o interior do ninho, como foi observado em *Cerceris* sp.1 do Japi. Existem, todavia, diferenças a esse respeito em espécies congênericas de diferentes localidades. Dois exemplos ilustrativos são *Editha magnifica* e *E.fuscipennis*. A primeira, cava a entrada do ninho sem soltar a presa, deixa-a sempre na entrada, puxando-a posteriormente para o interior. *Editha fuscipennis*, embora cave sem soltar a presa, entra com ela diretamente no ninho. Entretanto, observei uma vez essa espécie comportando-se como sua congênica, o que pressupõe uma variabilidade de comportamento que pode se expressar em condições específicas. Certamente, um comportamento não exclui necessariamente o outro e podem existir circunstâncias em que um ou outro possa ser mais efetivo. Por exemplo, caso uma presa capturada tenha o diâmetro maior do que a entrada do ninho, uma opção seria colocá-la na entrada, puxando-a de dentro, o que observei várias vezes em *Editha magnifica* e que também foi observado em *E.integra* na Argentina (Genise 1981a). Belt (1874) descreveu o comportamento de forrageamento de uma espécie de vespa, na Nicarágua, que caça borboletas adultas em flores. Ao contrário do que observei em *Editha magnifica* e *E.fuscipennis* e das observações de Genise (1981a), a espécie de Belt após paralisar a borboleta, corta suas asas e voa com ela para o ninho. Este comportamento deve facilitar a entrada no ninho e, talvez esta espécie entre diretamente no ninho sem soltar a presa.

O provisionamento com uma presa é bastante comum. Todos os Pompilidae e alguns Sphecidae apresentam este tipo de provisionamento, e esta tendência parece ser universal (Bohart e Menke 1976, Iwata 1976 e Evans e Yoshimoto 1962). O provisionamento progressivo é incomum (Eickworth 1981), e a minha descoberta desse comportamento em duas espécies de

Editha é importante porque o cuidado parental tem um destaque especial na interpretação da evolução da socialidade (Wilson 1971). Utilizando como modelos espécies de provisionamento progressivo, poderiam ser levantadas hipóteses ecológicas relacionadas ao fato de existirem tão poucas espécies de insetos sociais (Klopfer 1962). Também, a evidência da possibilidade de reconhecimento larval por outra fêmea, como relatei para *Editha magnifica*, levanta considerações sobre seleção de parentesco. Este é outro aspecto de fundamental importância na discussão sobre a evolução do comportamento social (Wilson 1971).

Iwata (1976) afirmou que a evolução do comportamento subsocial foi possível através de provisionamento retardado (delayed provisioning) apresentado por muitas espécies da região tropical e subtropical. Esse tipo de provisionamento difere do progressivo porque a larva eclode antes de completado o provisionamento, que é interrompido por más condições atmosféricas. Como o próprio Iwata (1976) afirmou, muitas vezes é difícil separar os dois tipos. Neste estudo, não identifiquei provisionamento retardado para nenhuma das espécies. A frequência desse comportamento entre os Sphecidae e as circunstâncias ecológicas que o proporcionam são aspectos importantes para ajudar a entender a origem e evolução do comportamento subsocial em vespas escavadoras.

f. Posição da presa e do ovo na cela

As espécies de Sphecidae deste estudo colocam as presas com o corpo em posição lateral, enquanto os Pompilidae, na sua maioria, colocam as presas em posição dorso-ventral.

Espécies congêneras podem variar no modo de colocar a presa em diferentes regiões. O Pompilidae *Tachypompilus analis* nas Filipinas, por exemplo, coloca a

presa na posição ventre-dorsal (Williams 1919). *T. ferrugineus* no Texas (Strandtmann 1953) e *T. xanthopterus* no Brasil (Martins 1990) colocam-na presa em posição dorso-ventral. Caso as ilustrações de Iwata (1976) da posição do ovo na presa correspondam às verdadeiras posições das presas nos ninhos, grande parte dos Sphecidae coloca a presa em posição dorso-ventral, o que contrasta com o presente trabalho. Porém, as posições descritas por Iwata (1976) referem-se à posição da primeira presa, ao passo que minhas observações são sobre várias presas. Isto talvez possa explicar as diferenças entre minhas observações e as de Iwata (1976). Observações detalhadas comparando os dados de Iwata (1976) com espécies de diferentes comunidades na região Neotropical, certamente confirmariam ou não a prevalência do padrão.

Espécies das duas famílias que estudei exibem dois padrões básicos distintos de oviposição sobre as presas. As espécies que caçam antes da oviposição, ao provisionarem os ninhos, ovipõem em diferentes partes do corpo das presas. Observei ovos de Pompilidae apenas no abdome das aranhas-presas. Porém, entre os Sphecidae mais primitivos, observei os ovos em várias posições do corpo. O outro padrão compreende as espécies cujos ovos são fixados na cela vazia antes de se iniciar o provisionamento. Observei este comportamento apenas em *Editha fuscipennis*, cuja base do ovo possui uma substância colante através da qual é mantido ereto, no interior da cela, em um pedestal de grãos de areia. Esse comportamento de oviposição ocorre em outras espécies de Sphecidae principalmente do gênero *Bembecinus* (Evans, 1966b). Por ser frequente em *Bembecinus*, é possível que as espécies desse gênero, que observei, talvez oviponham da mesma forma. O mesmo raciocínio pode ser aplicado a *Editha magnifica*. Entretanto, estes aspectos só poderão ser esclarecidos através de estudos mais detalhados. Iwata (1976) reconheceu 22 padrões de oviposição para todas as famílias de vespas solitárias, a maior parte incluindo

espécies que ovipõem no corpo das presas, o primeiro padrão que discuti acima. Dos dez padrões de Pompilidae e Sphecidae identificados por ele, obtive apenas os padrões *Ammophila*, *Pompilus*, *Prionyx*, *Sphex*, todos de espécies que colocam os ovos sobre as presas, e *Nysson*, que os coloca na cela vazia. Este conjunto de padrões compreende uma amostra dos principais tipos oviposição para as duas famílias que estudei, incluindo espécies consideradas primitivas, como *Prionyx thomae*, a mais avançadas como *Editha fuscipennis*. Através de meus dados e pelos dados da literatura, é possível notar que comunidades tropicais não são diferentes de outras comunidades com relação aos diferentes tipos de padrões de comportamento de oviposição. Não há razões para supor a existência de comunidades contendo apenas tipos particulares de estratégias de oviposição.

g. Fechamento dos ninhos

Um modo extremamente comum de fechar os ninhos é utilizando-se o abdome para socar a terra. Este comportamento ocorre amplamente em vespas escavadoras Pompilidae e Sphecidae (Evans 1966a). Carpenter (1930) compilou o modo de fechar os ninhos em 92 espécies, das quais a grande maioria o fecha com o abdome, mostrando também que este comportamento é amplamente convergente. A subfamília Sphecinae é a exceção pois as espécies empregam a frente para socar. Algumas espécies de *Ammophila* podem inclusive, segurar um pedrisco com as mandíbulas enquanto socam. Observei *Ammophila* sp.2 fechando provisoriamente o ninho, carregando pedriscos com as mandíbulas para tampar a entrada. O fechamento definitivo do ninho é muito importante como o último ato de proteção da fêmea à prole com quem ela nunca mais entrará em contato. Este pode ser um dos motivos pelo quais muitas espécies, cessado o provisionamento, demoraram algumas horas para fechar o ninho. *Editha magnifica* por exemplo, que provisiona por até

três semanas pode gastar até duas horas para o fechamento definitivo do ninho. Outras espécies socam com o abdome a entrada dos ninhos, nivelando-os completamente ao solo e, adicionalmente, podem até camuflá-lo, distribuindo fragmentos de folhas e gravetos sobre a entrada. O comportamento de socar a terra com o abdome e camuflar o ninho, deixam respectivamente, a presa parcialmente paralisada empacotada na cela, e o ninho mais protegido contra inimigos naturais. A convergência de comportamentos de fechar o ninho parece ampla entre as espécies das duas famílias. Assim, da mesma forma como foi discutido anteriormente, não há razões para se considerar que comunidades tropicais sejam, neste aspecto, distintas de comunidades temperadas.

h. Defesa contra inimigos naturais

Além do fechamento definitivo e camuflagem dos ninhos, as vespas, em geral, defendem-se de formigas enquanto nidificam ou as mantém afastadas de suas presas entre períodos de escavação. Estes comportamentos foram observados em todas as localidades estudadas. Entretanto, não observei outras possibilidades como, por exemplo, a construção de falsos buracos (Evans 1966a). O hábito bastante difundido entre os Pompilidae e alguns Sphecidae primitivos, como observei aqui, de manter a presa sobre a vegetação enquanto escavam, visitando-as várias vezes e mudando-as de substrato, pode estar relacionado com a presença constante de formigas e parasitas. Como muitas espécies de formigas são patrulhadoras efetivas do solo, uma presa paralisada pode ser rapidamente carregada. Além disso, o comportamento das vespas de tocarem o corpo das presas com as antenas, pode funcionar como detecção de ovos de parasitas, uma possibilidade ainda não considerada na literatura. Por outro lado, várias espécies podem ameaçar formigas que se aproximam das presas ou dos locais de

nidificação, através de investidas rápidas, curvando o abdome em sua direção. Finalmente, como foram observados poucos parasitas e poucos contatos entre eles e as vespas, torna-se difícil demonstrar a sua influência direta nos padrões de comportamento que apresentam.

i. Comportamento territorial e cópula

Grande parte das fêmeas nidificantes não parecem ser territoriais e o comportamento territorial em machos foi rarissimamente observado.

Normalmente, as espécies de vespas solitárias são proterândricas e os machos de algumas espécies podem ser vistos frequentemente em grandes números, voando rente ao solo em vôos pré-nupciais chamados "dança do sol" (Evans e Eberhard 1970). Na grande maioria das espécies estudadas, só foram observadas fêmeas nidificando, provavelmente devido à tendência proterândrica e à menor longevidade dos machos. Apenas em duas espécies os machos foram observados durante toda a estação reprodutiva (*Editha magnifica*) ou, tipicamente, realizando a "dança do sol" (*Bembecinus agilis*). Pouco se sabe sobre o comportamento pré-copulatório para o gênero *Bembecinus* (Evans 1966b) e que, nesta espécie, descrevo pela primeira vez. Evans (1966b), descreveu o comportamento agressivo de machos de *B. neglectus* que parece ser semelhante a *B. agilis*, inclusive pelo fato de que mais de dois machos podem se atracar simultaneamente e rolar pelo chão como uma bola.

O comportamento territorial dos machos de *Editha magnifica*, com alternância entre patrulhamento e residência, também não era conhecido para vespas escavadoras. O comportamento territorial nos machos destas duas espécies confirma a previsão de Alcock (1975) de que a territorialidade em machos de Sphecidae deve ocorrer quando as fêmeas receptivas estão agrupadas no espaço e, especialmente para *E. magnifica*, cujos machos residentes

defendem pequenos conjuntos de fêmeas.

Embora alguns machos de Sphecidae tenham pentes tarsais desenvolvidos e possam cavar semelhantemente às fêmeas (Evans 1966b), o comportamento de machos de *Editha magnifica* aprisionando temporariamente as fêmeas no ninho ainda não era conhecido. Uma possível hipótese adaptativa para este comportamento envolve competição por acasalamentos. Fêmeas nidificando são um recurso escasso para machos, principalmente porque os machos residentes defendem territórios que incluem mais de uma fêmea. Como a espécie é promíscua e as fêmeas têm baixa fecundidade, torna-se vantajoso defendê-las contra outros machos que patrulham a área de nidificação. O estímulo visual é importante para a detecção das fêmeas. Portanto, um macho que após copular diminua o tempo de exposição da fêmea a outros machos, não apenas tem uma maior probabilidade de fecundá-la (o macho residente copula várias vezes ao dia com as fêmeas de seu território) como também diminua essa probabilidade para outros machos. Acredito, entretanto, que o comportamento reprodutivo desta espécie envolva outros fatores, como por exemplo, competição de esperma, o que torna mais complexa a tarefa de interpretação do comportamento territorial dos machos.

Como a maior parte das espécies é solitária, encontros agonísticos são raros em fêmeas. São exceções neste estudo duas espécies em que as fêmeas nidificam muito próximas entre si ou em locais especiais e restritos. Entretanto, nem mesmo esta situação é geral, pois fêmeas de *Editha magnifica* que nidificam muito próximamente não demonstram a mínima agressividade mútua, mesmo quando cavando chegam a se tocar.

Aparentemente, os machos da maioria das espécies são menores do que as fêmeas, excetuando-se *Bembecinus agilis* onde os machos parecem maiores do que as fêmeas e *Editha magnifica* onde machos e fêmeas aparentam terem os mesmos tamanhos. Entretanto, são necessários estudos

adicionais sobre o comportamento de acasalamento para descobrir, se houver, a natureza adaptativa do tamanho em espécies territoriais. Enquanto isto, a constatação de Evans (1966b) de que entre os Nyssoninae só espécies maiores são territoriais, permanece como uma questão importante a ser investigada. Devido ao fato da maior parte das espécies de vespas escavadoras serem animais solitários é pouco provável que a territorialidade, além de eventual, tenha um papel importante na estruturação de suas comunidades, como parece ter para formigas (Holldlober 1987).

A cópula em espécies de *Ammophila* e *Eremnophila* é semelhante e já foi descrita para algumas espécies (Bohart e Menke 1976). O padrão básico não parece distinto para espécies de diferentes comunidades, o que também indica uma ampla convergência do comportamento. A cópula em *Editha magnifica* é descrita aqui pela primeira vez, e a função apreensora do dente das coxas mediais do macho que imobiliza as asas das fêmeas, é também pela primeira vez descrito para vespas escavadoras. Por se tratar de uma modificação complexa e presente apenas em algumas espécies de *Bembecinus*, é interessante confirmar se a possível função dos espinhos da antena de machos de *Bembecinus agilis* é agarrar as bases das antenas da fêmea durante a cópula, como sugeri.

Finalmente, a observação de diversos atributos biológicos e comportamentais de vespas escavadoras, mostra que a maioria desses atributos convergem amplamente em comunidades distintas. Talvez esta ampla convergência explique porque as comunidades não mostram diferenças significativas com relação a certos atributos comportamentais, embora as taxocenoses sejam de diferentes composições. Essa convergência evolutiva pode representar restrições filogenéticas na evolução do comportamento (Wilson 1975) e que, mesmo existindo uma ampla variabilidade de fatores ecológicos, em diferentes localidades, isto não leva necessariamente a uma diferenciação comportamental que

permita distinguir comunidades de diferentes localidades. Contudo, creio que a especialização em presas e em microhabitats de nidificação são os comportamentos que tem maior potencialidade para explicar diferenças em padrões de estrutura e composição de comunidades em diferentes localidades. Portanto, entender os processos que levam à evolução de especialização deve ser importante para entender a dinâmica de organização destas comunidades.

Conclusões

1. O ambiente físico de nidificação das comunidades de vespas escavadoras têm várias características comuns e aparentemente universais: os solos são de textura arenosa, desprovidos de vegetação, expostos diretamente à luz solar e o terreno sempre apresenta um certo grau de inclinação.

2. A disponibilidade de insetos fitófagos e aranhas-presas existentes em diferentes estruturas de vegetação, próxima aos habitats de nidificação, influenciam na composição local das comunidades.

3. Manchas de nidificação são comuns em todas as comunidades e provavelmente universais em ambientes onde o substrato de nidificação é escasso e distribuído de modo heterogêneo.

4. A heterogeneidade ambiental, a capacidade de colonização rápida das espécies e a tendência que as vespas apresentam de nidificar no mesmo local onde nasceram, são importantes na formação de agregações interespecíficas.

5. A sucessão temporal de espécies é um processo previsível. A sequência de ocorrência das espécies se mantém constante por vários anos devido à tenacidade, sazonalidade e coexistência das espécies nas manchas.

6. As comunidades estudadas contêm principalmente espécies de ampla distribuição Neotropical. Mas a generalização e as causas do padrão requerem estudos adicionais.

7. As espécies de comunidades tropicais e de outras comunidades são geralmente diurnas e particularmente ativas em horários mais quentes do dia.

8. Uma das causas da sazonalidade em espécies tropicais pode ser a especialização em presas.

9. Devido à raridade de parasitas de vespas escavadoras nos trópicos, estes devem ser pouco importantes na organização destas comunidades.

10. Vespas cavadoras são especializadas em microhabitats de nidificação em comunidades tropicais e temperadas. Esta especialização pode ser uma das causas da existência e manutenção de manchas de nidificação

11. Espécies boas colonizadoras, com respostas demográficas rápidas e agressivas podem ocupar as melhores partes dos microhabitats em localidades com escassez de locais de nidificação.

12. A estrutura da vegetação influencia na composição e riqueza de espécies devido aos seus modos distintos forrageamento

13. Vespas escavadoras podem ser igualmente especializadas em presas em comunidade tropicais e temperadas.

14. A coocorrência de várias espécies tropicais congêneras põe em dúvida o papel do princípio da exclusão competitiva como causa das divergências entre estas espécies.

15. A ampla convergência de vários atributos comportamentais, em diferentes espécies de vespas escavadoras, e a constância desses padrões em localidades distintas, sugere um papel influente de restrições filogenéticas na evolução de novas soluções comportamentais.

16. O comportamento territorial é virtualmente inexistente em fêmeas de vespas escavadoras. Exceções podem ocorrer em espécies que se agregam, ou em especialistas em microhabitats de nidificação escassos.

17. O estudo de espécies tropicais com provisionamento progressivo pode ser importante para a compreensão da evolução da eusocialidade.

Conclusões Finais

Os dados do presente trabalho indicam que estudos de biologia e comportamento de vespas escavadoras podem ser importantes para a compreensão da estrutura e organização de suas comunidades. A maior parte dos atributos comportamentais observados são amplamente convergentes e pouco sujeitos à variações em seu padrão geral. A ecologia do comportamento alimentar e de seleção de microhabitats de nidificação são os principais atributos com potencialidade para explicar padrões de estrutura e organização das comunidades. Embora o parasitismo possa ser importante na estruturação de comunidades temperadas, é pouco provável que venha a sê-lo em comunidades tropicais. A competição interespecífica não deve ser um processo universal, atuando contemporaneamente na organização destas comunidades embora, no passado, talvez tenha sido importante na diversificação de nichos em vespas escavadoras.

Bibliografia

- Alcock, J. (1975) Territorial behavior by Males of *Philanthus multimaculatus* (Hymenoptera: Sphecidae) with a Review of Territoriality in Male Sphecids. *Anim. Behav.* 23: 889-895.
- Alsina, A.R. (1981) Revisión del Genero *Entypus* Dahlbom en la Argentina (Hymenoptera:Pompilidae). *Rev.Soc.Ent.Argentina* 40 (1-4): 311-316.
- Araújo, R.L. (1939) Contribuição para o Conhecimento do Gênero *Editha* Parker. *Bol.Biol.*, São Paulo 4: 505-511.
- Beaver, R.A. (1979) Host Specificity of Temperate and Tropical Animals. *Nature* 281: 139-141.
- Belt, T. (1874) *The Naturalist in Nicaragua*. John Murray, London.
- Bohart, R.M. & A.S. Menke (1976) *Sphecids Wasps of the World*. University of California Press, Berkeley.
- Bondar, G. (1930) *Vespas que Protegem os Animais Domésticos Contra as Moscas*. *Correio Agrícola* 8 (7): 179-181
- Brockmann, J.H. (1979). Nest Site Selection in the Great Golden Digger Wasp, *Sphex ichneumoneus* L. (Sphecidae). *Ecological Entomology* 4: 211-224.
- Carpenter, G.D.H. (1930). *Psammocharidae (Pompilidae) and Sphecidae, Collected Records of their Different Methods of Filling in the Stocked Burrow*. *Trans.Entomol.Soc.* London 78: 283-308.

- Colomo de Correa, M.V. (1987) Revisión de las Avispas Argentinas del Genero *Tachypompilus* Ashmead (Hymenoptera:Pompilidae). *Rev.Soc.Ent.Argentina* 44 (3-4): 201-237.
- Dobzhansky, T.H. (1950) Evolution in the Tropics. *American Scientist* 38: 209-221.
- Eickworth, G.C. (1981) Presocial Insects. In: *Social Insects*. (H. R. Hermann ed.), Academic Press, New York.
- Evans, H.E. & A.W. Hook (1982) Communal Nesting in Australian *Cerceris* Digger Wasps. In: *The Biology of Social Insects* (M.D. Breed, C.D. Michener & H.E. Evans eds.). Proceedings of the Ninth Congress of the International Union for the Study of Social Insects. Westview Press, Colorado.
- Evans, H.E. & C.M. Yoshimoto (1962) The Ecology and Nesting Behavior of the Pompilidae (Hymenoptera) of the Northeastern United States. *Miscellaneous Publications Entomological Society of America* 3 (3): 67-119.
- Evans, H.E. & R.W. Matthews (1974) Observations on the Nesting Behavior of South America Sand Wasps (Hymenoptera). *Biotropica* 6 (2): 130-134.
- Evans, H.E., R.W. Matthews & E.McC. Callan (1974) Observations on the Nesting Behavior of *Rubrica surinamensis* (DeGeer) (Hymenoptera, Sphecidae). *Psyche* 81(2): 334-352.

- Evans, H.E. (1950) A Taxonomic Study of the Nearctic Spider Wasps Belonging to the Tribe Pompilini (Hymenoptera: Pompilidae). Part II: Genus *Anoplius* Dufour. *Trans.Amer.Ent.Soc.* 76: 207-361.
- Evans, H.E. (1953) Comparative Ethology and Systematics of Spider Wasps. *Syst. Zool.* 2: 155-172.
- Evans, H.E. (1962) The Evolution of Prey Carriage Mechanisms in Wasps. *Evolution* 16: 468-483.
- Evans, H.E. (1963) *Wasp Farm*. Cornell/Comstock, Ithaca.
- Evans, H.E. (1966a) The Behavior Patterns of Solitary Wasps. *Ann.Rev.Entomol.* 11: 123-154.
- Evans, H.E. (1966b) *The Comparative Ethology and Evolution of the Sand Wasps*. Harvard University Press.
- Evans, H.E. (1966c) A Revision of the Mexican and Central American Spider Wasps of the Subfamily Pompilinae (Hymenoptera: Pompilidae). *Mem.Amer.Ent. Soc.* 20: 1-440.
- Evans, H.E. (1970) Ecological-Behavioral Studies of the Wasps of Jackson Hole, Wyoming. *Bull.Mus.Comp.Zool.* 140(7): 451-511.
- Evans, H.E. (1974) *Digger Wasps as Colonizers of New Habitat (Hymenoptera:Aculeata)*. New York Entomological Society 82: 259-267.

- Evans, H.E. (1975) Nesting Behavior of *Philanthus albopilosus* with Comparisons Between Two Widely Separated Populations. *Annals Ent.Soc.Amer.* 68(5): 888-892.
- Evans, H.E. (1977) Extrinsic versus Intrinsic Factors in the Evolution of Insect Sociality. *Bioscience* 27: 613-617.
- Fye, R.E. (1972) The Effects of Forest Disturbances on Populations of Wasps and Bees in Northwestern Ontario (Hymenoptera; Aculeata). *Canadian Entomologist* 104: 1623-1633.
- Genise, J.F. (1980a) Selección de Presas en *Rubrica nasuta* (Christ.)(Hymenoptera, Sphecidae). *Ecosur, Argentina*, 7(13); 15-18.
- Genise, J.F. (1980b) Comportamiento de Nidificación de *Sphex argentinus* Tasch. y *S. dorsalis* Lep. (Hymenoptera: Sphecidae). Revisión de esta Actividad en el Género. *Rev.Soc.Ent.Argentina* 39(3-4): 251-262.
- Genise, J.F. (1980c) Evolución de Mecanismos de Transporte de Presas en Avispas. Reclasificación de los Tipos Mandibulares e Esquema Evolutivo General. *Rev. Soc. Ent. Argentina* 39(1-2): 19-36.
- Genise, J.F. (1981a) Estudios Sobre el comportamiento de *Bembicini Neotropicales* II. *Selman notatus* (Tasch.), *Trichostictia guttata* (Tasch.) y *Editha integra* (Burmeister) (Hymenoptera, Sphecidae). *Rev.Soc.Ent.Argentina* 40(1-40): 249-262.

- Genise, J.F. (1981b) Observaciones Sobre el Comportamiento de *Stictia arcuata* (Burmeister)(Hymenoptera, Sphecidae). *Physis*(Buenos Aires), Secc. C, 40(98):15-17.
- Genise, J.F. (1981c) Influencia de Factores Meteorologicos en la Actividad de *Prionyx bifoveolatus* (Tasch.) (Hymenoptera: Sphecidae). *Physis*(Buenos Aires), Secc. C, 39(97): 19-24.
- Genise, J.F. (1982a) Estudios Sobre el comportamiento de Bembicini Neotropicales. I. *Bicyrtes simillima* (Smith) y *Bicyrtes discisa* (Tasch.) (Hymenoptera, Sphecidae), con una Revision de los Tipos de Aprovisionamiento en Bembicini. *Physis*(Buenos Aires), Secc. C, 40(99): 93-99.
- Genise, J.F.(1982b) Estudios Sobre el Comportamiento de Bembicini Neotropicales III. *Stictia flexuosa* (Taschenberg), y Algunas Reflexiones Sobre la Diferenciacion de Nichos Ecologicos en Bembicini (Hymenoptera, Sphecidae). *Physis*(Buenos Aires), Secc C, 41(100): 79-85.
- Holldobler, B (1987) Communication and Competition in Ant Communities. In: Evolution and Coadaptation in Biotic Communities. (S. Kawano, J.H. Connell & T. Hidaka eds.) University of Tokyo Press.
- Hurd, P.D.(1952) Revision of the Neartic Species of the Pompilid Genus *Pepsis*(Hymenoptera:Pompilidae). *Bull. Amer.Mus.Nat.Hist.* 98(4); 261-334.

- Iwata, K (1942) Comparative Studies on the Habits of Solitary Wasps. *Tenthredo* 6: 1-146.
- Iwata, K. (1976) Evolution of Instinct. Comparative Ethology of Hymenoptera. Amerind, New York.
- Janvier, H. (1956) Hymenopterous Predators as Biological Control Agents. *J.Econ.Entomol.* 49: 202-205.
- Kapyla, M. (1974) Diurnal Flight Activity in a Mixed Population of Aculeata (Hym.). *Ann.Ent.Fenn.*40(2): 61-69
- Klopfer, P.H. (1962) Behavioral Aspects of Ecology. Englewood Cliffs, New Jersey: Prentice Hall.
- Lemos, R.C. & R.D. Santos (1982) Manual de Descrição e Coleta de Solo no Campo. Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, Campinas, SP.
- Levins, R. (1968) Evolution in Changing Environments. Princeton University Press.
- Liebermann, J. (1931) Esfégidos Argentinos del Género *Sphex*, con la Descripción de una Nueva Especie de Esfégido Tucuricida. *Anal.Soc.Cien. Argentina* 112: 5-6, 79-101.
- Linsley, G.L.(1958) The Ecology of Solitary Bees. *Hilgardia* 27(19): 543-595.
- MacArthur, R.W. (1969) Patterns of Communities in the Tropics. *Biol.J.Linnean Soc.* 1: 19-30.
- MacArthur, R.W. (1972) Geographical Ecology. Harper and Row New York.

- Mann, K.H. (1986) Invertebrate Behavior and the Structure of Marine Benthic Communities. In: Behavioral Ecology (R.M. Silby & R.H. Smith eds.) pp. 227-246. Simpósio No. 25, British Ecological Society. Blackwell, London.
- Martins, R.P. (1990) Nesting Behavior and Prey of *Tachypompilus xanthopterus* and *Poecilopompilus algidus fervidus* (Hymenoptera: Pompilidae). submetido ao J. Kansas. Entomol. Soc.
- Michener, C.D. (1974) The Social Behavior of Bees. Harvard University Press, Mass.
- Michener, C.D., R.B. Lange, J.J. Bigarella & R. Salamuni (1958) Factors Influencing the Distribution of Bees Nests in Earth Banks. Ecology 39(2):207-217.
- Nascimento, P.T.R. & W.L. Overal (1980) Catálogo da Coleção Entomológica do Museu Goeldi. Hymenoptera: Sphecidae. Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi; Zoologia 99: 1-14.
- Orians, G.H. & G. Collier (1963) Competition and Blackbird Social Systems. Evolution 17: 449-459.
- Peckham, G.W. & E.G. Peckham (1898) On the Instincts and Habits of the Solitary Wasps. Bull. Wis. Geol. Nat. Hist. Surv. 2: 1-245.
- Post, D.C. (1981) Observations on Female Nesting and Male Behavior of *Stictia signata* (Hymenoptera: Sphecidae) in Brazil. Rev. Biol. Trop. 29(1): 105-113.

- Price, P.W. (1988) Patterns in Communities along Latitudinal Gradients. Anais do Simpósio Internacional sobre Ecologia Evolutiva de Herbívoros Tropicais. Universidade Estadual de Campinas, SP.
- Rau, P. & Rau, N (1918) Wasps Studies Afield. Princeton University Press.
- Richards, O.W. (1971) The Habits of *Editha magnifica* (Perty) (Hym., Sphecidae, Bembicini). Ent. Mon. Mag. 107: 112-113.
- Rodrigues, R.R. (1986) Levantamento Florístico e Fitossociológico das Matas da Serra do Japi, Jundiaí, SP. Tese de Mestrado, UNICAMP, Campinas.
- Rubink, W.L. (1982) Spatial Patterns in a Nesting Aggregation of Solitary Wasps: Evidence for the Role of Conspecifics in Nest-Site Selection. Journal of the Kansas Entomological Society. 55(1): 52-56.
- Seger, J. (1983) Partial Bivoltinism May Cause Alternating Sex-Ratio Biases that Favour Eusociality. Nature 301: 59-62.
- Strandtmann, R.W. (1953) Notes on the Nesting Habits of some Digger Wasps. J.Kansas Entmol.Soc. 26(2): 45-52.
- Tauber, M., C. Tauber & S.Masaki (1986) Seasonal Adaptations of Insects. Oxford University Press, Oxford.
- Thorpe, W.H. (1945) The Evolutionary Significancy of Habitat Selection. Journal of Animal Ecology 14: 67-70.

- Walter, H. (1971) Ecology of Tropical and Subtropical Vegetation. Oliver & Boyd, Edinburg.
- Williams, F.X. (1919) Philippine Wasps Studies. Hawaii Sugar Planters' Assoc. Exp. Sta. Ent. Ser. Bull. 14: 186 pp.
- Willink, A. (1951) Las Especies Argentina e Chilenas de Chlorionini. Acta Zool. Lilloana 11: 53-225.
- Willink, A. (1988). Distribution Patterns of Neotropical Insects With Special reference to the Aculeate Hymenoptera of Southern South America. In: Proceedings of a Workshop on neotropical Distribution Patterns (P.E. Vanzolini & W.R. Heyer eds.). Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, RJ.
- Wilson, E.O. (1971) Insect Societies. Belknap Press, Harvard.
- Wolda, H. (1987) Seasonality and the Community. In: Organization of Communities, Past and Present (J.H.R. Gee and P.S. Giller, eds.). Blackwell, London.
- Wolda, H. (1988) Insect Seasonality: Why ?. Ann. Rev. Ecol. Syst 19: 1-18.
- Wcislo, W.T. (1987) The Roles of Seasonality, Host Synchrony, and Behavior in the Evolution and Distribution of Nests Parasites in Hymenoptera (Insecta) with Special Reference to Bees (Apoidea). Biol. Rev. 62(4): 515-543.

Zaret, T.M. & R.T. Paine (1973) Species Introduction in a
Tropical Lake. *Science* 192(4111): 449-455

Zwolfer, H. (1979) Strategies and Counterstrategies in
Insect Population Systems Competing for Space and Food
in Flower Heads and Plant Galls. *Fortschritte der
Zoologie* 25: 331-353.

Apêndice 1: Lista em ordem alfabética e por localidade das espécies de Sphecidae (S) e de Pompilidae (P) que ocorrem no Horto Florestal Navarro de Andrade, Serra do Japi e Condomínio Jardim Botânico, Sousas, Estado de São Paulo. Os nomes genéricos e específicos estão abreviados, entre parênteses, utilizando-se as três ou quatro primeiras letras para gênero e as duas primeiras de gênero e espécie, quando estas estiverem identificadas. A taxonomia está de acordo com Bohart e Menke (1976), Evans (1950), Alsina (1981) e Colomo de Correa (1987).

	Horto	Japi	Sousas
Ammophila sp.1 (AMMA) (S)	x	x	x
Ammophila sp.2 (AMME) (S)	x		
Anoplius sp.1 (ANPA) (P)	x		
Anoplius sp.2 (ANPE) (P)	x		
Anoplius sp.3 (ANPI) (P)	x		
Anoplius sp.4 (ANPO) (P)	x		
Anoplius(Aracnoproctonus) sp. (ANGA)(P)	x	x	
Anoplius (N.) amethystinus (ANSA) (P)	x	x	
Astata sp. (ASSA) (S)	x		
Astata cosquin (ASCO) (S)	x		
Astata gigas (ASGI) (S)	x	x	
Astata lugens (ASLU) (S)	x		
Astata vaquero (ASVA) (S)	x		
Austrochares sp. (AUST) (P)	x		
Balboana sp. (BABO) (P)	x	x	
Bembecinus agilis (BEAG) (S)	x	x	
Bembecinus quinquespinosus (BEQU) (S)	x		
Bicyrtes angulata (BIAN) (S)	x		x
Bicyrtes discisa (BIDI) (S)	x	x	
Bicyrtes tricolorata (BITI) (S)		x	
Bicyrtes variegata (BIVA) (S)	x		
Cerceris sp.1 (CESA) (S)		x	
Cerceris sp.2 (CESE) (S)	x		
Cerceris sp.3 (CESI) (S)			x
Cerceris sp.4 (CESO) (S)		x	
Cerceris sp.5 (CESU) (S)			x
Cerceris sp.6 (CESV) (S)		x	
Cerceris sp.7 (CESX) (S)		x	
Dolichurus sp. (DOLI) (S)			x
Editha fuscipennis (EDFU) (S)		x	
Editha magnifica (EDMA) (S)	x		

	Horto	Japi	Sousas
Entypus bituberculatus (ENBI) (P)	x	x	
Entypus feruginipennis (ENTY) (P)	x	x	x
Entypus taschenbergii (ENTA) (P)	x		
Entypus velutinus (ENVE) (P)	x		x
Episyron conterminus (EPSY) (P)	x	x	x
Eremnophila binodis (ERBI) (S)	x	x	
Eremnophila melanaria (ERME) (S)	x		
Eremnophila opulenta (EROP) (S)	x		
Evagetes sp.1 (EVAG) (P)	x		
Evagetes sp.2 (EVEG) (P)	x		
Evagetes sp.3 (EVIG) (P)		x	
Epinysson sp. (EPYN) (S)		x	
Foxia sp. (FOXI) (S)		x	
Hoplisoides sp.1 (HOPA) (S)	x		
Hoplisoides sp.2 (HOPE) (S)	x		
Hoplisoides sp.3 (HOPI) (S)	x		
Hoplisoides sp.4 (HOPO) (S)	x		
Isodontia sp.1 (ISOA) (S)			x
Isodontia sp.2 (ISOB) (S)	x		
Larra sp. (LARA) (S)	x		
Liris(Leptolarra) sp.1 (LIRA) (S)	x		
Liris(Leptolarra) sp.2 (LIRB) (S)	x		
Liris(Leptolarra) sp.3 (LIRC) (S)	x		x
Liris(Leptolarra) sp.4 (LIRD) (S)	x		
Liris(Leptolarra) sp.5 (LIRE) (S)	x		
Liris(Leptolarra) sp.6 (LIRF) (S)	x		
Liris(Leptolarra) sp.7 (LIRG) (S)	x		
Liris(Leptolarra) sp.9 (LIRI) (S)	x		
Liris(Leptolarra) sp.10 (LIRJ) (S)	x		
Liris(Leptolarra) sp.11 (LIRK) (S)	x		x
Liris(Leptolarra) sp.12 (LIRL) (S)	x		
Liris(Leptolarra) sp.13 (LIRM) (S)	x		x
Liris(Leptolarra) sp.14 (LIRN) (S)	x		x
Liris(Leptolarra) sp.15 (LIRO) (S)		x	
Liris(Motes) sp.1 (LIMA) (S)	x		
Liris(Motes) sp.2 (LIME) (S)			x
Oxybelus sp.1 (OXYA) (S)	x		
Oxybelus sp.2 (OXYB) (S)	x		
Paracyphononix sp.1 (PARA) (P)	x		
Paracyphononix sp.2 (PARE) (P)		x	
Pepsis sp.1 (PEPA) (P)	x		
Pepsis sp.2 (PEPB) (P)	x		
Pepsis sp.3 (PEPC) (P)	x		
Pepsis sp.4 (PEPD) (P)	x		
Pepsis sp.5 (PEPE) (P)	x		
Pepsis sp.6 (PEPF) (P)	x		
Pepsis sp.7 (PEPG) (P)	x		
Pepsis sp.8 (PEPH) (P)	x		
Pepsis sp.9 (PEPI) (P)	x	x	
Pepsis sp.10 (PEPJ) (P)	x	x	
Pepsis sp.11 (PEPK) (P)	x		

	Horto	Japi	Sousas
Pepsis sp.12 (PEPL) (P)	x		
Pepsis sp.13 (PEPM) (P)	x		
Pepsis sp.14 (PEPN) (P)	x		
Pepsis sp.15 (PEPO) (P)	x		
Pepsis sp.16 (PEPP) (P)			x
Pepsis sp.17 (PEPR) (P)			x
Pepsis sp.18 (PEPS) (P)	x		x
Poecilopompilus sp.1 (POSA) (P)	x		x
Poecilopompilus sp.2 (POSE) (P)		x	
Poecilopompilus sp.3 (POSI) (P)		x	
Poecilopompilus sp.4 (POSO) (P)	x		
Poecilopompilus a. fervidus (POAL) (P)	x		
Poecilopompilus mixtus (POMI) (P) (P)	x		
Poecilopompilus polistoides (POLI) (P)	x		
Prionyx bifoveolatus (PRBI) (S)	x	x	x
Prionyx fervens (PRFE) (S)	x		x
Prionyx spinolai (PRSP) (S)			x
Prionyx thomae (PRTO) (S)	x	x	x
Penepodium sp. (PENE) (S)	x	x	x
Rubrica nasuta (RUNA) (S)	x		x
Sphex ichneumoneus (SPIC) (S)	x	x	x
Sphex nitidiventris (SPNI) (S)	x		
Sphex opacus (SPOP) (S)	x		
Sphex servillei (SPSE) (S)	x		
Stictia punctata (STPU) (S)	x		
Stictia signata (STSI) (S)		x	x
Tachypompilus sp.1 (TASA) (P)	x		
Tachypompilus xanthopterus (TAXA) (P)	x		
Tachysphex apoctenus (TAAP) (S)	x	x	
Tachysphex inconspicuus (TAIN) (S)	x	x	
Tachysphex ruficaudis (TARU) (S)	x		x
Tachytes amazonus (TAAM) (S)	x		
Tachytes costalis (TACO) (S)	x		
Tachytes chrysopyga (TACR) (S)	x		
Tachytes fraternus (TAFR) (S)	x		
Tachytes leprieuri (TALE) (S)	x		
Tachytes setosus (TASE) (S)	x		
Trachypus elongatus (TREL) (S)	x		
Trachypus romandi (TRRO) (S)	x		
Trachypus taschenbergii (TRIA) (S)	x		
Trypoxylon aureovestitum (TRAU) (S)	x		x
Trypoxylon nitidum (TRNI) (S)	x		
Zanysson sp. (ZANY) (S)	x		

Apêndice 2: Lista das espécies de presas de Pompilidae e Sphecidae das três localidades.

POMPILIDAE:

HORTO:

Anoplius (Aracnphroctonus) sp.: Ctenidae e Licosidae
 Anoplius (Notiochaes) amethystinus: Ctenidae e Licosidae
 Entypus bituberculatus: Licosidae
 Entypus ferruginipennis: Licosidae
 Entypus velutinus: Licosidae: Phoneutria nigriventer
 Poecilopompilus a.fervidus: Argyopidae: Nephilla clavipes,
 Argyope argentata, Araneus sp., Parawixia sp.
 Poecilopompilus sp.1: Argyopidae: Araneus sp.
 Poecilopompilus sp.4: Argyopidae: Araneus sp.
 Episyron c.conterminus: Argyopidae
 Pepsis sp.1: Licosidae: Phoneutria nigriventer

SERRA DO JAPI:

Entypus ferruginipennis: Licosidae
 Poecilopompilus sp.2: Thomisidae: Misumenops pallens
 Poecilopompilus sp.3: Argyopidae

SPHECIDAE

HORTO:

Ammophila sp.1: Geometridae(larva)
 Liris (leptolarra) sp.7: Grillidae
 Astata gigas: Pentatomidae

Bembecinus agilis: Cicadellidae

Bicyrtes discisa: Coreidae; Pentatomidae: *Edezza rufomarginata*, *Arvelius albopunctatus*

Editha magnifica:

Hesperiidae: *Achlyodes busirus rioja*, *Achlyodes mithridates thraso*, *Aguna megaches megaches*, *Astraptus sp.*, *Cymaenes sp.*, *Elbella losca*, *Elbella luteizona*, *Hesperiinae*, *Mellana clavus*, *Mellana elongius*, *Nyctelius n nyctelius*, *Orthus o. hyalinus*, *Polites vibex calilina*, *Panoquina sylvicola*, *Polygonus leo leo*, *Proteides m. mercurius*, *Polythrix o. octomaculata*, *Pompeius pompeius*, *Pompeius sp.*, *Pyrrogynne pelota*, *Staphylus incisus*, *Urbanus d. dorantes*, *Urbanus esmeraldus*, *Urbanus esta*, *Urbanus procne*, *Urbanus sp.*, *Urbanus p. proteus*, *Urbanus teleus*, *Urbanus virescens*, *Urbanus simplicius*, *Typhedanus undulatus*.

Libytheidae: *Libytheana carineuta*.

Licaenidae: *Thereus palegon*, *Xenophanes tryxus*.

Nymphalidae: *Adelpha syma*, *Anartia amathea*, *Anartia jathrophae*, *Chlosyne lacinia saunderisi*, *Chlosyne lacinia*, *Dryas iulia*, *Dione juno*, *Heliconius erato phyllis*, *Mechanitis polymnia*, *Nymphalidae*, *Ryphea phidile*, *Siproeta trayja*, *Zaretis itys strigosa*, *Anaea ryphea*, *Biblis hyperia*, *Cynthia myrinna*.

Papilionidae: *Battus p. polydamas*, *Parides proneus*, *Parides neophilus eurybates*, *Parides astyalus astyalus*, *Parides b. bunicus*.

Pieridae: *Aphrissa statira*, *Phoebis sativa*, *Phoebis argante*, *Polyctor polyctor polyctor*, *Mysoria barcastius barta*.

Sphingidae: *Aellopus fadus*, *Aellopus titan*.

Eremnophila binodis: Lepidoptera: (larva)

Hoplisoides sp.1: Pentatomidae

Liris (Leptolarra) sp.1: Grillidae, Phangopsidae

Liris (leptolarra) sp.4: Grillidae: *Eneoptera surinamensis*

Liris(Leptolarra) sp.7 : Phalangopsidae: *Lerneca varipes*

Penepodium sp.: Blattaridae

Prionyx thomae: Acrididae: *Abila* sp., *Abacris flavolineata*
Amblytropidia sp., *Ramathocerus* sp, *Ghomphocerinae* sp.1
Dichropus bergi, *D.punctulatus*, *Eutryxalis filata*, *Osmilia*
violacea, *Orphaela punctata*

Prionyx fervens: Romaleidae: *Xyleus* sp.

Rubrica nasuta: Simulidae

Trachypus elongatus: Meliponinae: *Trigona* (T). *spinnipes*
 Eumenidae.

Tachysphex apoctenus : Acrididae: (ninja)

Tachytes fraternus : Acrididae: (ninja)

Tachytes ruficaudis: Acrididae: (ninfas)

SERRA DO JAPI:

Ammophila sp. 1: Geometridae: (larva)

Aetata gigas: Pentatomidae

Bembecinus agilis: Cicadellidae

Bicyrtes discisa: Pentatomidae, Coreidae (ninfas)

Cerceris sp.1: Chrysomellidae

Cerceris sp.6: Curculionidae sp.1

Cerceris sp.7 : Curculionidae sp.2

Editha fuscipennis: Hesperidae, Nymphalidae

Eremnophila melanaria: Satyrinae(larva)

Penepodium sp.: Blattaridae

Prionyx bifoveolatus: Acrididae

Sphex ichneumoneus: Tettigonidae (ninfas)

Trachypus taschenbergii : Meliponidae: *Trigona* sp., Apoidea.

SOUSAS:**SPHECIDAE:**

Ammophila sp.1 : Geometridae (larva)

Prionyx bifoveolatus: Grillidae: *Hygronemobius* sp.

Prionyx fervens: Romaleidae: *Xyleus* sp.

Prionyx spinolai: Acrididae, Gomphocerinae sp.2 (ninfas).