



UNIVERSIDADE ESTADUAL DO CENTRO-OESTE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA EVOLUTIVA
(Associação Ampla entre a UNICENTRO e a UEPG)



BIOLOGIA DE NIDIFICAÇÃO DE *Podium angustifrons* KOHL, 1902
(HYMENOPTERA, Sphecidae)

CARLOS EDUARDO BUSS

Guarapuava
2010

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO CENTRO-OESTE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA EVOLUTIVA
(Associação Ampla entre a UNICENTRO e a UEPG)

BIOLOGIA DE NIDIFICAÇÃO DE *Podium angustifrons* KOHL, 1902
(HYMENOPTERA, SPHECIDAE)

Dissertação de mestrado apresentada ao programa de Pós-Graduação em Biologia Evolutiva da Universidade Estadual do Centro-Oeste em associação com a Universidade Estadual de Ponta Grossa, como parte dos requisitos para a obtenção do título de mestre em Ciências Biológicas (Área de Concentração em Biologia Evolutiva)

CARLOS EDUARDO BUSS

Guarapuava
2010

Catálogo na Publicação
Biblioteca Central da UNICENTRO, Campus Guarapuava
Fabiano de Queiroz Jucá (CRB 9/1249)

B981b Buss, Carlos Eduardo
Biologia de nidificação de *Podium angustifrons* KOHL, 1902
(HYMENOPTERA, Sphecidae) / Carlos Eduardo Buss. – –
Guarapuava, 2010.
ix, 89 f. : il. ; 28 cm

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual do Centro-Oeste
/ Universidade Estadual de Ponta Grossa, Pós-Graduação em
Biologia Evolutiva, 2010

Orientadora: Maria Luisa Tunes Buschini

Banca examinadora: Maria Albertina de Miranda Soares, Silvia
Helena Sofia e Maria Luisa Tunes Buschini.

Bibliografia

1. Biologia evolutiva. 2. Biologia de nidificação. I. Título. II.
Universidade Estadual do Centro-Oeste.

CDD 595.79

CARLOS EDUARDO BUSS

“BIOLOGIA DE NIDIFICAÇÃO DE *Podium angustifrons* KOHL, 1902
(HYMENOPTERA, Sphecidae)”

Dissertação aprovada como requisito parcial para obtenção do grau de “Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração em Biologia Evolutiva”, no Programa de Pós-graduação em Biologia Evolutiva, da Universidade Estadual do Centro-Oeste, pela Comissão formada pelos professores:


Prof^a. Dr^a. Maria Luisa Tunes Buschini (orientadora)
(UNICENTRO)


Prof^a. Dr^a. Silvia Helena Sofia
(UEL/PR)


Prof^a. Dr^a. Maria Albertina de Miranda Soares
(UEPG/PR)

Guarapuava, 29 de Abril de 2010.

ORIENTADOR(a)
Profa. Dra. MARIA LUISA TUNES BUSCHINI

*"Não há lugar para a sabedoria onde não há paciência"
(Santo Agostinho)*

*Aos meus pais Nelson e Mariza e a minha noiva
Emanuele por todo amor, carinho; incentivo e
exemplos de honestidade.*

AGRADECIMENTOS

À Deus, pois, ainda quando não sou nada, tenho tudo. Deus é a incoerência mais bela, mais desconcertante, conquistou-me e elucidou os caminhos da superação nos momentos difíceis ao longo deste estudo. Nada tem sentido sem a luz da divina misericórdia.

À Nossa Senhora Mãe Santíssima.

À Professora Dra. Maria Luisa Tunes Buschini pela orientação e pelos valiosos conselhos.

À Professora Dra. Sonia Maria Lopes (UFRJ) pela identificação das baratas.

A Professora Dra. Ana Lúcia Crisostimo pelos inúmeros ensinamentos e pelo incentivo a pesquisa e a extensão universitária.

Aos Professores Dr. Rafael Metri, Dr. Paulo Roberto da Silva, Maria Albertina de Miranda Soares e Silvia Helena Sofia pelas valiosas sugestões realizadas no presente trabalho.

Aos meus amados pais Nelson e Mariza por todo amor intrínseco em atos concretos e singelos, por acreditar em minha competência e pelos infinitos ensinamentos.

À minha amada Emanuele e família, por todo amor, apoio, carinho e companheirismo.

À minha irmã Elis e família, pelo amor e incentivo.

As minhas avós contrastes: “Vó Nega” e “Vó Clara”, pelos exemplos de honestidade, sabedoria e fé.

As tias: Tânia, Rose, Jane, Sueli e Cláudia pelos incentivos e exemplos superação.

Aos colegas do laboratório Renan e Beti pelo auxílio nas observações e coletas de campo.

Aos colegas de mestrado: HUILQUER, Daiane, Marta, Durinézio, Fernanda, Vanessa e Renato, pelo companheirismo e pelos momentos de descontração.

Aos amigos de todo o Ministério Universidades Renovadas (MUR), da Renovação Carismática Católica.

Aos amigos, Dunga, Leandro (Sagui), Tupi, Bruna, Mari (Guaíra), Mari polaca (Irati), Ana Karina, Maicon, Gabi, Daiane, Fefe, Pedro, Pepe, Nêne, Elen (Tocantins) e Frei Kleber (Pará).

RESUMO

Podium angustifrons é uma espécie de vespa solitária que nidifica em cavidades pré-existentes, com distribuição na Guiana Francesa, Bolívia e Brasil. O objetivo deste estudo foi investigar a biologia de nidificação desta espécie, discutindo aspectos de sua história de vida. Para captura dos ninhos de *P. angustifrons*, foram instaladas ninhos-armadilha de madeira no Parque Municipal das Araucárias, Guarapuava (PR), Brasil, de Janeiro 2003 até Abril de 2009. Foram coletados 29 ninhos, durante todos os meses quentes. Os ninhos não apresentaram células vestibulares e intercalares, seus fechamentos são constituídos por material vegetal mascado, seguido de barro misturado a materiais orgânicos, revestidos por resina, podendo ter uma camada de líquens. As células foram provisionadas com diferentes espécies de baratas silvestres (*Chorisoneura* sp, *Riata* sp e *Helgaia* sp) em estágio de ninfa e/ou adulto. A maioria das pré-pupas entrou em diapausa no inverno com tempo de desenvolvimento de 187 a 283 dias para as fêmeas e 180 a 283 dias para machos. Ocorreu mortalidade em 41,66% das células provisionadas, sendo 33,33% causado por falha de desenvolvimento e 8,33% por cleptoparasitas da família Chrysididae.

Palavras-chave: *Podium angustifrons*, Biologia de nidificação, Sphecidae

ABSTRACT

Podium angustifrons is a species of solitary wasp which nests in pre-existing cavities, with neotropical distribution in French Guyana, Bolivia and Brazil. The aim of this study was to investigate the nesting biology of *Podium angustifrons*, discussing aspects of their life history. To capture the nests of *P. angustifrons*, wooden trap-nests were installed in the Parque Municipal das Araucárias, Guarapuava (PR), Brazil, from January 2003 to April 2009. A total of 29 nests were collected, all during the warmer months. These showed no vestibular and intercalary cells, and their closures were made up of chewed plants and mud mixed with organic materials and resin-coated surfaces, sometimes showing a layer of lichens. The cells were provisioned with various wild species of cockroaches (*Chorisoneura* sp, *Riata* sp and *Helgaia* sp) in the nymph stage and / or adults. The sex ratio was 4.6 females per male, significantly higher than the expected 1:1. Most pre-pupae entered diapause in winter with development time ranging from 187 to 283 days for females and 180 to 283 days for males. Deaths occurred in 41.66% of cells provisioned, 33.33% were attributed to faulty development and 8.33% to Chrysididae.

Key words: *Podium angustifrons*, nidification Biology, Sphecidae.

Lista de Figuras

FIGURA 1.....	6
FIGURA 2.....	9
FIGURA 3.....	10
FIGURA 4.....	11
FIGURA 5.....	12
FIGURA 6.....	13
FIGURA 7.....	14
FIGURA 8.....	15
FIGURA 9.....	15
FIGURA 10.....	17
FIGURA 11.....	20

Lista de Tabelas

TABELA 1.....	19
TABELA 2.....	19

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	1
1.1.Objetivos.....	6
2. MATERIAIS E MÉTODOS.....	7
2.1. Área de Estudo.....	7
2.2. Delineamento Amostral.....	7
2.3.Dados Analisados.....	8
2.4. Análise Estatística.....	8
3. RESULTADOS.....	12
3.1. Sazonalidade e Ambiente de Nidificação.....	12
3.2. Arquitetura dos Ninhos.....	13
3.3. Presas utilizadas por <i>P. angustifrons</i> no Aproveitamento dos Ninhos.....	16
3.4. Estrutura dos Casulos.....	17
3.5. Período de Desenvolvimento, Emergência, Razão Sexual.....	17
3.6. Mortalidade e Inimigos Naturais.....	18
4. DISCUSSÃO.....	21
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	27

1. INTRODUÇÃO

A ordem Hymenoptera destaca-se entre os insetos por ser diversa com cerca de 130 mil espécies descritas (Gordon 2008). A adaptabilidade e a diversidade deste grupo podem ser conferidas a características biológicas primitivas conservadas, bem como apomorfias que surgiram ao longo do processo evolutivo de alguns táxons (Gauld e Bolton 1996). Provavelmente, as larvas dos himenópteros ancestrais eram fitófagas, devido a isso, as fêmeas adultas faziam a postura dos ovos próxima a tecidos vegetais. Atualmente esta característica, está presente somente em Symphyta, sendo considerada a subordem mais primitiva entre os Hymenoptera (Sharkey 2007).

Primitivamente, o ovipositor utilizado exclusivamente para a postura de ovos, passou a ter função de injetar veneno, a partir deste momento os ovos passaram a ser liberados na base do ovipositor. Estas modificações apresentam diversas funções entre os grupos sendo que em alguns ele é utilizado para imobilizar presas (Mason 2006), e em outros ele serve como um mecanismo de defesa contra grandes organismos e para os endoparasitóides é utilizado como regulador da fisiologia dos hospedeiros (Gauld e Bolton 1996). Outros aspectos evolutivos de Hymenoptera têm relação com o modo de determinação de sexo haplodiplóide, onde as fêmeas são diplóides e originadas de ovos fecundados, enquanto que os machos são haplóides formados a partir de ovos não fecundados. Durante a cópula, os espermatozóides são acumulados na espermateca da fêmea, para fertilização posterior dos óvulos. Assim a fêmea, pode escolher o sexo de sua prole controlando a liberação do esperma armazenado em sua espermateca, no momento da oviposição, conforme as condições ambientais (Gauld e Bolton 1996).

Segundo Havron et al. (1987) o mecanismo haplodiplóide denominado de partenogênese arrenótoca, pode eliminar rapidamente da população genes recessivos deletérios através da seleção natural operando no macho hemizigoto. Além disso, é considerado responsável pela evolução da socialidade em Hymenoptera, uma vez que o comportamento verdadeiramente social teria surgido mais de 10 vezes independentemente nesta ordem e muito poucas vezes em ordens não partenogenéticas (Brandão 1999).

Atualmente, vários estudos vêm sendo realizados com representantes desta ordem a fim de elucidar questões relacionadas a sua diversidade, história de vida, filogenia e evolução do seu comportamento social (Peruquetti e Del Lama 2003; Haspel e Libersat 2004; Alcock e Kemp 2005; West et al. 2005; Giovanetti 2005; Hunt e Amdam 2005; Kaltenpoth e Strohm 2006; Rosenberg et al. 2006; Budrienë e Budrys 2007; Sharkey 2007; Buschini e Woiski 2008; González e Matthews 2008; Hastings et al. 2008; Reznikova 2008; Santoni et al. 2009).

As vespas aculeatas (Hymenoptera; Apocrita), possuem cerca de 26.000 espécies descritas em todo mundo (Morato 2001). Cerca de 90% destas apresentam comportamento solitário, ou seja, as fêmeas exibem completa independência, tanto na construção quanto no provisionamento ou abastecimento dos ninhos (O'Neill 2001). Incluem-se neste grupo, os parasitóides e/ou predadores que atuam na regulação de populações de diversos invertebrados, como lagartas, grilos, percevejos, pulgões, baratas e aranhas (Borror et al. 1992; LaSalle e Gauld 1993).

Alguns grupos de vespas solitárias apresentam o hábito de construir seus ninhos em cavidades pré-existentes encontradas no ambiente. Vários gêneros Vespidae (Eumeninae), Pompilidae, Sphecidae e Crabronidae possuem espécies construtoras de seus ninhos no interior de caules, de ramos de plantas ou em orifícios feitos em troncos por besouros xilófagos (Morato e Campos 2000). Geralmente os ninhos são formados por uma série linear e tubular de compartimentos intranidais, ou células constituídas por barro e/ou materiais vegetais como folhas, gravetos, pétalas ou resina (Camillo et al. 1995). É comum nos ninhos destas vespas a presença de célula vazia entre a parede de fechamento e a última célula provisionada, denominadas célula vestibular e uma célula vazia entre duas células provisionadas, a célula intercalar (Melo 2000).

Na fase adulta utilizam como fonte de alimento néctar, fluídos e carapaças de presas (Hunt 1991). Tanto machos como fêmeas adultas são visitantes regulares de flores e importantes consumidores de néctar, embora não sejam elementos principais das comunidades de polinizadores (Evans 1966).

Os Sphecidae possuem aproximadamente 8.000 espécies de vespas predadoras de quase todas as ordens de insetos e alguns gêneros de aranhas. Exibindo, uma grande variedade de diferenciação morfológica e de hábitos, com comportamento solitário, social, ou eussocial, que envolve o compartilhamento de

ninhos por duas ou mais fêmeas. São cosmopolitas, mas em alguns continentes como África, Austrália e América do Sul apresentam gêneros endêmicos (Bohart e Menke 1976).

Nesta família de vespas, a preferência por determinado tipo de presa depende da subfamília, gênero ou espécie (Garcia e Adis 1993). Alguns gêneros destas vespas capturam apenas baratas, tais como: *Ampulex* Jurine, 1807 (Williams 1942; Haspel et al. 2005; Rosenberg et al. 2006), *Chlorion* Latreille, 1802 (Hook 2004), *Paradolichurus* Williams, 1960 (Kimsey 1993), *Penepodium* Menke, 1976 (Williams 1928; Cooper 1980; Genise 1981; Garcia e Adis, 1993; Garófalo et al. 2000) e *Podium* Fabricius, 1804 (Genaro, 1994; Camillo et al., 1996; Assis e Camillo 1997; Morato e Campos 2000; Camillo 2001; Morato 2001; Genaro 2006 e Ribeiro 2006).

O gênero *Podium* juntamente com *Dynatus* Lepeletier, 1845, *Penepodium* Bohart e Menke, 1976 e *Trigonopsis* Perty, 1833, foram recentemente agrupados na tribo Podiini Saussure 1892, pertencente à subfamília Sceliphrinae (Sphecidae) que é composta por 144 espécies (Rasmussen e Asenjo 2009; Pulawski 2010).

Podium é constituído por 23 espécies neotropicais e solitárias que nidificam em cavidades pré-existentes (Krombein 1967) onde as fêmeas para manter sua prole, estas capturam baratas inoculando a toxina no tórax ou abdome das presas, imobilizando-as. Posteriormente, podem cortar as antenas das mesmas para que ocorra a liberação de secreção que servirá de alimento aos imaturos, que eclodirão dos ovos depositados no ninho (Bohart e Menke 1976).

Durante o acasalamento, as fêmeas de *Podium* procuram um local para construção do ninho apresentando um comportamento filopátrico, ou seja, retornando ao local de onde emergiram e construindo seus ninhos nas proximidades ou reutilizando o ninho natal. Em seguida, as presas são capturadas e trazidas para o ninho, sendo as células aprovisionadas com um número variável de presas, em geral mais de uma. Posteriormente, a fêmea põe um ovo em uma das presas e fecha a célula. Em geral, a fêmea de *Podium* faz a postura dos ovos entre o primeiro par de pernas da barata, depositando neste local uma substância aderente impossibilitando que a presa remova seu ovo. Dessa forma, a larva quando eclode, entra rapidamente em contato com o alimento (Garcia e Adis 1993; Ribeiro 2006). Novas células são construídas e aprovisionadas no ninho, ou um novo ninho é iniciado (Melo 2000). Quando a fêmea não finaliza o ninho no mesmo dia, constrói uma camada de fechamento provisória (Ribeiro 2006).

Assim, como outras vespas da família Sphecidae, *Podium* possui uma estratégia reprodutiva com investimentos parentais relativamente altos. Grande parte do tempo e energia das fêmeas é utilizada na construção e provisionamento do ninho (Melo 2000). Segundo Starr (1991) e Melo (2000) o cuidado maternal possui significado imediato na sobrevivência da prole, desde o estágio de ovo até a vida adulta, quanto à escolha do local ideal para a postura dos ovos, esta pode determinar o sucesso reprodutivo da espécie, reduzindo significativamente a interferência de organismos como fungos e formigas, que atacam a provisão dos ninhos e as formas imaturas.

Em algumas espécies de *Podium*, ao iniciarem as atividades de nidificação, fêmeas inspecionam vários sítios antes de selecionar um deles para construção do ninho. No caso de *Podium denticulatum* Smith, 1856, elas só nidificam em ninhos-armadilha, quando eles não apresentam rachaduras e estão em boas condições (Krombein 1970; Ribeiro 2006). O maior grau de sofisticação da arquitetura do ninho também pode diminuir a ação negativa do ambiente, de forma que a construção de estruturas como célula vestibular, a adição de camadas de barro e fibras vegetais, os fechamentos provisórios, utilização de materiais vegetais como resina, dificultam o ataque de predadores, parasitóides e cleptoparasitas (Krombein 1967; Peruquetti 2003 e Ribeiro 2006).

Embora, na literatura sejam encontrados dados sobre a história de vida de *Podium*, como distribuição, hábitos de nidificação, materiais utilizados na construção dos ninhos e inimigos naturais, são vários os aspectos sobre a biologia de nidificação de várias espécies que precisam ser descritos e compreendidos. As espécies mais estudadas com relação aos aspectos mencionados acima são *Podium rufipes* Fabricius, 1804 e *Podium denticulatum* (Krombein 1967, 1970; Camillo et al. 1996; Vargas e Beitia 1996; Assis e Camillo 1997; Morato 2001; Buys et al. 2004; Ribeiro 2006).

Podium angustifrons Kohl 1902, é uma espécie com ampla distribuição geográfica, apesar de inexistentes os dados sobre a biologia desta espécie, foram encontrados registros na Guiana, na Guiana Francesa (Richards 1937; Bohart e Menke 1976), na Bolívia e no Brasil (Ohl 1996; Buschini e Woski 2008). No sul do Brasil esta espécie foi observada nidificando em fragmento de mata com araucárias (Buschini e Woiski 2008), ecossistema este, que compõe a Mata atlântica, atualmente o segundo maior bioma brasileiro (Mantovani 2003).

Podium angustifrons Kohl 1902, é uma espécie com ampla distribuição geográfica, com informações de sua ocorrência na Guiana Francesa (Richards 1929; Bohart e Menke 1976), Bolívia e Brasil (Ohl 1996; Buschini e Woski 2008). No Sul do Brasil estas espécies foram encontradas nidificando em fragmentos de Floresta de Araucária (Buschini e Woski 2008), ecossistema que é parte da Mata Atlântica a qual atualmente é o segundo maior bioma brasileiro, e formado através de processos de exploração e fragmentação. Devido a isso, as presentes espécies neste ecossistema estão sobre o efeito de intensas mudanças e propensas extinções (Mantovani 2003). Portanto, tornam-se necessários e urgentes estudos básicos sobre aspectos biológicos, ecológicos e comportamentais, particularmente de grupos como *Podium* que utilizam vários recursos para construir seus ninhos, e tem um importante papel no controle populacional de baratas selvagens (Morato 2001). A proposta deste estudo foi precisamente investigar a biologia de nidificação de *Podium angustifrons* discutindo aspectos de sua história de vida como sazonalidade, ambientes de nidificação, arquitetura dos ninhos, presas coletadas, tempo de desenvolvimento, inimigos naturais, razão sexual e de mortalidade.

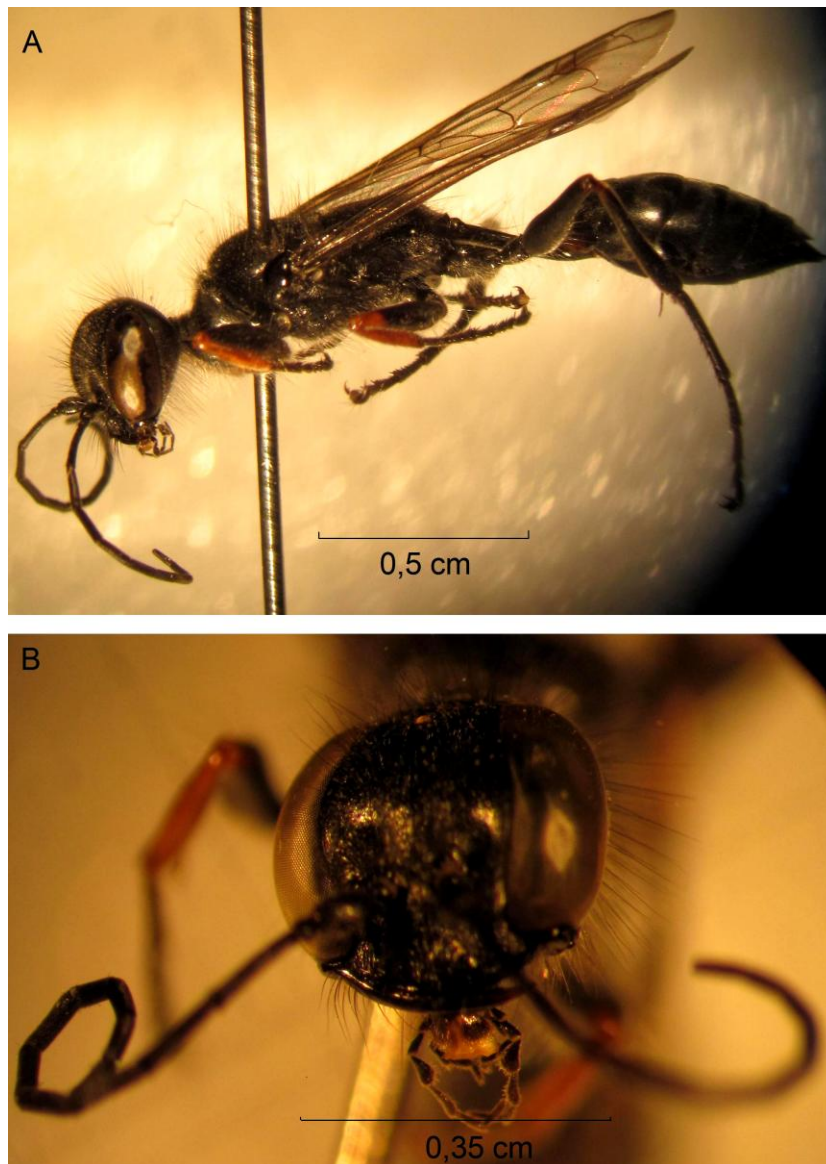


Figura 1. Fêmea de *Podium angustifrons*.

1.1. Objetivos

O objetivo deste trabalho foi desenvolver um estudo inédito sobre a biologia de nidificação de *Podium angustifrons*. A propósito disso, foram analisados e discutidos aspectos da história de vida como sazonalidade, ambientes de nidificação, arquitetura dos ninhos, presas coletadas, estrutura dos casulos, período de desenvolvimento, emergência, razão sexual, mortalidade e inimigos naturais.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 – Área de estudo

Este estudo foi realizado em uma unidade de conservação denominada Parque Municipal das Araucárias, no município de Guarapuava (PR), a 1.120m de altitude (25°23'36" S, 51°27'19" W) (Figura 1). De acordo com a classificação climática de Köppen, a região de Guarapuava é caracterizada pelo clima mesotérmico, úmido e superúmido, sem estações secas. Os meses mais quentes apresentam temperaturas médias de 22°C. As geadas são severas e nos meses mais frios a temperatura média é de 12°C.

Este parque possui aproximadamente 104 ha, composto por 6,8 % de áreas de campos naturais, 42,75% de mata com araucárias, 7,13% várzeas, 10,09% de floresta de galeria e 33,23% de áreas alteradas (Figura 1). As áreas de campo possuem composição florística com grande variedade de Ciperaceae, Fabaceae, Verbenaceae, Asteraceae e Apiaceae. Ao redor dessas áreas encontra-se a mata com araucárias, na qual predomina a *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze, (Coniferae: Araucariaceae) (Cordeiro e Rodrigues 2007). Nas regiões mais baixas do parque, encontram-se as várzeas, que são áreas inundadas com grande quantidade de gramíneas e Apicaceae (Figura 2). A floresta de galeria caracteriza-se por ter fisionomia distinta da floresta com araucária, pois a dominância do pinheiro é substituída pela do branquilha. A altura média do dossel representado normalmente pelas araucárias é de 25m.

2.2 - Delineamento Amostral

O estudo ocorreu de janeiro de 2003 a maio de 2009, a partir de dados coletados pelo Laboratório de Biologia, Ecologia Comportamental de Vespas e Abelhas da UNICENTRO, devido a raridade da espécie. Para o estudo de Biologia de nidificação de *P. angustifrons* (Figura 1) foram instalados ninhos-armadilha construídos com blocos de madeira com dimensão de 12 x 3,5 x 2,5 cm, serrados longitudinalmente e com um furo interno de 8 cm de profundidade e diâmetros variando de 0,5; 0,7; 1,0 e 1,3 cm (Buschini e Wolff 2006). Os ninhos-armadilha foram agrupados aleatoriamente em um bloco de madeira maior, contendo 16 unidades, sendo 4 de cada diâmetro. Foram utilizadas estacas de madeira para fixar os blocos a 1,5 m de altura em ambientes de campo, de várzea e de mata com araucárias (Figura 4). Duas áreas foram estudadas em cada

ambiente. Sendo utilizados dois transectos por área e quatro blocos por transecto. Totalizando 128 ninhos por ambientes nos dois primeiros anos de experimento.

Foram realizadas observações a cada duas semanas, sendo os ninhos ocupados retirados e substituídos por peças vazias do mesmo diâmetro. Posteriormente, eles foram transportados para o laboratório e armazenados no interior de garrafas pet vedadas por algodão até a emergência dos adultos. Depois de constatado que *P. angustifrons* não nidificou em áreas abertas, a partir de 2005, o levantamento continuou apenas na mata, sendo instalados oito blocos a 8 m de altura no tronco de araucárias aleatoriamente distribuído na mata. Foi utilizado um sistema de roldana para elevar e descer os blocos para realizar as observações. Estes blocos permaneceram na mata por dois anos. Em 2007 os ninhos-armadilha que estavam instalados no campo foram retirados do local. Ao total, foram instalados 828 ninhos-armadilha.

2.3- Dados analisados

Após a emergência os adultos foram pesados, sexados, sendo realizada a medida da largura do tórax e guardados na coleção entomológica do Laboratório de Biologia, Ecologia Comportamental de Vespas e Abelhas da UNICENTRO. Baratas encontradas em células dos ninhos de *P. angustifrons*, foram enviadas para identificação no Museu Nacional do Rio de Janeiro.

2.4 - Análise Estatística

O teste não paramétrico de Mann-Whitney foi utilizado para verificar se existe diferença significativa entre as medianas do tempo de desenvolvimento de machos e de fêmeas, entre as medidas das estruturas dos ninhos (comprimento do ninho, número e comprimento das células, espessura das partições celulares, e do fechamento do ninho), entre as medianas dos volumes das células de machos e fêmeas, entre as medianas do comprimento dos casulos de machos e fêmeas e entre os pesos dos adultos.

A coleta era realizada uma vez a cada quinze dias. A razão sexual foi calculada, dividindo-se o número de fêmeas pelo número de machos. Posteriormente, foi aplicado o teste do qui-quadrado para testar a hipótese dela não ser significativamente diferente de 1:1. Todas as análises foram feitas no software BioEstat. Versão 5.0 (Ayres et al. 2007).

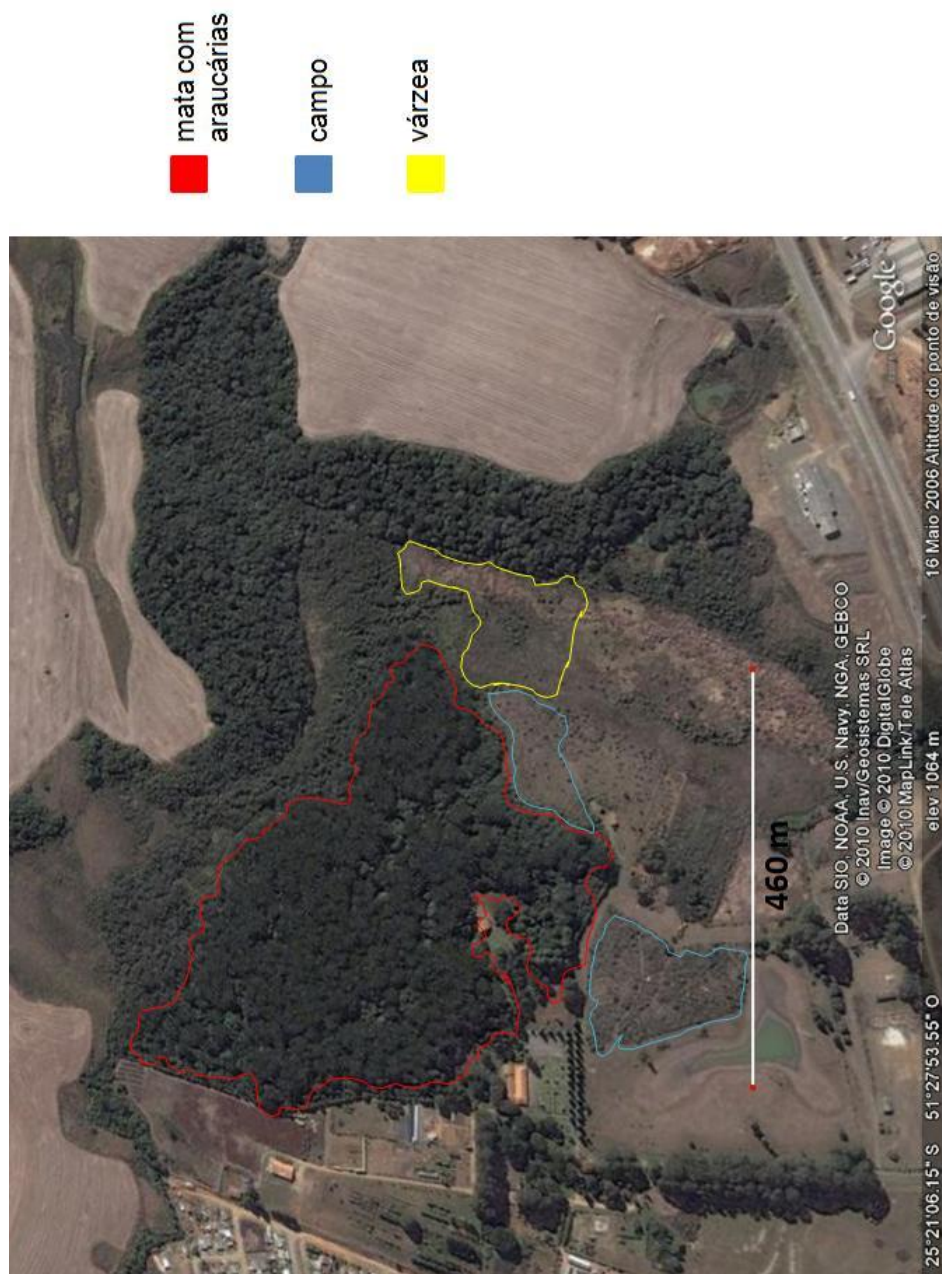


Figura 2. Imagem de satélite da área de estudo localizada no Parque municipal das Araucárias, Guarapuava-Pr. Mostrando os diferentes ambientes onde foram instalados os ninho-armadilhas.

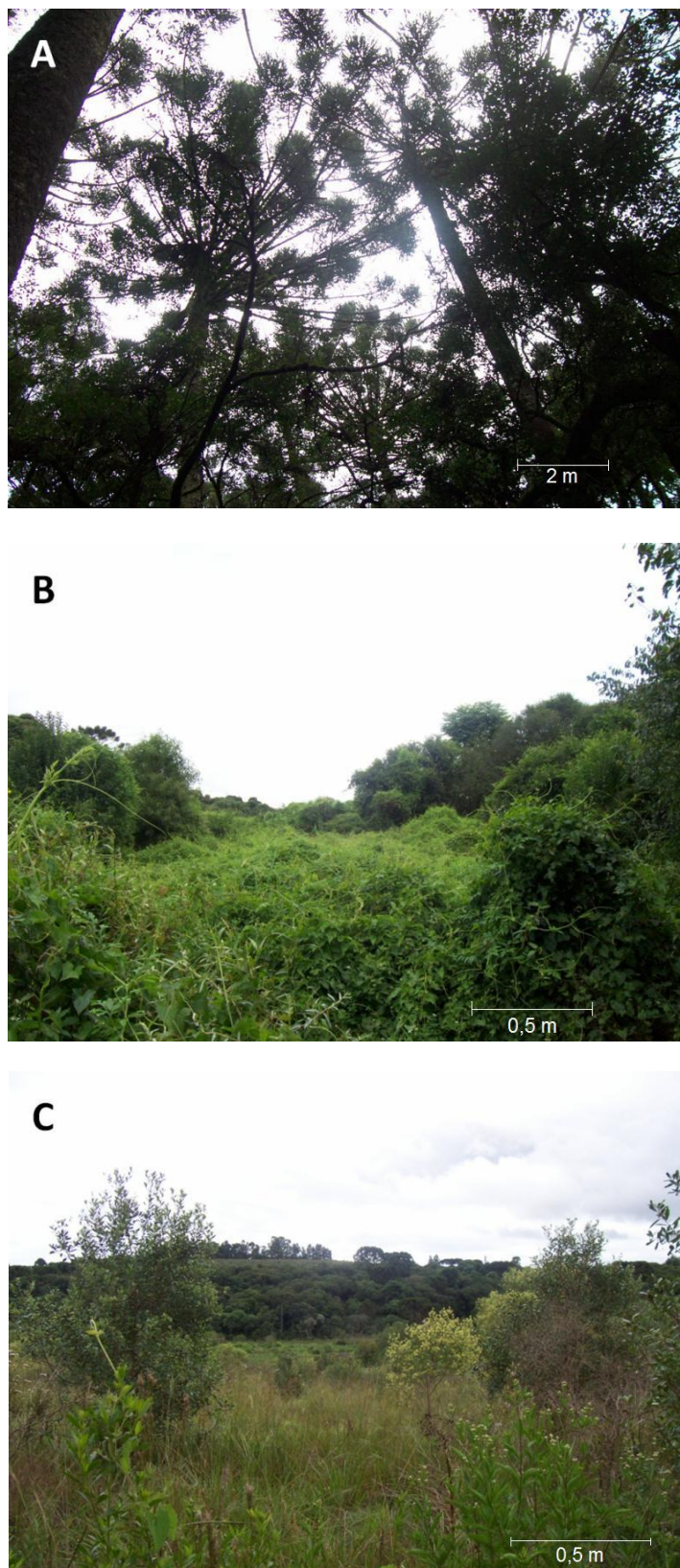


Figura 3. Parque Municipal das Araucárias, (A) Mata com Araucária, (B) Várzea e (C) Campo, onde foram instalados os ninhos-armadilha.



Figura 4. Ninhos-armadilha fixados a 1,5m de altura em mata com araucárias.

3. RESULTADOS

3.1. Sazonalidade e ambiente de nidificação

Foram coletados 29 ninhos ao longo dos 7 anos de estudo, sendo todos fundados em mata com araucárias e a 1,5 m de altura. As nidificações ocorreram somente entre os meses mais quentes do ano (de novembro a abril). A atividade de nidificação foi mais frequente em 2005 e 2007, porém foi menos em 2006 e não ocorrendo nidificações em 2008 (Figura 5).

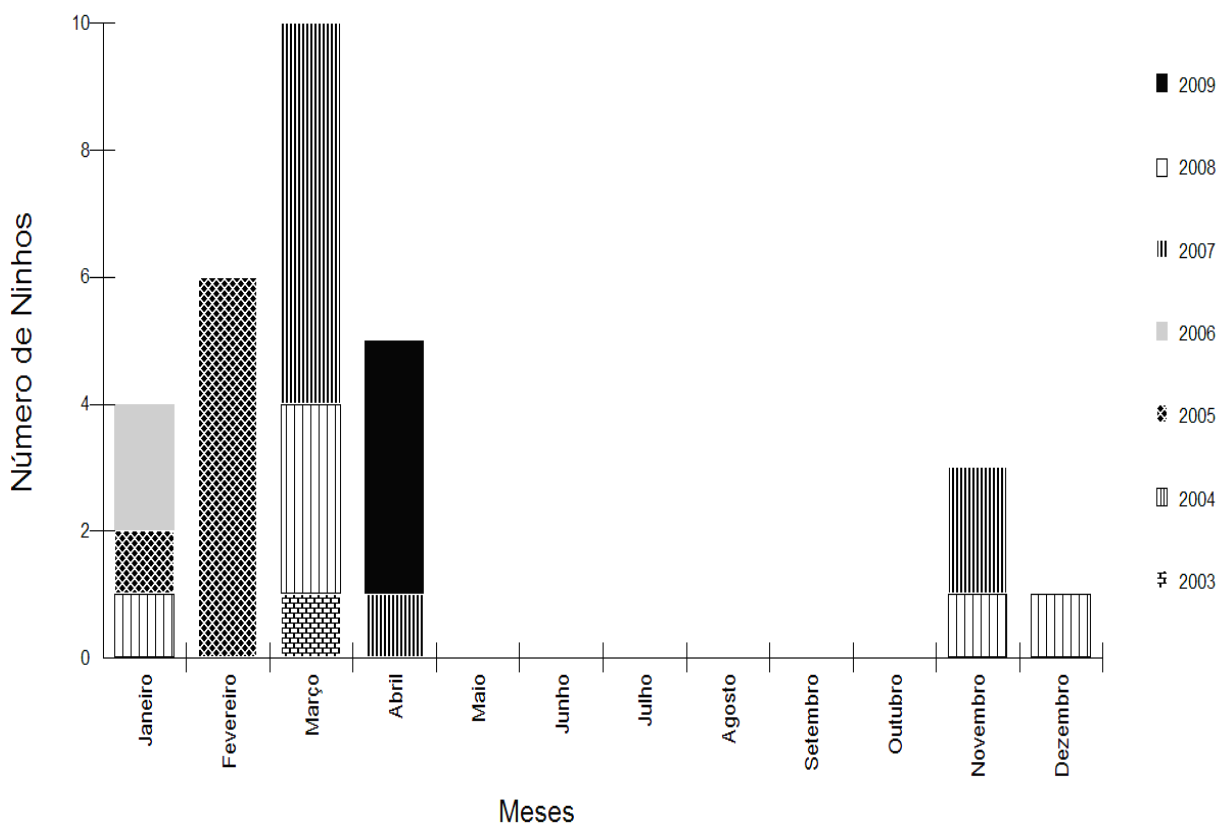


Figura 5. Variação sazonal do número de ninhos de *P. angustifrons* obtidos mensalmente, de janeiro de 2002 a maio de 2009.

3.2. Arquitetura dos ninhos

Podium angustifrons fundou ninhos apenas em ninhos-armadilha de 0,5 cm e 0,7cm de diâmetro (Figura 6).

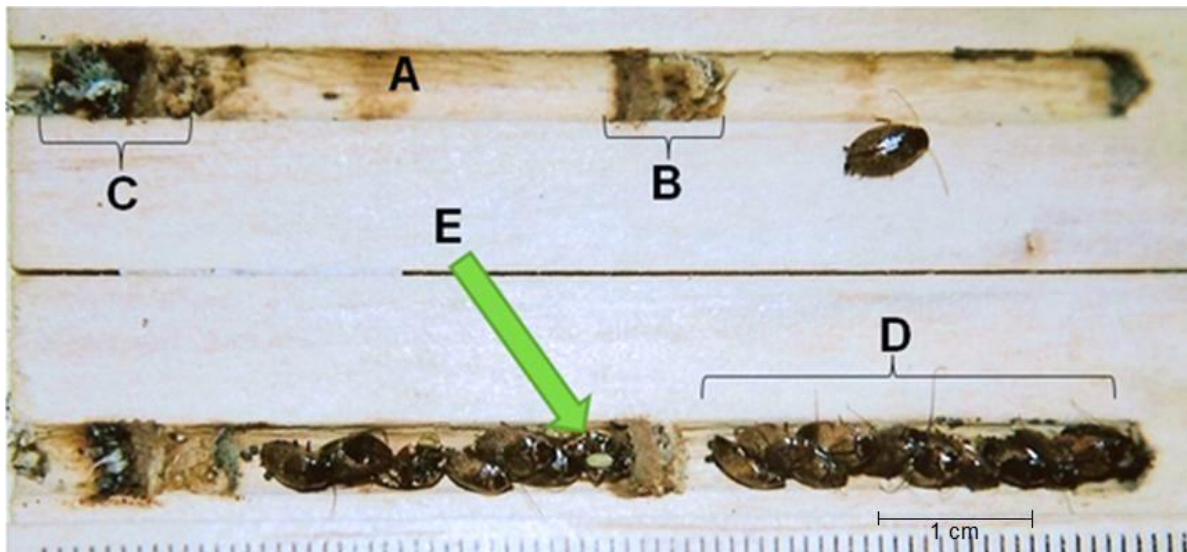


Figura 6. Arquitetura do ninho de *P. angustifrons* em ninho-armadilha com 0,5 cm de diâmetro: A) Células lineares, B) Partições entre as células, C) Fechamento do ninho, D) Disposição das baratas nas células, E) A seta indica a disposição do ovo.

Os fechamentos dos ninhos foram constituídos por camadas de material vegetal mascado, muito semelhante a musgo de consistência esponjosa e de coloração bege ou verde, com pequenos fragmentos de barro (Figura 6). Seguido de barro misturado com: exoesqueleto de insetos, pedaços de folhas, revestidos externamente por uma delicada camada de resina brilhante.

Alguns ninhos (n=5) apresentaram o fechamento composto por uma camada adicional, sendo a mais interna de material vegetal mascado, as vezes misturado ao barro, seguida por uma camada mais grossa de barro, resina e externamente por líquens inteiros (Figura 6). Em um ninho, a camada de resina ainda estava fresca e tinha hifas de fungos (Figura 7). As partições entre as células são semelhantes aos fechamentos dos ninhos, sendo constituídas por material vegetal mascado, e internamente por uma camada de barro (Figura 8). Embora, sejam menos espessos e as camadas de barro não são revestidas com resina. Os ninhos desta espécie não possuíram revestimento de barro no fundo e nas laterais.

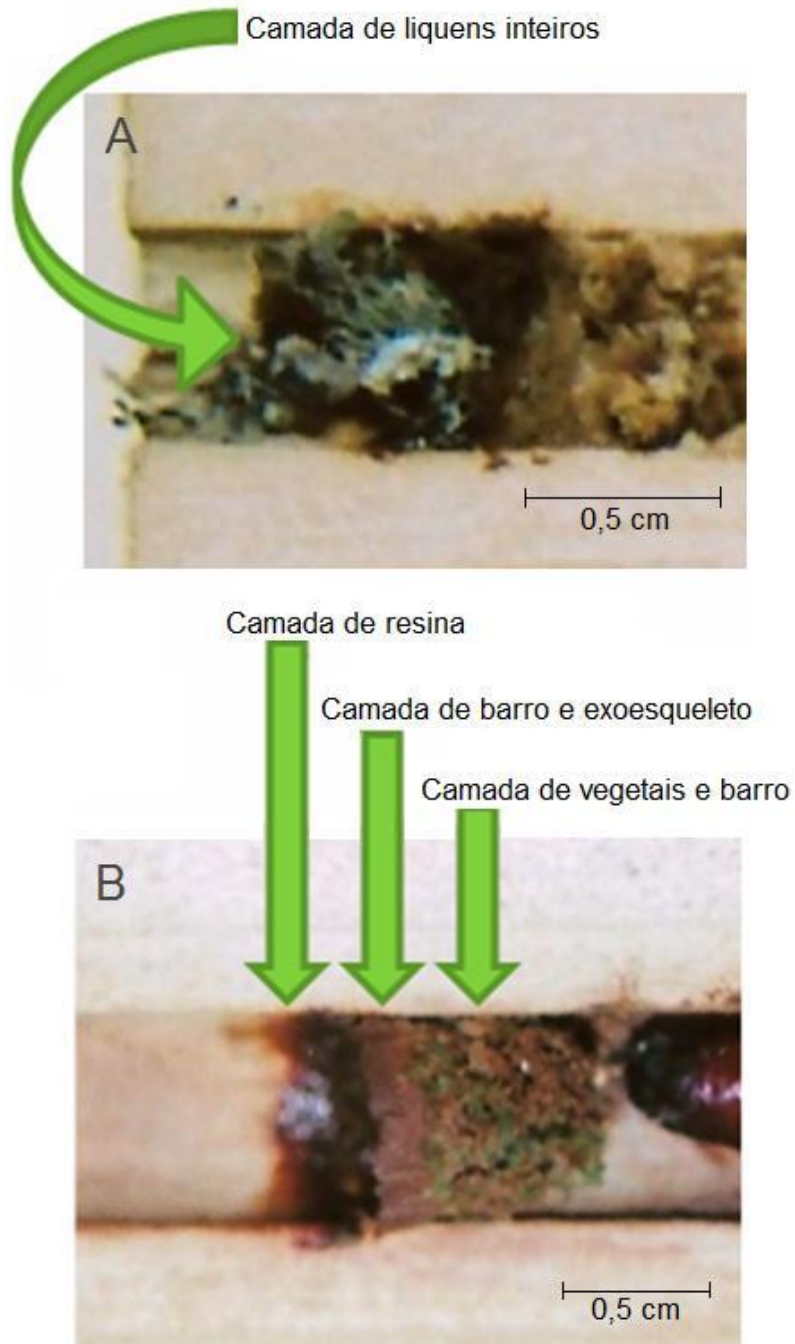


Figura 7. Dois tipos de fechamento dos ninhos de *P. angustifrons*: A) Ninho revestido externamente por camada adicional de líquens, B) Fechamento que compõe a maioria dos ninhos: resina; barro e briófitas mascadas com fragmentos de barro.



Figura 8. Fechamento do ninho com a resina ainda fresca e com hifas de fungos.

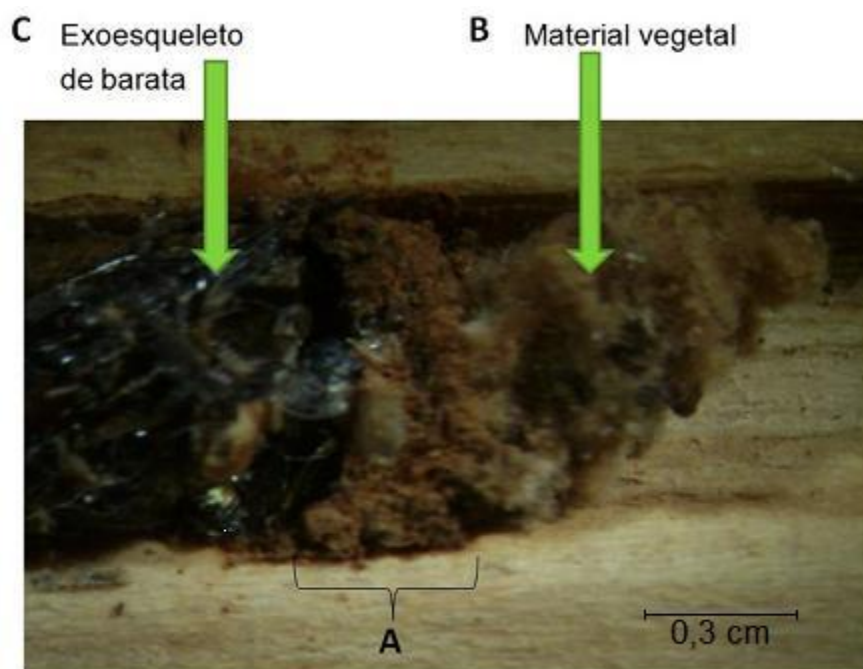


Figura 9. Partição celular dos ninhos de *P. angustifrons*: (A) Camada de barro sem revestimento de resina (B) Camada de material vegetal de consistência esponjosa. (C) Acúmulo de exoesqueleto de baratas no fundo da célula subsequente.

O comprimento médio total do ninho variou de 6,2 a 7,8 cm em ninhos-armadilha de 0,5 cm de diâmetro e de 6,30 a 8,39 cm naqueles com 0,7 cm de diâmetro (Tabela 1), não havendo diferença significativa entre suas medianas (Mann-Whitney: $U= 1.6307$, $P= 0.1029$).

O número médio de células provisionadas variou de 1 a 3 células em ninhos-armadilha de 0,5 cm de diâmetro e de 1 a 2 células em ninhos-armadilha de 0,7 cm de diâmetro (Tabela 1) não havendo também, diferença significativa entre suas medianas (Mann-Whitney: $U= 0,6400$, $P= 0.5222$). Em nenhum foi observada a presença de células vestibulares e células intercalares.

A mediana do comprimento das células provisionadas dos ninhos de 0,5 cm de diâmetro não foi significativamente diferente daquela dos ninhos com 0,7 cm de diâmetro (Mann-Whitney: $U= 2,0081$, $P= 0,0446$).

As medianas das espessuras médias das partições celulares também não foram significativamente diferentes sendo de 0,84 cm e 0,56 cm para os diâmetros de 0,5 cm e 0,7 cm, respectivamente (Mann-Whitney: $U= 1.1339$, $P= 0,2568$). O mesmo ocorreu entre as medianas das espessuras dos fechamentos destes ninhos (Mann-Whitney: $U= 1.3339$, $P= 0,1822$) (Tabela 1).

O volume das células de fêmeas variou de 0,44 cm³ a 1,20 cm³ e dos machos variou de 0,56 a 1,42 (Tabela 2), não havendo diferença significativa em suas medianas (Mann-Whitney: $U= 0,6124$, $P= 0,5403$).

3.3. Presas utilizadas por *P. angustifrons* no provisionamento dos ninhos

Os ninhos são provisionados por diferentes espécies de baratas silvestres em estágio de ninfa e/ou adulto. Alguns ninhos foram provisionados com baratas da mesma espécie e outros com diferentes espécies.

O número de baratas provisionadas por células de variou de 7 a 14 ($s=2,95$; $n=5$). Sendo o peso médio destas baratas de 141,06 mg ($s=18,24$; $n=5$). Das 31 baratas enviadas para identificação foram identificadas três espécies, sendo *Chorisoneura* sp a mais abundante ($n=14$ indivíduos), seguida de *Riatia* sp ($n=2$ indivíduos) e *Helgaia* sp ($n=2$ indivíduos).

3.4. Estrutura dos Casulos

Os casulos são delicados e finos, de cor marrom brilhante com somente uma camada translúcida. A extremidade anterior é mais afilada que a posterior e fica voltada para o fundo do ninho (Figura 10).

A mediana do comprimento dos casulos de machos foi significativamente menor que a das fêmeas, de 1,35 cm e 1,75 cm respectivamente, (Mann-Whitney: $U= 2,5945$ $P= 0,0095$) (Tabela 3).

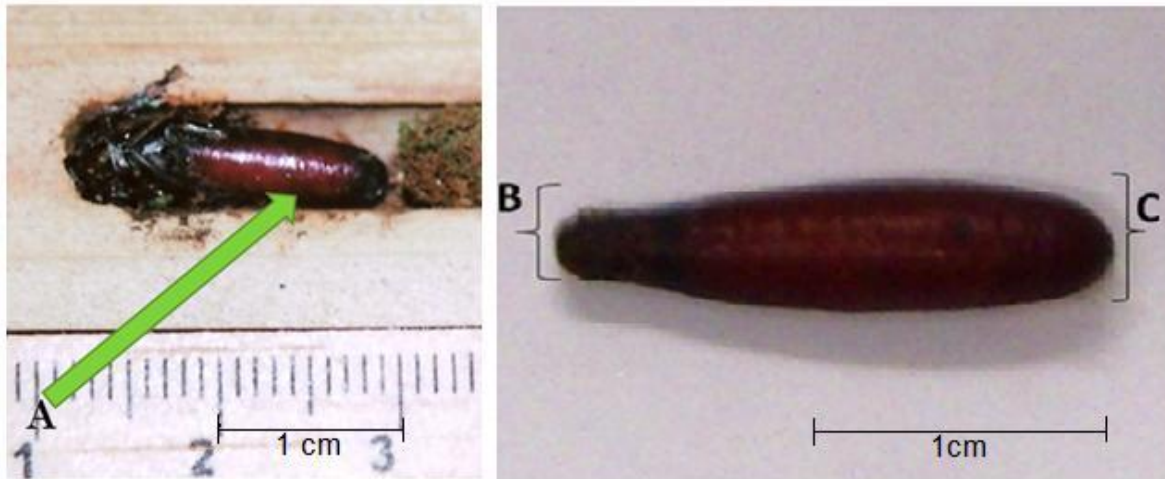


Figura 10. (A) Casulo de *P. angustifrons* com (B) a extremidade anterior mais afilada que a (C) extremidade posterior e voltada para o fundo do ninho.

3.5. Período de desenvolvimento, emergência e razão sexual

Emergiram 23 fêmeas e 5 machos, dando uma razão sexual de 4,6 fêmeas para cada macho, significativamente diferente de 1:1 ($\chi^2=11,571$ $p>0,001$). As fêmeas apresentaram peso médio de 43,8 mg e os machos de 28,0 mg (Tabela 2), havendo diferença significativa entre as medianas (Mann-Whitney: $U=3,0187$ $P= 0.0025$).

A largura do tórax das fêmeas foi de 0,19 cm a 0,29 cm ($0,27 \text{ cm} \pm 0,03$ $n=6$) e dos machos foi de 0,24 a 0,29 cm ($0,27 \text{ cm} \pm 0,02$ $n=3$).

As larvas que originaram machos e fêmeas levaram em média 2 ($s=0$ $n=1$) e 2,33 dias ($s=0,58$ $n=3$) para eclodir, respectivamente. O tempo de desenvolvimento das larvas desde a eclosão até a formação do casulo foi 6,8 dias $\pm 0,84$ ($n=5$) para fêmeas e de machos foi de 7 dias $\pm 0,41$ ($n=3$). Em todas as células observadas os casulos foram formados em apenas um dia.

A maioria das pré-pupas entrou em diapausa no inverno variando o tempo de desenvolvimento das fêmeas de 187 a 283 dias e dos machos de 180 a 283

dias, não havendo diferença significativa entre suas medianas (Mann-Whitney: $U=15,748$ $P= 0.1153$). O tempo médio de desenvolvimento das fêmeas que não entraram em diapausa variou de 31 a 37, e de 31 dias para o único macho que imergiu (Figura 11).

3.6. Mortalidade e inimigos naturais

A mortalidade foi observada em 20 (46,51%) das 43 células provisionadas. Sendo que em oito delas (18,60%) houve falha de desenvolvimento na fase de larva e em oito células (18,60%) os adultos que emergiram não conseguiram passar pelas partições celulares. Chrysididae provocou mortalidade em quatro células (9,31%).

Tabela 1. Estrutura dos ninhos de *P. angustifrons* construídos em ninhos-armadilhas de diferentes diâmetros.

Diâmetro	Comprimento total	Número de células aprovisionadas	Espessura das partições celulares	Espessura dos Fechamentos do ninho
0,5 cm	7,36± 0,50 N= 21 Mediana=7,58	1,80±0,50 N= 25 Mediana=2,0	0,92±0,34 N=7 Mediana=0,84	1,30± 1,21 N=8 Mediana=0,97
0,7 cm	7,55±1,10 N=3 Mediana=7,95	1,60±0,55 N=4 Mediana=2,0	0,81± 0,55 N= 3 Mediana=0,56	1,56±0,77 N= 4 Mediana=1,41

X ± S equivale à média aritmética ± desvio padrão.

Tabela 2. Tempo de desenvolvimento, peso, comprimento do casulo, do tórax e volume das células de fêmea e machos.

	Macho	Fêmea
Peso	28,08 mg ±5,34 n= 5 Mediana=28,20	43,77 mg ± 7,01 n= 18 Mediana=45,25
Volume de célula	0,77 cm ³ ± 0,37 n=5 Mediana= 0,62	0,80 cm ³ ± 0,24 n= 15 Mediana=0,74
Comprimento do casulo	1,43 cm ±0,18 n=5 Mediana=1,35	1,73 cm ± 0,16 n= 19 Mediana=1,75
Largura do tórax	0,27cm ± 0,02 n=3 Mediana= 0,27	0,27 cm ± 0,03 n= 6 Mediana= 0,28
Tempo de desenvolvimento ciclo curto (dias)	31	34±3 n=5 Mediana= 34
Tempo de desenvolvimento Ciclo longo (longo)	208,78± 49,58 n=4 Mediana= 186,0	233,16± 33,62 n=18 Mediana= 193,0

X ± S equivale à média aritmética ± desvio padrão.

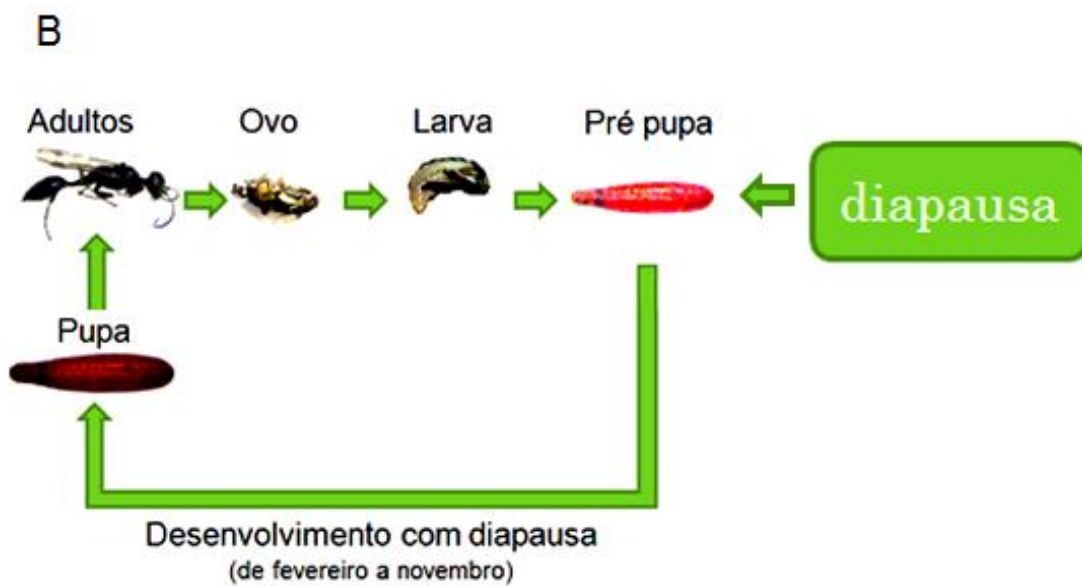
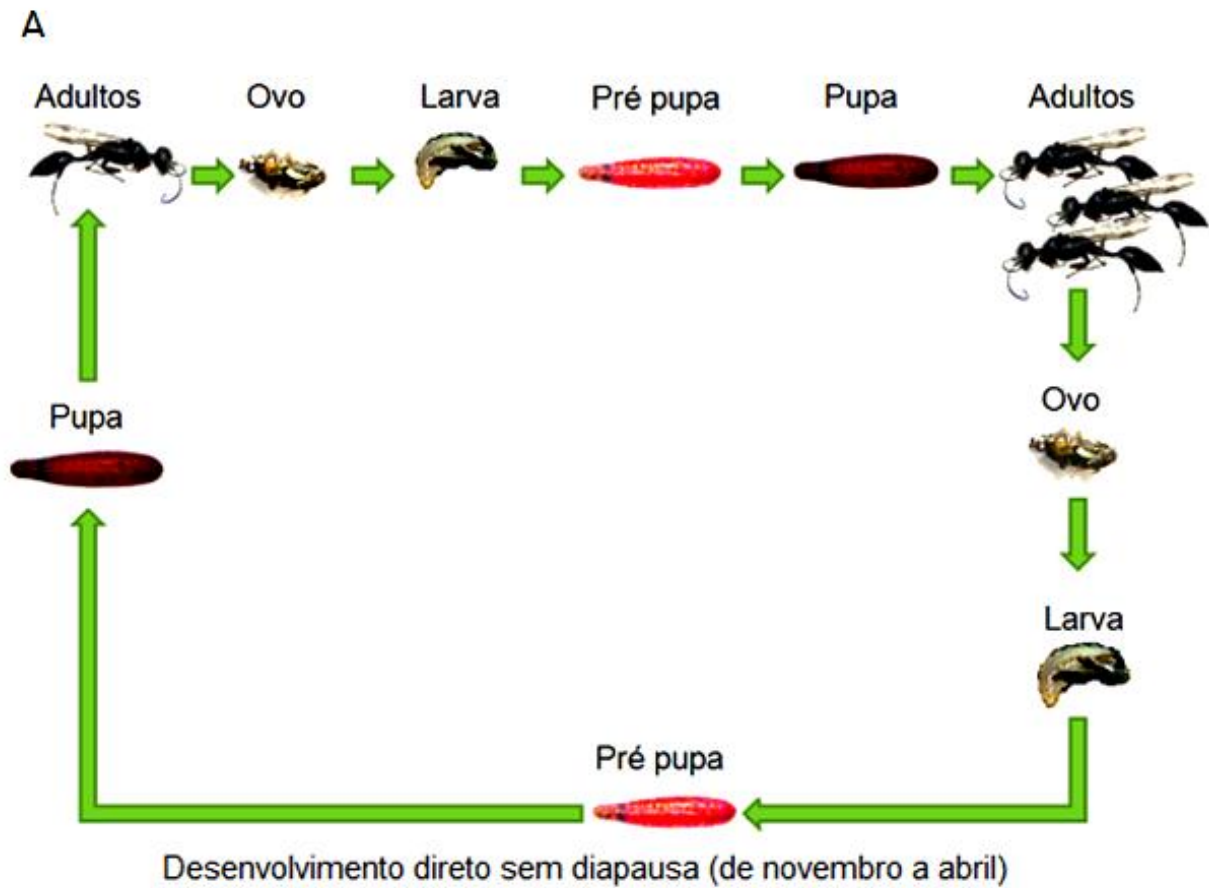


Figura 11. Representação esquemática do ciclo de vida de *P. angustifrons* com desenvolvimento direto (de novembro a abril) e com diapausa (de fevereiro a novembro).

4. DISCUSSÃO

Pelos resultados obtidos neste trabalho observou-se que *P. angustifrons* ocorreu apenas em área de floresta com araucárias não ocorrendo em áreas de campo e de várzea. Como esta espécie utiliza baratas no provisionamento de suas crias, um dos possíveis fatores que determinou a ocorrência desta espécie neste ambiente seria a maior disponibilidade de presas nele presente, pois na área de florestas existe uma grande quantidade de serrapilheira, úmida e rica em matéria orgânica. Além disto, como o dossel é mais denso, a taxa de luminosidade na mata é menor que em áreas abertas. Buschini e Wolff (2006) observaram também que, neste ambiente, a umidade do ar foi significativamente maior e a temperatura significativamente menor, do que na várzea e no campo. Segundo Wilson (2007) esses fatores em conjunto geram condições ideais para o crescimento populacional de baratas silvestres. Outra explicação para a preferência de *P. angustifrons* por áreas sombreadas seria a exigência por condições microclimáticas adequadas para o desenvolvimento da prole, como observado por Jayasingh e Taffe (1982) em *Pachodynerus nasidens* Latreille, 1817 na Jamaica, os ovos só completam o desenvolvimento em áreas sombreadas com temperatura de 26 a 31°C.

A preferência por áreas florestais com maior cobertura vegetal também foi observado em *P. rufipes* e *Podium* sp no Panamá (Vargas e Beitia, 1996), em *P. rufipes* e em *P. sexdentatum* Taschenberg, 1869 na Amazônia Central (Morato e Campos 2000; Morato 2001), em *Podium* sp no Acre (Storck–Tonon e Morato 2005) e em *Podium* sp em Minas Gerais (Loyola e Martins 2006).

Em contraste, *P. denticulatum* foi coletada principalmente em áreas modificadas compostas por vegetação rasteira no interior de São Paulo (Camillo *et al.* 1996, Assis e Camilo, 1997 e Ribeiro, 2006).

Podium angustifrons nidificou à 1,5 m de altura, não havendo nidificações à 8 m. Ao contrário, do que foi observado por Morato (2001) em *P. rufipes* e em *P. sexdentatum*, que preferiram nidificar à 8 e 15 m de altura na Floresta Amazônica. Schal e Bell (1986) *apud* Morato (2001) mostraram, em um estudo sobre estratificação vertical em comunidades de baratas de uma floresta tropical na Costa Rica, que a maioria dos indivíduos de todas as espécies de baratas encontradas foi coletada próximo da serrapilheira a 0,5 m de altura. Se a disponibilidade de presas é um fator importante para a determinação da altura de

nidificação, isso poderia explicar a preferência de *P. angustifrons* por menores alturas.

As atividades de nidificação de *P. angustifrons* se iniciaram nos meses mais quentes do ano. O mesmo ocorreu com *P. denticulatum* (Camillo *et al.* 1996, Ribeiro 2006) e *Podium* (Loyola e Martins 2006), embora nessas espécies, os ninhos tenham sido fundados, a partir de setembro. Essa variação pode estar relacionada principalmente as diferenças climáticas entre as regiões sul e sudeste do Brasil, respectivamente. Em Guarapuava-Pr, região sul, não possui estações secas, o verão é caracterizado por temperaturas amenas e o inverno rigoroso. Ao contrário, o sudeste, possui estações bem definidas, sendo o verão quente e úmido e o inverno frio e seco (Ribeiro, 2006).

Em Guarapuava-Pr, *P. angustifrons* entra em diapausa durante o inverno. Apenas uma pequena porcentagem de indivíduos apresentou desenvolvimento direto emergindo antes desta estação, mas a maioria teve desenvolvimento prolongado, o mesmo ocorreu em *P. denticulatum* no sudeste brasileiro (Camilo *et al.* 1996; Ribeiro 2006).

Segundo Chapman (1998) as mudanças no metabolismo, que desencadeiam a diapausa em insetos, são iniciadas por algum sinal vindo do ambiente, nem sempre desfavorável. A ocorrência da diapausa é considerada uma estratégia utilizada por inúmeras espécies de vespas e abelhas, em respostas às condições climáticas adversas e escassez de recursos (Ribeiro 2006). Em *P. angustifrons* a diapausa ocorre somente em certas gerações.

Com relação à arquitetura dos ninhos de *P. angustifrons* foram similares ao que foi registrado por Krombein (1970), em *P. rufipes*, embora as fêmeas dessa espécie tenham construído somente uma célula por ninho. Já, os ninhos de *Podium luctuosum* Smith, 1856 e *P. denticulatum* apresentaram um número maior de células e algumas vezes, células vestibulares (Krombein, 1967 e Ribeiro, 2006). Diferente do que foi registrado nos ninhos de *P. rufipes* e *P. denticulatum*, os ninhos de *P. angustifrons* não apresentaram espaços vazios e barro em seus fundos, bem como camadas de barro em suas laterais (Krombein 1970; Camilo *et al.* 1996).

Krombein (1967) sugeriu que estes revestimentos nos fundos dos ninhos são construídos pela fêmea para evitar o contato com rugosidades ou fibras existentes no ninho-armadilha.

Algumas estruturas nos ninhos de *P. angustifrons* são comuns àquelas de outras espécies da mesma tribo como *Penepodium goryanum* Lepeletier, 1845 (Garcia e Adis, 1993) e *P. rufipes* (Krombein, 1970). Geralmente, as fêmeas dessas espécies constroem as partições celulares com barro sendo estas côncavas na parte interna e convexa nas externas, sendo o fechamento do ninho mais espesso que as partições celulares e recobertos com resina. Esta substância parece ter uma função importante na proteção do ninho, pois, segundo Ghisalberti (1979) ela tem potencial hidrofóbico, bactericida e repelente contra alguns insetos. Para Krombein (1967), o depósito de materiais como gravetos, folhas secas, exoesqueleto de insetos e líquens sobre os fechamentos dos ninhos deve estar relacionado a sua defesa do ninho, como uma estratégia de camuflagem contra predadores e parasitóides. No fechamento do ninho, frequentemente são utilizados também outros materiais, como gravetos, folhas secas e exoesqueletos de insetos. Em alguns ninhos de *P. angustifrons* foi observado também, uma camada adicional de líquens.

Observou-se a preferência por cavidades de menores diâmetros, para alguns autores (Krombein 1967; Garcia e Adis, 1995; Camillo *et al.* 1996; Vargas e Beitia, 1996; Assis e Camillo, 1997) a preferência por alguns diâmetros, pode estar relacionadas a diferentes fatores como: o tamanho do corpo da fêmea, interações interespecíficas, o tamanho das presas coletadas, o tamanho da prole e a disponibilidade de recursos. Assis e Camillo (1997) mostraram, através de ninhos-armadilhas com diâmetros pequenos e grandes, que vespas de tamanhos menores nidificam com maior frequência em ninhos de diâmetros também menores e vespas maiores nidificam em cavidades maiores. O mesmo foi constatado em *P. denticulatum* por Camillo *et al.* (1996) e Ribeiro (2006). Segundo estes autores, a preferência por diâmetros relativamente grandes está relacionada ao tamanho das presas coletadas, pois o diâmetro da cabeça da fêmea foi bem inferior ao diâmetro do ninho.

Segundo Vargas e Beitia (1996) vários fatores podem influenciar vespas solitárias a não utilizar ninhos-armadilha com diâmetros maiores que suas exigências. Pois, precisam de uma quantidade grande de materiais para completar as partições celulares, necessitando de um tempo maior para a coleta e o transporte, com isso as presas ficam mais expostas a parasitóides e cleptoparasitas. Além disso, fechamentos de diâmetros maiores tendem a ser mais frágeis e vulneráveis ao ataque de inimigos naturais.

Outro fator que pode determinar a preferência por diâmetros de cavidades segundo Krombein (1967), seria a competição interespecífica por locais de nidificação. Para Begon *et al.* (2006) a sobreposição temporal e/ou espacial dos ninhos das espécies em um ambiente, favorecem a competição. Por outro lado, a especialização por determinados recursos é uma alternativa adaptativa a fim de diminuir o efeito da competição, garantindo assim, a sobrevivência e reprodução de competidores menos eficientes.

Embora as células de fêmeas e machos não tenham apresentado volumes e nem medianas das larguras do tórax, significativamente diferentes, as fêmeas foram significativamente mais pesadas que os machos, e seus casulos maiores. De maneira geral, machos e fêmeas de Sphecidae são dimórficos em relação ao tamanho do corpo, sendo machos menores do que fêmeas. Esta característica pode ser produto do investimento adaptativo da fêmea fundadora frente ao cuidado parental. Se para machos e fêmeas, o tamanho do corpo for influenciado pela quantidade de alimento recebido no estágio de larva, a progênie feminina se beneficiaria mais da maior quantidade de provisão recebida do que a progênie masculina, pois os machos não necessitam maior quantidade de alimentos devido a sua função se restringir apenas a cópula e não a captura, transporte e provisionamento de presas com a fêmea (Molumby 1997).

Sendo assim, a prole feminina tem ampla vantagem em ser grande. Fêmeas maiores coletam maior quantidade de presas por dia. Além do mais, também produzem filhas grandes, mas não necessariamente filhos grandes. Esta relação entre o tamanho da mãe e o tamanho da filha indica que fêmeas grandes têm realmente maior valor adaptativo (Peruquetti 2003).

Os casulos de *P. angustifrons* são fusiformes, lisos, quebradiços, de cor marrom brilhante, com uma das extremidades arredondada e a outra afilada, envolvendo uma massa escura, provavelmente fezes, semelhantes aos de *P. denticulatum*, sendo que casulos de machos e fêmeas não foram morfológicamente diferentes. Casulos semelhantes foram descritos por Assis e Camillo (1997) e Ribeiro (2006).

A razão sexual observada nesse trabalho diferiu significativamente da proporção de 1:1, tendendo fortemente a produção de fêmeas, embora, na maioria das populações panmíticas espera-se investimentos igualitários em ambos os sexos e razão sexual próxima de 1:1.

Portanto, para Fisher (1930) se a população se desvia desse equilíbrio a favor de um dos sexos, um indivíduo que invista mais na produção do sexo em menor quantidade terá um maior sucesso reprodutivo com menor esforço. Para espécies em que o custo de produção de cada filho é o mesmo independente do sexo, isso resulta numa razão sexual próxima de 1:1. Entretanto, é comum em himenópteros aculeados ocorrer desvios desta proporção, frequentemente atribuídos a fatores ecológicos, fisiológicos e comportamentais (Peruquetti e Del Lama, 2003).

Uma razão sexual tendendo fortemente à produção de fêmeas pode ser atribuída ao aumento local de recursos, pois, se considerarmos que a fêmea escolhe o sexo da prole devido ao mecanismo de determinação do sexo haplodiploide e aprovisiona taxas diferenciadas de alimento para machos e fêmeas, a abundância de recursos poderia permitir a produção de progênie com dominância de fêmeas, enquanto que, em situações de escassez de alimento, a produção de machos seria favorecida (Brockmann e Grafen 1992).

Não podemos descartar também a possibilidade de células, que deram origem a machos, terem sido construídas em cavidades com diâmetros inferiores aos amostrados neste trabalho, pois, foi observado que na maioria das vezes, os ninhos foram formados por somente células que deram origem a fêmeas, o que também explicaria a discrepância na razão sexual tendendo a fêmea.

O número de presas coletadas por vespas deste gênero parece variar não apenas entre as espécies, mas também entre os ninhos da mesma espécie. De acordo com Krombein (1970), o número de baratas coletadas e estocadas por *P. rufipes* (Fabricius) está diretamente relacionado ao sucesso da vespa em encontrá-las e capturá-las. Nos ninhos de *P. angustifrons* esta variação também foi observada. Não apenas o número de presas de variou nos ninhos com as espécies de baratas coletadas. Nos de ninhos *P. rufipes* (Krombein, 1967) e *P. denticulatum* Camilo et al. 1996 e Ribeiro, 2006) esta variação também ocorreu. Já *P. luctuosum* (Garcia e Adis, 1993) aprovisionou seus ninhos com uma espécie de barata.

Em relação aos inimigos naturais, Chrysididae foi o único cleptoparasita que provocou mortalidade nas células de *P. angustifrons*. A taxa de parasitismo nos ninhos de *P. angustifrons* foi baixa, quando comparado a *P. denticulatum*. Além de Chrysididae, *P. denticulatum* também foi parasitada por *Melittobia* sp. (Eulophidae), Tachinidae, *Anthrax* sp. (Bombyliidae), Perilampidae e Phoridae

(Camilo et al 1996; Ribeiro 2006). Além de *Melittobia* sp. (Eulophidae) os ninhos de *P. rufipes* foram parasitados por *Neochrysis panamensis* (Chrysididae).

Considerando, que a descrição da biologia de nidificação de *Podium angustifrons* é parte fundamental para compreensão da história de vida. Este estudo vem a contribuir para possíveis análises de processos evolutivos e ecológicos que possam estar ocorrendo, bem como facilitar a relação filogenética com outras espécies do gênero.

5- REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALCOCK, J.; KEMP, D.J. The scramble competition mating system of the sphecid wasp *Palmodes praestans* (Kohl). **Journal of Natural History**, v. 39, p. 2809-2814, 2005.

ASSIS, J.M.F.; CAMILLO, E. Diversidade, Sazonalidade e Aspectos Biológicos de Vespas Solitárias (Hymenoptera:Sphecidae:Vespidae) em Ninhos Armadilhas na Região de Ituiutaba, MG. **Anais da Sociedade Brasileira de Entomologia**, v. 26, p. 335-347, 1997.

AYRES, M.; AYRES, Jr., M.; AYRES, D.L.; SANTOS, A.S. BioEstat. Versão 5.0 **Sociedade Civil Mamirauá**, MCT - CNPq, Belém, 2007.

BEGON, M.; HARPER, J. L.; TOWNSEND, C. R. **Ecology: individuals, populations and communities**. 2. e.d. Oxford. Blackwell. 2006.

BOHART, R.M.; MENKE, A.S. Sphecidae wasps of the world: a generic revision. Berkeley: **University of California Press**, v. 1, p. 665, 1976.

BORROR, D.J.; TRIPLEHORN, C.A.; JOHNSON, N.F. **An introduction to the study of insects**. 6. ed. Orlando, Flórida. Saunders College Publishing, 1992.

BRANDÃO, CRF; CANCELLO, E.M. **Hymenoptera**. In JOLY, C.A.; BICUDO, C.E.M. (Org.). Invertebrados Terrestres. Vol. 5 Biodiversidade do Estado de São Paulo: Síntese do conhecimento ao final do século XX. São Paulo: FAPESP. 1999.

BROCKMANN, H. J.; GRAFEN, A. Sex ratios and life-history patterns of a solitary wasp, *Trypoxylon (Trypargilum) politum* (Hymenoptera:Sphecidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 30, p. 7–27, 1992.

BUDRIENE, A.; BUDRYS, E.; NEVONITRE, Z. Solitary Hymenoptera Aculeata inhabiting trap-nests in Lithuania: nesting cavity choice and niche overlap. **Latvijas Entomologs**, v. 41, p. 19–31. 2004.

BUSCHINI, M. L. T.; WOLFF, L. L. Notes on the biology of *Trypoxylon (Trypargilum) opacum* Brèthes (Hymenoptera; Crabronidae) in Southern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**. v. 66 p. 915–926. 2006.

BUSCHINI, M. L. T.; WOISKI, T. D. Alpha - beta diversity in trap – nesting wasps (Hymenoptera: Aculeata) in Southern Brazil. **Acta Zoologica (Stockholm)**, v. 89, p. 351- 358, 2008.

BUYS, S. Ch.; MORATO, E.F.; GARÓFALO, C. A. Description of the immature instars of three species of *Podium* Fabricius (Hymenoptera, Sphecidae) from Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v.21, p. 73-77. 2004.

CAMILLO. E. Inquilines of *Brachymenes dyscherus* nests with special reference to *Monobia schrottkyi* (Hymenoptera, Vespidae, Sphecidae). **Revista Biological Tropical**, v. 49, p. 1005-1012. 2001.

CAMILLO, E; GARÓFALO, C. A.; ASSIS, J. M. F.; SERRANO, J.C. Biologia de *Podium denticulatum* Smith em ninhos armadilhas (Hymenoptera: Sphecidae: Sphecinae). **Anais da Sociedade Brasileira de Entomologia**, v. 25, p. 439- 450. 1996.

CAMILLO, E; GARÓFALO, C. A.; SERRANO, J. C.; MUCCILLO, G. Diversidade e abundância sazonal de abelhas e vespas solitárias em ninhos-armadilha (Hymenoptera, Apocrita, Aculeata). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 39, p. 459–470.1995.

CHAPMAN, R. F. *The insects structure and function*. 4. ed. **Cambridge: Cambridge University. Press**, v. 1, p. 770. 1998.

COOPER, M. Notes on the biology of *Dynatus nigripes* (Westw.) and *Penepodium albavillosum* (Cam.) (Hym., Sphecidae). **The Entomologist's Monthly Magazine**, v. 116, p. 87-89.1980.

CORDEIRO, J; RODRIGUES, W. A. Caracterização fitossociológica de um remanescente de Floresta Ombrófila mista em Guarapuava, PR. **Revista Árvore**, v. 31, p. 545-554. 2007.

EVANS, H.E. The behavior patterns of solitary wasps. **Annu. Rev. Entomol.** v. 11, p. 123-154. 1966.

FISHER, R. A. The genetical theory of natural selection. Clarendon, **Oxford University Press**. 1930.

GAULD, I.; BOLTON, B. *The Hymenoptera*. **Oxford Univerity Press**. 1996.

GARCIA, M.V.B.; ADIS, J. Comportamento de nidificação de *Trypoxylon (Trypargilum) rogenhoferi* Kohl (Hymenoptera, Sphecidae) em uma floresta inundável de várzea na Amazônia Central. **Amazoniana**, v. 13, p. 259–282. 1995.

GARCIA, M.V.B.; ADIS, J. On the biology of *Penepodium goryanum* (Lepeletier) in wooden trap-nests (Hymenoptera, Sphecidae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington**, v. 95, p. 547-553.1993.

GARÓFALO, C. A. Comunidades de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) que utilizam ninhos-armadilhas em fragmentos de matas do Estado de São Paulo. **Anais do IV Encontro sobre Abelhas, Ribeirão Preto**, v. 4, p. 121-128. 2000.

GENARO, J. A. Checklist and distribution patterns of apoid wasps (Hymenoptera: Apoidea: Sphecidae and Crabronidae) of Cuba. **Zootaxa**, v.1171, p. 47-68. 2006.

GENARO, J. A. Inquilinos de *Sceliphron assimile*, con énfasis en *Podium fulvipes* (Hymenoptera: Vespidae, Sphecidae, Megachilidae). **Caribbean Journal of Science**, v.30, p. 268-270. 1994a.

GENISE, J. F. Utilización de excrementos de herbívoros en la nidificación de *Penepodium fumipenne* (Tasch.) (Hymenoptera, Sphecidae). **Ecosur**, v. 8, p. 51-52. 1981d.

GHISALBERTI, E. L. Propolis; a review. **Bee World**, v.60, p.59-84, 1979.

GIOVANETTI, M. Nesting Ecology of a Neotropical Solitary Wasp (Hymenoptera:Sphecidae) in Panamá. **Neotropical Entomology**, v. 34, p. 713-719, 2005.

GONZÁLEZ, J. M.; MATTHEWS, R. W. Female and male polymorphism in two species of *melittobia* parasitoid wasps (HYMENOPTERA: EULOPHIDAE). **Florida Entomologist**, v. 91, p.162-168. 2008.

GORDON, R. **Earth life web**. 2008. Disponível em: <<http://www.earthlife.net/search.html>>. Acesso em: 20 abr. 2010.

HAMILTON, W. D. 1967. Extraordinary sex ratios. **Science**, v. 156, p. 477-488.

HASPEL, G.; GEFEN, E.; AR, A.; GLUSMAN, J.G.; LIBERSAT, F. Parasitoid wasp affects metabolism of cockroach host to favor food preservation for its offspring. **Journal of Comparative Physiology**, v. 191, p. 529-534. 2005.

HASPEL, G., LIBERSAT, F. Wasp manipulates cockroach behavior by injecting venom cocktail into prey central nervous system. **Acta Biologica Hungarica**, v. 55, p. 103-112. 2004.

HASTINGS, J. M.; HOLLIDAY, C. W.; COELHO, J. R. Body size relationship between *sphecius speciosus* (HYMENOPTERA: CRABRONIDAE) and their prey: prey size determines wasp size. **Florida Entomologist**, v. 91, p. 657-663. 2008.

HOOK, A. W. Nesting behavior of *Chlorion cyaneum* (Hymenoptera: Sphecidae), a predator of cockroaches (Blattaria: Polyphagidae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, v. 77, p. 558-564. 2004.

HAVRON, A.; ROSEN, D., RÖSSLER, Y.; HILLEL, J. Selection on the malehemizygous genotype in arrenotokous insects and mites. **Entomophaga**, v. 32, p. 261-268. 1987.

HUNT, J. H.; AMDAM, G. V. Bivoltinism as an Antecedent to Eusociality in the Paper Wasp Genus *Polistes*. **Science**, v.308, p. 264–267. 2005.

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

JAYASINGH, D. B.; TAFFE C. A. The biology of the eumenid mud-wasp *Pachodynerus nasidens* in trap-nests. **Ecological Entomology**, v. 7, p. 283-289. 1982.

KALTENPOTH, M.; STROHM, E. The scent of senescence: Age-dependent changes in the composition of the cephalic gland secretion of the male European beewolf, *Philanthus triangulum*. **Journal of Insect Science**, v.6, p. 1-9 Disponível em: <<http://www.insectscience.org/jun/2006>>. Acesso em: 05 abr. 2010.

KIMSEY, L. S. Review of the sphecid genus *Paradolichurus*, and description of a new species (Hymenoptera, Sphecidae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, v. 66, p. 245-249. 1993.

KROMBEIN, K. V. **Trap-nesting wasps and bees: Life histories, and associates**. Washington, DC. Smithsonian Institute Press. 1967.

KROMBEIN, K. V. Behavioral and life-history notes on three Floridan solitary wasps (Hymenoptera: Sphecidae). **Smithsonian Contributions to Zoology**, v.46, p.1-26. 1970.

LASALLE, J.; GAULD, I.D. Hymenoptera and Biodiversity. **CAB International and The Natural History Museum, Londres**, p. 348. 1993.

LOYOLA, R. D.; MARTINS, R. P. Trap-nest occupation by solitary wasps and bees (Hymenoptera: Aculeata) in a forest urban remanent. **Neotropical Entomology**, v. 35, p. 41–48. 2006.

MANTOVANI, W. **A degradação dos biomas brasileiros**. In: W. C. RIBEIRO, (Eds.): *Patrimônio ambiental brasileiro*. EDUSP e Imprensa Oficial do Estado in São Paulo. 2003.

MASON, W.R.M., HUBER, J.T. e FERNÁNDEZ, F. El orden Hymenoptera. In F. FERNÁNDEZ; M.J. SHARKEY (eds.), **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical**. 1-6 Bogotá, D.C. Ed. Guadalupe. 2006.

MELO, G. Comportamento social em vespas da família Sphecidae (Hymenoptera, Apoidea). In: Martins, R.P.; Lewinsohn, T.M.; Barbeitos, M.S.; (Eds.). **Ecologia e Comportamento de Insetos: Série Ecologia Brasiliensis**, v. 8. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro. 2000.

MOLUMBY, A. 1997. Why make daughter larger? Maternal sex-allocation and sex-dependent selection for body size in a mass-provisioning wasp, *Trypoxylon politum*. **Behavior Ecology**, v. 8, p. 279–287. 1997.

MORATO, E. F. Efeitos da fragmentação florestal sobre vespas e abelhas solitárias na Amazônia Central: II. Estratificação vertical. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 18, p. 737-747. 2001.

MORATO, E. F.; CAMPOS, L. A. O. Efeitos da fragmentação florestal sobre vespas e abelhas solitárias na Amazônia Central. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 17, p. 429- 444. 2000.

OHL, M. The phylogenetic relationships within the Neotropical Podiinae with special reference to *Podium* Fabriciusn (Hymenoptera: Apoidea, Sphecidae). **Deutsche Entomologische Zeitschrift**, v. 43, p. 189-218. 1996.

- O'NEILL, K. M. **Solitary Wasps: Behavior and Natural History**. Ithaca. Cornell University Press. 2001.
- PERUQUETTI, R. C. Aspectos da biologia, estrutura populacional e parentesco intranidal em vespas do gênero *Trypoxylon* (Hymenoptera: Sphecidae). **Tese de Doutorado. UFSCar**, p. 59. 2003.
- PERUQUETTI, R. C.; DEL LAMA, M. A. Alocação sexual e seleção sexo-dependente para tamanho de corpo em *Trypoxylon rogenhoferi* Kohl (Hymenoptera, Sphecidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 47, p. 581–588. 2003.
- PULAWSKI, W. J. Family Group Names and Classification. **California Academy of Sciences, San Francisco, USA**, v.1, p.1-11. 2010
- RASMUSSEN, C; ASENJO, A. A checklist to the wasps of Peru (Hymenoptera, Aculeata). **Zookeys**, v.15, p. 1-78. 2009.
- REZNIKOVA, Z. Experimental paradigms for studying cognition and communication in ants (Hymenoptera: Formicidae). **Myrmecological News**. v. 11, p. 201-214, 2008.
- RIBEIRO, F. Comportamento de *Podium denticulatum* F. Smith, 1856 (hymenoptera, Sphecidae) em ninhos-armadilha. **Dissertação de Mestrado. USP, Ribeirão Preto**, p. 86, 2006.
- RICHARDS, O. W. Results of the Oxford University expedition to British Guiana, 1929. Hymenoptera, Sphecidae and Bembecidae. **The Transactions of the Royal Entomological Society of London**, v. 86, p.101-118. 1937.
- ROSENBERG, L. A.; PFLÜGER, H. J.; WEGENER, G.; LIBERSAT, F. Wasp venom injected into the prey's brain modulates thoracic identified monoaminergic neurons. **Journal of Neurobiology**, v. 66, p.155-168. 2006.
- SANTONI. M. M. Biologia de nidificação e estrutura sociogenética intranidalem espécies de *Trypoxylon* (Hymenoptera:Crabronidae). **Dissertação de Mestrado, USP, Ribeirão Preto**. 2008.
- SANTONI. M. M.; BRESCOVIT, A. D.R; DEL LAMA, M. A. Ocupação diferencial do hábitat por vespas do gênero *Trypoxylon* (*Trypargilum*) Latreille (Hymenoptera, Crabronidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 53, p. 107-114. 2009.
- SHARKEY, M.J. Phylogeny and classification of Hymenoptera. *In*: Z. Q. ZHANG; W.A. SHEAR (Eds.). Linnaeus tercentenary: progress in invertebrate taxonomy. **Zootaxa**, p. 1668. 2007.
- STARR, C. K.. The nest as the locus of social life. *In*: K. G. ROSS; R. W. MATTHEWS, (Eds.). **The Social Biology of Wasps**. Cornell University Press, Ithaca, NY. 1991.

STORCK-TONON, D.; MORATO, E. F. Nidificação de vespas e abelhas solitárias em florestas e entorno: resposta dependente de guilda trófica. In: **VII Congresso de Ecologia do Brasil**: avanços nos estudos de ecossistemas terrestres, marinhos, e de águas continentais. Caxambú: Sociedade de Ecologia do Brasil, 2005.

WEST, S. A.; SHUKER, D. M.; SHELDON, B. C. Sex-ratio adjustment when relatives interact: a test of constraints on adaptation. **Evolution**, v. 59, p. 1211–1228. 2005.

VARGAS, A. R. R.; BEITIA, F. A. M. Diversidad de himenópteros usuarios de trampas-nidos, sus parasitoides y sus preferencias de anidación en Península Gigante. **Biology Department, University of Panama Press**, p. 1-9. 1996.

WILLIAMS, F. X. Studies in tropical wasps, their hosts and associates (with descriptions of new species) Bulletin. Reports of Work of the Experiment Station of the Hawaiian Sugar Planters' Association. **Entomological Series**, v.19 p. 1-179. 1928a.

WILLIAMS, F. X. *Ampulex compressa* (Fabr.), a cockroach-hunting wasp introduced from New Caledonia into Hawaii. **Proceedings of the Hawaiian Entomological Society**, v.11, p. 221-233. 1942a.

WILSON, E. O.; WILLIAM, J. B.; ROTH, L. M.; NALEPA, C. A. Cockroaches ecology, behavior, and natural history. **The Johns Hopkins University Press**. Baltimore. 2007.