OECOLOGIA BRASILIENSIS
Melo, G. A. R. 2000. Comportamento social em vespas da família Sphecidae (Hymenoptera, Apoidea). pp. 85-130. In Martins, R. P., Lewinsohn, T. M. & Barbeitos, M. S. (eds). *Ecologia e comportamento de Insetos*. Série Oecologia Brasiliensis, vol. VIII. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brasil.

COMPORTAMENTO SOCIAL EM VESPAS DA FAMÍLIA SPHECIDAE (HYMENOPTERA, APOIDEA)

GABRIEL A. R. MELO

Resumo

O comportamento de compartilhamento de um mesmo ninho por duas ou mais fêmeas evoluiu várias vezes independentemente entre os Sphecidae. A maioria dos casos conhecidos de fêmeas compartilhando ninhos está concentrada nos Crabronini, Pemphredonini, Trypoxylini e Philanthinae. Casos adicionais baseados em observações não publicadas, principalmente na tribo Pemphredonini, são também relatados. A subtribo Spilomenina (Pemphredonini) ocupa posição de destaque por conter as formas de organização social mais complexas entre os Sphecidae. Exceto pela ausência de espécies com colônias populosas e de grupos como as tribos Apini e Meliponini cujas sociedades são altamente complexas, os Sphecidae apresentam comportamento social comparável ao exibido pelas abelhas. As condições e processos envolvidos na formação de grupos, bem como possíveis forças evolutivas mantendo estas associações são discutidos.

Abstract

Nest-sharing behavior has evolved several times independently among sphecid wasps. Most known cases of multifemale nests are concentrated in the Crabronini, Pemphredonini, Trypoxylini and Philanthinae. Unpublished data on additional species, particularly pemphredonines, are also presented. Putative parasitic species of *Microstigmus* and male with fighting morphology in a social *Spilomena* species are reported for the first time. The subtribe Spilomenina (Pemphredonini) stands out for containing species exhibiting the most complex social organization among sphecids. Except for the absence of very large colonies and of groups like the tribes Apini and Meliponini with highly organized societies, sphecid wasps can be considered similar to bees regarding their social behavior. The conditions and processes involved in the formation of groups (nest-sharing behavior) and possible forces maintaining those associations are discussed.

Introdução

A família Sphecidae constitui um fascinante grupo com aproximadamente 8000 espécies de vespas predadoras, exibindo uma grande variação de forma e de hábitos (Bohart & Menke, 1976). Os Sphecidae juntamente com as abelhas e um grupo basal de vespas, provavelmente parasitóides, pertencentes ao gênero *Heterogyna* (Heterogynaidae) formam a superfamília Apoidea (Brothers & Carpenter, 1993). Uma hipótese para as relações filogenéticas dentro desta superfamília é apresentada na Fig. 1. A família Sphecidae é composta pelos táxons representados ao nível de subfamília na Fig. 1. Caso esta hipótese seja corroborada por análises mais amplas, Sphecidae sensu Bohart & Menke (1976) seria um grupo parafilético, e portanto deveria ser dividido em táxons monofiléticos.

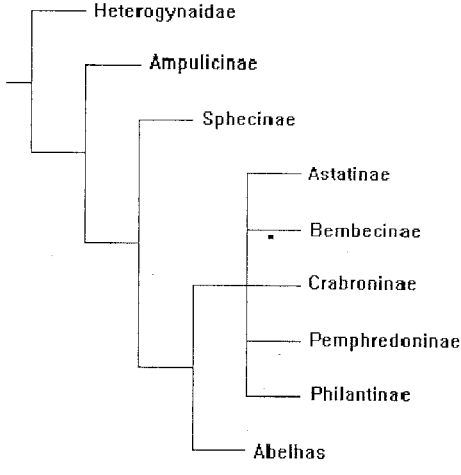

Fig. 1. Hipótese para as relações filogenéticas entre os membros da superfamília Apoidea. A família Sphecidae (sensu Bohart & Menke, 1976) é constituída pelos grupos representados a nível de subfamília. A politomia representada como grupo-irmão das abelhas corresponde aos Larridae de Lomholdt (1982), porém Crabronidae é o nome correto para este táxon (A. S. Menke, com. pess.). Foram omitidas desta politomia subfamílias adicionais da classificação de Bohart & Menke (1976) contendo apenas um gênero, p.ex. Laphyragoginae e Xenosphecinae. Baseado em Brothers & Carpenter (1993), Lomholdt (1982), M. Prentice (com. pess.) e Melo (não publicado).

Como em alguns outros grupos de Hymenoptera, por exemplo vespas das famílias Pompilidae e Vespidae, a maioria dos Sphecidae exibe cuidado maternal na forma de construção e aprovisionamento de um ninho onde os imaturos se desenvolvem até o estágio adulto. Grande parte do tempo e energia das fêmeas é investida nestas atividades e conseqüentemente, a vida reprodutiva de uma fêmea gira em torno de seus ninhos. Descrição dos aspectos básicos da bio-

logia de nidificação destas vespas podem ser encontradas em Evans (1966a), Evans & West-Eberhard (1970) e Iwata (1976). Em síntese, após emersão e acasalamento, as fêmeas procuram um local para construção do ninho, muitas vezes retornando ao local de onde emergiram e construindo seus ninhos nas proximidades (comportamento filopátrico) ou reutilizando o ninho natal; em seguida, presas são capturadas e trazidas para o ninho; as células de cria são aprovisionadas com um número variável de presas, em geral mais de uma [vide Iwata (1976) para variação no número de presas em diferentes espécies]; em seqüência, a fêmea põe um ovo em uma das presas e fecha a célula; novas células são construídas e aprovisionadas no mesmo ninho, ou muitas vezes um novo ninho é construído. As atividades em torno de um determinado ninho podem envolver uma ou mais fêmeas e mais raramente um número variável de machos.

As investigações do comportamento social de Hymenoptera têm tradicionalmente enfocado associações de duas ou mais fêmeas compartilhando um mesmo ninho, especialmente quando interações cooperativas no cuidado da prole são manifestadas. A razão para este enfoque é óbvia, pois as associações mais complexas encontradas em Hymenoptera são compostas por um grande número de fêmeas completamente ou parcialmente estéreis (operárias) especializadas no cuidado da prole e manutenção do ninho, e uma única ou poucas fêmeas férteis (rainhas), especializadas na produção de ovos. A origem e manutenção de indivíduos estéreis nestas associações são consideradas questões centrais no estudo do comportamento social de insetos (vide C. R. S. Fonseca neste volume). Contudo, comportamento social entre os Hymenoptera, inclusive entre os Sphecidae, compreende uma grande diversidade em formas de organização social.

O estudo da evolução do comportamento social exibido pelos insetos tem sido também fortemente influenciado pela abordagem de se classificar as associações ou sociedades (ou mesmo as espécies exibindo estas associações) em categorias ou graus correspondentes a diferentes níveis de organização pré-determinados. Tradicionalmente, a classificação adotada tem sido baseada em critérios empíricos (p.ex. Wheeler, 1928; Michener, 1969; Wilson, 1971). Novos critérios para modificação da classificação tradicional, principalmente no que concerne definições para divisão de trabalho reprodutivo e para as chamadas sociedades eussociais, foram propostos por Gadagkar (1994), Crespi & Yanega (1995) e Sherman *et al.* (1995). Os problemas em torno desta abordagem e dos novos critérios classificatórios propostos foram revistos por Costa & Fitzgerald (1996) e Wcislo (1997). Wcislo sugere o abandono da classificação vigente ou do uso de qualquer classificação baseada em categorias artificiais (e conseqüentemente arbitrárias) e como alternativa propõe que cada autor defina ou caracterize com clareza em seu respectivo trabalho o comportamento social (ou comportamentos) sob investigação. O abandono da classificação vigente parece ser um passo importante para permitir que o conhecimento sobre as várias for-

mas de comportamento social seja organizado de maneiras alternativas e com isso contribuir para a visualização de novos padrões (Wcislo, 1997).

A evolução do comportamento social entre os Sphecidae envolvendo fêmeas compartilhando um mesmo ninho foi recentemente revisada por Matthews (1991). Como poucos trabalhos nesta área foram publicados desde a revisão de Matthews, pareceria prematuro apresentar aqui uma nova revisão deste mesmo assunto. Porém, Matthews (1991) concentra-se nos possíveis fatores que estariam promovendo a evolução deste tipo de comportamento social, especialmente no que concerne à vespa *Microstigmus comes* Krombein. Minha intenção aqui é fazer uma apresentação e discussão detalhadas da maioria dos casos conhecidos de compartilhamento de ninhos por duas ou mais fêmeas, principalmente naqueles táxons onde este tipo de comportamento social aparentemente evoluiu várias vezes independentemente. Em algumas situações, a distinção entre casos óbvios de parasitismo intraespecífico e alguns tipos de interações sociais entre fêmeas num mesmo ninho não pode ser claramente delineada, e por isso, estes casos são também discutidos.

Distribuição taxonômica do comportamento social entre os Sphecidae

Casos de fêmeas compartilhando um mesmo ninho são conhecidos na maioria das subfamílias de Sphecidae [vide Tabs. com casos conhecidos em West-Eberhard (1978), Brockmann & Dawkins (1979) e Matthews (1991)]. A maior parte dos casos relatados resulta de observações isoladas, e não de estudos sistemáticos envolvendo pelo menos uma população onde ninhos e vespas recebem marcas individuais e onde as interações são observadas por pelo menos um ciclo de vida completo. Portanto, a ontogenia, a estabilidade, a duração, o repertório de comportamentos dos indivíduos envolvidos e outras características relevantes para uma compreensão do significado destas associações permanecem quase totalmente desconhecidos.

Os casos conhecidos de compartilhamento de ninhos entre os Sphecidae parecem estar concentrados nos Crabronini e Trypoxylini (Crabroninae), Pemphredonini (Pemphredoninae) e Philanthinae. O conhecimento sobre estes quatro grupos é sumariado e discutido separadamente a seguir. Os casos conhecidos em outros grupos são sumariados em conjunto (vide "Outros Sphecidae" abaixo).

Crabronini

Ninhos compartilhados simultaneamente por mais de uma fêmea são conhecidos em dez espécies: *Crabro cribrellifer* (Packard) (Wcislo *et al.*, 1985),

Crossocerus dimidiatus (Fabricius) (Peters, 1973), *C. elongatulus* (Vander Linden) (Bristowe, 1948), *C. megacephalus* (Rossi) (Hamm & Richards, 1926), *Dasyproctus kibonotensis* Cameron (Bowden, 1964), *Ectemnius sexcinctus* (Fabricius) (Hamm & Richards, 1926), *Enoplolindenius chibcha* Pate (Melo, não publicado), *Moniaecera asperata* (Fox) (Evans, 1964), *Podagritus longinodus* (Spinola) (Claude-Joseph, 1928) e *Tracheliodes carnavalus* Leclercq (Melo, não publicado).

Em *Crabro cribrellifer*, Wcislo *et al.* (1985) relatam que a maioria dos ninhos é aprovisionada por apenas uma fêmea, mas em alguns casos (19% dos ninhos), mais de uma fêmea aprovisiona um mesmo ninho. O uso comum de um mesmo ninho resulta da usurpação por uma fêmea de um ninho construído por outra. Em geral uma das fêmeas abandona o ninho sendo disputado, apesar de agressividade entre elas nesta situação não ter sido observada. Em raras ocasiões, contudo, mais de uma fêmea foi observada aprovisionando um mesmo ninho em um mesmo dia. A usurpação de ninhos leva a uma troca relativamente freqüente no ocupante de um determinado ninho, e ao mesmo tempo, faz com que uma fêmea construa e aprovisione células em mais de um ninho durante sua vida [vide Fig. 3 em Wcislo *et al.* (1985)]. Uma outra conseqüência deste comportamento é a freqüente ocorrência de fêmeas à procura de ninhos. O comportamento de usurpação de ninhos foi observado também em *Crabro monticola* (Packard) (Alcock, 1982) e *Lindenius columbianus* (Kohl) (Miller & Kurczewski, 1973), embora nestas espécies as fêmeas competindo por um mesmo ninho sejam mais hostis umas com as outras e aprovisionamento simultâneo não tenha sido observado.

Os outros casos listados anteriormente parecem diferir da condição encontrada em *C. cribrellifer* por apresentarem ninhos cohabitados por períodos mais prolongados. Porém, estes exemplos são derivados de observações casuais e nenhuma espécie foi submetida a estudos mais detalhados. As poucas informações disponíveis para três destas espécies indicam que não existe diferenciação morfológica e/ou divisão de trabalho entre as fêmeas de um mesmo ninho, cada uma provavelmente aprovisionando independentemente suas próprias células de cria.

Peters (1973) observou por dois dias a atividade de um ninho de *Crossocerus dimidiatus* contendo três fêmeas. Uma das fêmeas ("Branca") trouxe presas durante a maior parte do dia, enquanto as outras duas fêmeas ("Amarela" e "Vermelha") apresentaram atividade externa somente no final da tarde. "Amarela" e "Vermelha" pareciam ter mais dificuldade em encontrar a entrada do ninho do que a "Branca", uma indicação de que se tratavam possivelmente de indivíduos mais novos e com menos experiência. As fêmeas tinham aproximadamente o mesmo tamanho; com exceção de "Vermelha", as outras duas apresentaram ovários bem desenvolvidos. O número de células em aprovisio-

namento não pode ser observado, uma vez que o ninho não foi aberto. Este ninho aparentemente estava sendo utilizado por pelo menos dois anos consecutivos; quando encontrado no ano anterior, seis fêmeas foram observadas trazendo presas.

Evans (1964) encontrou quatro ninhos de *Moniaecera asperata* sendo aprovisionados por mais de uma fêmea: dois continham duas fêmeas cada e dois outros continham três fêmeas ativas cada. Estes ninhos foram excavados, mas sua arquitetura e conteúdo foram determinados apenas parcialmente. Um dos ninhos com três fêmeas possuía três canais principais independentes, e por essa razão Evans (1964) sugere que cada canal conteria células construídas e aprovisionadas por apenas uma fêmea.

Dasyproctus kibonotensis constrõe ninhos na medula de gravetos de *Rubus*; entre vários ninhos coletados por Bowden (1964), dois continham duas fêmeas cada. Em um deles havia duas células recém-aprovisionadas em lados opostos do ninho, uma indicação de que as duas fêmeas estavam trabalhando independentemente. Bowden sugere que estas associações resultam da reutilização do ninho materno pelos descendentes, uma vez que os adultos jovens aparentemente permanecem por alguns dias no ninho em que emergiram antes de dispersarem.

A julgar por sua distribuição taxonômica entre os Crabronini, o compartilhamento de um mesmo ninho por duas ou mais fêmeas parece ter se originado várias vezes independentemente nesta tribo. Contudo, corroboração deste padrão requer informação adicional sobre a biologia dos diferentes grupos e um conhecimento das relações filogenéticas entre os gêneros desta tribo. Embora este conhecimento ainda não esteja disponível, a variação quanto à presença deste comportamento social entre espécies de um mesmo gênero, como por exemplo dentro de *Crossocerus*, *Ectemnius* e *Podagritus* [vide Bohart & Menke (1976) para referências contendo informações sobre espécies de hábitos solitários], fornece evidência a favor da hipótese de origens múltiplas. A interpretação alternativa de que este comportamento teria surgido uma única vez e sido perdido várias vezes indepedentemente parece ser menos parcimoniosa, pois dentro destes gêneros o número postulado de perdas teria que ser muito maior do que o de aquisições independentes.

Os Crabronini merecem ser melhor investigados, principalmente em regiões tropicais e subtropicais, porque pelos poucos exemplos conhecidos pode se supor que muitas outras espécies exibirão comportamento social e provavelmente uma maior diversidade na organização social será também encontrada. Esta tribo contém 43 gêneros e aproxidamente 1000 espécies e constitui um grupo bastante diversificado morfologicamente [compilação feita a partir de Bohart & Menke (1976) e de vários outros trabalhos publicados após 1975].

Pemphredonini

De acordo com Bohart & Menke (1976) e Menke (1989), esta tribo é composta por quatro subtribos: Pemphredonina, Stigmina, Spilomenina e Ammoplanina. Contudo, um estudo das relações filogenéticas entre estas subtribos indica que Ammoplanina não forma um grupo monofilético com as outras três subtribos (Melo, não publicado). De qualquer modo, nenhum caso de comportamento social é conhecido para os Ammoplanina, porém muito pouco se conhece da biologia deste grupo. A subtribo Spilomenina ocupa posição de destaque no presente contexto por possuir várias espécies vivendo em ninhos regularmente com mais de uma fêmea e por exibir as formas de organização social mais complexa entre os Sphecidae.

Entre os Pemphredonina, as observações relatadas por Nielsen (1933) têm sido consideradas como evidência da presença de ninhos com mais de uma fêmea em *Diodontus tristis* (Vander Linden). Este autor encontrou uma agregação de ninhos cujas entradas situavam-se bem próximas umas das outras. Alguns ninhos apresentavam uma arquitetura complexa com um longo conjunto de canais anastomosados. Fêmeas foram observadas saindo e entrando de um mesmo ninho, em várias ocasiões carregando presas ao deixar o ninho. Entretanto, os relatos deste autor são superficiais e os casos de mais de uma fêmea entrando no mesmo ninho podem representar apenas roubo de presas em ninhos próximos. Não há nenhuma referência a mais de uma fêmea aproviosionando um mesmo ninho simultaneamente ou apresentando alguma forma de cooperação, sendo necessário um estudo mais detalhado desta espécie para melhor caracterizar as interações entre as fêmeas.

Entre os Stigmina, Iwata (1964) relata a presença de três fêmeas e quatro machos em um ninho de *Carinostigmus montrosus* Tsuneki. Uma das fêmeas apresentava sinais de ser mais velha e foi considerada a fundadora do ninho e os outros adultos sua progênie. Além destes indivíduos, o ninho continha apenas uma pupa fêmea. Este parece ser apenas um caso em que os jovens adultos permanecem por um curto período no ninho natal antes de se dispersarem.

Na subtribo Spilomenina, conhecem-se uma espécie de *Arpactophilus* e várias de *Spilomena* e de *Microstigmus* que apresentam mais de uma fêmea compartilhando um mesmo ninho. As fêmeas, na maioria das espécies desta subtribo, apresentam glândulas de seda situadas no 6° tergo metassomal (Melo, 1997). Esta seda é utilizada no revestimento e construção de ninhos, e aparentemente permitiu a evolução de ninhos com arquitetura relativamente complexa em alguns grupos, em especial *Microstigmus*.

Arpactophilus mimi Naumann constrõe ninhos de seda dentro de células de cria abandonadas de *Sceliphron* (Matthews & Naumann, 1989). Em 22 ninhos, estes autores encontraram uma média de três adultos por ninho (1-10 por

ninho) e cinco células (1-15 por ninho). O número médio de fêmeas por ninho foi de 2,8. Apenas um ovo era depositado por célula e as larvas alimentadas progressivamente. Em um dado ninho, as larvas em alimentação pertenciam a diferentes estágios de desenvolvimento. Aparentemente não existe inibição do desenvolvimento dos ovários entre as fêmeas, uma vez que todas as fêmeas dissecadas apresentavam algum desenvolvimento ovariano, exceto aquelas que apresentavam sinais de terem emergido recentemente. Com base nestas observações, Matthews & Naumann sugerem que todas as fêmeas em um mesmo ninho estariam contribuindo diretamente para a produção de novos indivíduos. Entretanto, em alguns ninhos com apenas uma larva em desenvolvimento foram observadas mais de uma fêmea trazendo presas, o que sugere uma cooperação na alimentação dos imaturos. Estudos adicionais são necessários para aprofundar o estudo preliminar de Matthews & Naumann e permitir um melhor entendimento da biologia desta espécie. Além disso, a biologia de outras espécies de *Arpactophilus* continua desconhecida e certamente outras espécies apresentarão níveis comparáveis ou mesmo mais complexos de organização social que o de *A. mimi*. O gênero está restrito à Austrália, Nova Guiné e ilhas adjacentes e contém 21 espécies descritas, embora o número de espécies em coleções seja pelo menos o dobro (Melo, não publicado).

Spilomena subterranea McCorquodale & Naumann (McCorquodale & Naumann, 1988), *S. alini* Antropov (Carvalho & Zucchi, 1989a,b; Melo, não publicado), *S. nozela* Vardy (Harris, 1994) e seis outras espécies não identificadas de *Spilomena* [uma mencionada em West-Eberhard (1978) e cinco outras estudadas por mim (Melo, não publicado)] apresentam ninhos com mais de uma fêmea. *Spilomena nozela* nidifica em galerias abandonadas de besouros em madeira (Harris, 1994). Harris apenas menciona, sem mais detalhes, que nesta espécie, várias fêmeas usam um mesmo orifício para nidificação. Em um caso, 15 fêmeas foram vistas saindo de um mesmo orifício. Este autor dá a entender que as outras três espécies ocorrentes na Nova Zelândia também apresentam ninhos compartilhados por várias fêmeas ao afirmar que a biologia destas espécies é semelhante à descrita para *S. nozela*.

Os ninhos de *S. subterranea* são construídos no solo; em uma amostra de 55 ninhos, McCorquodale & Naumann (1988) encontraram uma média de 2,5 fêmeas e 0,8 machos por ninho. Em alguns ninhos, mais de uma fêmea foi observada aprovisionando o mesmo ninho simultaneamente. Apenas dois ninhos foram excavados, porém estes autores não puderam determinar com precisão seu conteúdo (apenas uma célula situada no final do canal principal em cada ninho foi encontrada). A variação no tamanho dos oócitos entre as fêmeas de um mesmo ninho não indica inibição do desenvolvimento ovariano entre elas (n=8 ninhos; 23 fêmeas). Além disso, todas estas fêmeas estavam inseminadas. Esta espécie pertence a um grupo restrito à Austrália, cujas fêmeas não apresentam

glândulas de seda (Melo, 1997), embora a generalização feita por Matthews (1991:584), ao discutir a importância da produção de seda como uma preadaptação favorecendo a formação de colônias, sugira o contrário. Este grupo de espécies parece ser o grupo-irmão da linhagem que deu origem a *Arpactophilus* e às outras espécies de *Spilomena* + *Microstigmus* + *Xysma* (Melo, não publicado), e deveria ser colocado num gênero à parte para melhor expressar as relações dentro da subtribo Spilomenina.

Spilomena alini constrõe ninhos no solo, principalmente em barrancos; a entrada do ninho é constituída por uma pequena torre construída pelas fêmeas (Carvalho & Zucchi, 1989b). Ninhos excavados dentro de torrões suspensos em raízes finas em barrancos são também bastante freqüentes (Melo, não publicado). Em muitos destes ninhos, principalmente aqueles construídos em torrões pequenos, todo o torrão pode ser considerado como um ninho, pois as fêmeas os revestem com uma fina camada de seda. Um dos ninhos encontrados por mim estava construído dentro de uma célula de barro abandonada de um Eumeninae; o ninho propriamente dito ocupava a metade inferior da célula de barro e apresentava uma estrutura interna semelhante à dos ninhos de *Arpactophilus mimi*, exceto que as paredes internas eram constituídas de material particulado agregado por seda e não de seda pura; este ninho continha três fêmeas (uma outra nasceu no dia seguinte) e 12 células de cria, seis vazias, cinco com imaturos e apenas uma sendo aprovisionada. Em 37 ninhos excavados, Carvalho & Zucchi (1989b) encontraram sete ninhos com mais de uma fêmea (2-4). Exceto por um caso, a idade mínima dos ninhos com mais de uma fêmea era de dois meses e meio, uma indicação de que os ninhos provavelmente são fundados por uma única fêmea e que a presença de várias fêmeas em um mesmo ninho representa a reutilização do ninho natal pelos descendentes. *Spilomena alini* pertence a um grupo estreitamente relacionado a *Microstigmus* (Melo, 1994a); duas outras espécies não descritas pertencentes a este grupo e com ninhos conhecidos também apresentam regularmente ninhos com mais de uma fêmea (Melo, não publicado).

Os dados de um único ninho de uma das espécies de *Spilomena* não identificadas mencionadas acima encontrado em San Antonio de Escazu, Costa Rica (Nota CR3) merecem ser discutidos aqui. O ninho continha dez fêmeas e um macho (uma outra fêmea havia sido coletada caminhando no bloco antes do ninho ter sido encontrado) e estava dentro de um ninho abandonado de *Trypoxylon* construído em um dos orifícios cilíndricos em um bloco de madeira (ninhos-armadilhas). Os 4/5 mais externos do orifício estavam desocupados e o ninho propriamente dito estava situado no fundo do orifício, atrás da partição de barro rompida que isolava a célula mais interna do ninho de *Trypoxylon*. As paredes internas do ninho (canais e paredes das células) foram construídas com material particulado (pedaços de barro, restos de aranhas, etc.) agregado com seda. O ninho possuía apenas oito células de cria, quatro contendo larvas e as

outras quatro com pupas de fêmeas. O estágio de desenvolvimento dos imaturos indica que as células foram aprovisionadas uma a uma em seqüência, sendo que a célula construída mais recentemente continha uma larva recém emergida e presas. As fêmeas diferem consideravelmente em tamanho, mas exibindo uma variação contínua (a largura da cabeça logo abaixo dos olhos compostos da maior igual a 0,93 mm, enquanto na menor igual a 0,8 mm). Não as dissequei e portanto a condição dos seus ovários permanece desconhecida. O único macho presente é significativamente maior do que a maior fêmea. Suas mandíbulas são enormes e curvas, e sua cabeça (largura=1,17 mm) é desproporcional ao resto do corpo. Machos com este tipo de morfologia e consideravelmente maiores do que fêmeas nunca foram reportados para este grupo de vespas. As modificações morfológicas deste macho lembram as dos machos presentes em ninhos das abelhas *Perdita portalis* Timberlake (Danforth, 1991a) e *Lasioglossum hemichalceum* (Cockerell) (Kukuk & Schwarz, 1988). Nestas abelhas, este tipo de macho é incapaz de voar por ter asas reduzidas e permanece no ninho materno, onde lutam com outros machos pela monopolização das oportunidades de acasalamento com as fêmeas residentes. Em *Spilomena* sp., o macho parece ter asas normais, mas são necessárias observações diretas de seu comportamento para se entender melhor o papel deste tipo de macho no ninho.

Estudos adicionais, com certeza, revelarão que em muitas outras espécies de *Spilomena* também existe compartilhamento de ninhos. Por exemplo, a grande variação de tamanho entre fêmeas de *S. peruensis* Dollfuss e de *S. argentina* Antropov, em amostras coletadas com armadilha Malaise num mesmo local e na mesma época do ano (Melo, não publicado), pode ser uma indicação de que estas espécies sejam sociais.

Ducke (1907) ao descrever *Microstigmus* já havia reportado a ocorrência de várias fêmeas de *M. theridii* Ducke nas supostas ootecas de aranhas (na verdade ninhos da própria vespa) por ele coletadas. Myers (1934) confirmou as observações de Ducke quanto à presença de mais de uma fêmea nos ninhos, bem como interpretou corretamente as construções associadas com as vespas como sendo ninhos e não ootecas. Contudo, Matthews (1968a,b) foi o primeiro a apresentar um estudo mais detalhado do comportamento social em *M. comes*, cuja biologia foi revisada recentemente por Matthews (1991). Em uma amostra de 147 ninhos, Ross & Matthews (1989a,b) encontraram uma média de 4,2 fêmeas (1-13 fêmeas) e 3 machos por ninho (1-10). Os ninhos são fundados por uma única fêmea ou algumas vezes por grupos de fêmeas (Matthews and Starr, 1984). A cooperação de várias fêmeas na fundação de ninhos parece ocorrer apenas quando o ninho original habitado por elas é destruído, sendo que o novo ninho é construído na mesma planta-suporte ou numa planta adjacente. Porém Matthews & Starr dão a entender que isto nem sempre é verdade ao suporem que na fase inicial da fundação as fêmeas retornariam aos seus ninhos durante a

noite. Esta questão precisa ser melhor investigada com vespas marcadas individualmente para permitir reconhecimento de seus ninhos de origem. De qualquer maneira, as fêmeas apresentam alguma forma de comunicação, pois no início da fundação, todas se congregam em uma região específica na folha escolhida para construção do novo ninho (Matthews & Starr, 1984).

Entre os ninhos de *M. comes* estudados por Ross & Matthews (1989a,b), o parentesco entre membros de um mesmo ninho variou de 0,6 a 0,7 (média = 0,67), uma evidência de que as colônias representam associações matrifiliais cuja fêmea reprodutiva teria se acasalado com um único macho. A sobreposição de gerações e monopolização da reprodução por uma única fêmea parecem ser longas o suficiente para possibilitar a formação de colônias relativamente grandes, pois vários dos ninhos com 8 a 12 fêmeas apresentaram distribuição de genótipos entre seus membros consistente com o que seria esperado em uma associação matrifilial (Ross & Matthews, 1989a). A variação de tamanho entre as fêmeas é contínua, porém abrange um grande intervalo, com as fêmeas maiores mais que duas vezes mais pesadas que as menores (Ross & Matthews, 1989a). Como as fêmeas fundadoras e aquelas diagnosticadas geneticamente como fêmeas maternas são significativamente maiores do que a média da população de fêmeas como um todo, Ross & Matthews sugerem que *M. comes* apresentaria uma sistema incipiente de castas baseado no tamanho. As observações preliminares de Matthews (1968a,b) de que em ninhos com várias fêmeas, apenas uma delas apresenta ovários desenvolvidos, fornece evidência adicional para a presença de um sistema de castas. Porém, são necessárias observações diretas para se determinar o repertório comportamental de cada indivíduo. Exceto pelas poucas observações apresentadas em Matthews (1968b), nada é conhecido do padrão de atividades e interações nos ninhos de *M. comes*.

Microstigmus nigrophthalmus Melo é a única espécie do gênero, além de *M. comes*, cuja biologia foi investigada mais detalhadamente (Melo, 1994b e observações não publicadas; Melo & Campos, 1993a). Os ninhos contêm 1-6 fêmeas e um número variável de machos (0-7). As colônias resultam da permanência dos descendentes no ninho natal, embora parte das fêmeas dispersa-se para fundar novos ninhos. Não há diferenciação significativa de tamanho entre as fêmeas. Todas as fêmeas compartilhando um mesmo ninho possuem ovários desenvolvidos e em geral estão inseminadas. Em ninhos com mais de uma fêmea é comum encontrar-se células com dois ou algumas vezes até três ovos, mesmo quando células vazias estão disponíveis. Observações indiretas indicam a ocorrência de oofagia pelos adultos. Várias interações envolvendo trofalaxia entre adultos foram observadas (Melo & Campos, 1993a). Os poucos dados coletados sobre o padrão de atividades comportamentais de fêmeas compartilhando um mesmo ninho não forneceram evidência conclusiva quanto à existência de um possível sistema de castas. Entretanto, em alguns casos as fêmeas exibem

padrões comportamentais distintos, que podem facilmente ser interpretados como uma forma incipiente de diferenciação de castas. A Tab. 1 sumaria os dados de um ninho contendo duas fêmeas observado por um total de 22 horas (períodos de 1 a 2,5 h) durante os quatro meses que durou a associação. A fêmea "bege" dispendeu mais tempo fora do ninho e quando no ninho desenvolveu principalmente atividades de manutenção, como 'voltas ao redor do ninho' (patrulhamento), eliminação de resíduos e aplicação de seda nas paredes do ninho, ao passo que a fêmea "verde" permaneceu mais tempo no ninho e realizou atividades ligadas às células de cria, como inserções, muitas vezes com manipulação do conteúdo (ovos), manipulação de presas e aplicação de seda na abertura da célula.

Tab. 1. Padrões comportamentais das duas fêmeas de *Microstigmus nigrophthalmus* compartilhando um mesmo ninho (N225).

COMPORTAMENTO	Fêmea bege	Fêmea verde
Inserção em célula de cria	4	38
Inserção + manipulação	0	7
Manipulação de presas	0	2
Voltas ao redor do ninho	17	2
Eliminação de resíduos	4	1
Presas trazidas	1	1
Aplicação de seda em células[1]	0	3
Tempo aplicando seda (min)[2]	26	0[3]
Tempo fora do ninho (min)	286	94

1.Seda aplicada na abertura de células de cria; 2.Seda aplicada nas paredes do ninho; 3.Na verdade, 15s passando seda na abertura de células de cria.

A linhagem ancestral que deu origem a *Microstigmus* possivelmente já apresentava ninhos compartilhados por mais de uma fêmea, pois este gênero é estreitamente relacionado a um grupo de espécies dentro de *Spilomena* (Melo, 1994a) que apresenta compartilhamento de ninhos. Os ninhos das espécies da linhagem mais basal do gênero [*M. xylicola* e espécies relacionadas; vide Melo (1994a)] também são normalmente habitados por mais de uma fêmea (Melo & Evans, 1993; Melo, não publicado). Apesar da ausência de estudos detalhados sobre a biologia de quase todas as espécies, dados derivados da análise do conteúdo de ninhos indicam que a maioria das espécies possui ninhos habitados por mais de uma fêmea e que a organização social varia consideravelmente entre as diferentes espécies de *Microstigmus* (Matthews, 1970, 1996; Melo & Campos, 1993b; Melo & Matthews, 1997; Melo, não publicado). Em quase todas as espécies, machos regularmente também fazem parte destas associações.

Diferenciação significativa de tamanho entre fêmeas parece estar restrita às espécies estreitamente relacionadas a *M. theridii* Ducke (Melo, não publicado), como *M. comes*. Porém, uma espécie não descrita coletada recentemente na Costa Rica e pertencente a um grupo mais basal apresenta grande variação no tamanho das fêmeas, especialmente em um grande ninho contendo 26 fêmeas (Melo, não publicado). Apenas um macho, aproxidamente do mesmo tamanho das fêmeas maiores, porém com a cabeça mais robusta, estava presente. Este ninho foi mantido intacto e dele emergiram 36 fêmeas e 12 machos. Os outros ninhos coletados eram menores e continham apenas fêmeas (1-11). Melo & Matthews (1997) também sugerem que a grande variação de tamanho entre fêmeas de *M. xanthosceles* Melo & Matthews pode ser um reflexo de sua organização social, contudo quase nada é conhecido sobre a biologia desta espécie.

A existência de supostos parasitas obrigatórios, possivelmente parasitas sociais, em *Microstigmus* (Melo, não publicado), constitui um fato notável. Fêmeas do que parecem ser duas espécies distintas foram encontradas em ninhos de espécies do grupo *theridii* (uma por ninho). Modificações morfológicas nestas fêmeas, como labro simples e órbitas divergentes [caracteres masculinos (vide p.ex. Weislo, 1995)], e fiandeiras de seda reduzidas, constituem evidências adicionais de que se tratam realmente de parasitas. Em outros caracteres, estas espécies não diferem de seus hospedeiros e aparentemente também pertencem ao grupo *theridii*. Este grupo de espécies parece ser o único dentro de *Microstigmus* em que as colônias são constituídas principalmente por associações matrifiliais (vide *M. comes* acima), e por isso, é possível que estas espécies sejam parasitas sociais. Confirmação do suposto comportamento parasítico, entretanto, requer observações de campo.

Philantinae

De acordo com a análise filogenética realizada por Alexander (1992a), seis gêneros monofiléticos podem ser reconhecidos dentro desta subfamília: *Philanthinus*, *Philanthus* (incluindo *Trachypus*), *Cerceris* (incluindo *Eucerceris*), *Pseudoscolia*, *Aphilanthops* e *Clypeadon*. O reconhecimento dos gêneros *Trachypus* e *Eucerceris* tornam, respectivamente, *Philanthus* e *Cerceris* parafiléticos [vide Alexander (1992a)], e portanto não são reconhecidos aqui. Este dois gêneros são enormes, *Cerceris* com cerca de 900 espécies e *Philanthus* com aproximadamente 170 espécies (Bohart & Menke, 1976) e apresentam ampla distribuição geográfica (*Philanthus* não ocorre na Austrália).

Compartilhamento de um mesmo ninho por mais de uma fêmea foi encontrado em algumas espécies de *Philanthus* (Bertoni, 1911; Evans, 1973;

Evans & Matthews, 1973; Krombein, 1981; Menke, 1980) e em várias de *Cerceris* (Alcock, 1975, 1980; Elliott & Elliott, 1987; Elliott *et al.*, 1981, 1986; Evans, 1989; Evans & Hook, 1982a,b, 1986; Evans *et al.*, 1976; Field, 1994; Field & Foster, 1995; Grandi, 1961; Hook, 1987; Krombein, 1960; Kurczewski & Miller, 1984; McCorquodale, 1988, 1989a,b,c, 1990; Salbert & Elliott, 1979; Tsuneki, 1965; Willmer, 1985). A ontogenia e a estabilidade destas associações de fêmeas podem variar dentro da mesma espécie e entre as diferentes espécies. As associações podem ser formadas pela permanência e reutilização do ninho natal pelos descendentes, pela invasão e permanência em ninhos ativos alheios ou por ambos processos. Reutilização do ninho natal parece ser freqüente neste grupo (p.ex. Elliott *et al.*, 1986; Evans, 1973; Evans & Hook, 1982a,b, 1986; Evans & Matthews, 1973; McCorquodale, 1989b; Tsuneki 1965), mesmo em espécies cujas fêmeas não apresentam compartilhamento de ninhos [p.ex. *Cerceris halone* Banks (Byers, 1978)]. A reutilização parece ocorrer apenas por expansão do ninho, i.e. construção de células novas (Evans & Hook, 1982b; Evans & Matthews, 1973). Entretanto, em *Philanthus basalis* Smith, Krombein (1981) relata ter encontrado restos de presas ao redor da entrada de um ninho e concluiu que células velhas poderiam estar sendo limpas e reutilizadas. Krombein encontrou também uma célula contendo uma larva de tamanho médio com duas presas recém capturadas, mas nenhum resto de presas; sugeriu que esta espécie poderia estar realizando alimentação progressiva. Portanto, uma explicação alternativa seria que os restos de presas na entrada do ninho teriam sido removidos de células contendo larvas em alimentação e não da limpeza de células velhas.

Como descrito anteriormente para *Crabro* e *Lindenius* (Crabronini), as populações destas vespas também apresentam fêmeas sem ninho que freqüentemente invadem e usurpam ninhos alheios, especialmente em *Cerceris*. Muitas vezes este comportamento leva à formação de associações temporárias entre a fêmea fundadora e a fêmea invasora. As associações encontradas em *Philanthus gibbosus* (Fabricius) (Evans, 1973), *Cerceris arenaria* (Linnaeus) (Field, 1994; Field & Foster, 1995), *C. cribosa* Spinola (Elliott & Elliott, 1987), *C. femurrubrum* Viereck & Cockerell (Hook, 1987), *C. hortivaga* Kohl (Tsuneki, 1965) e *C. intricata* Smith (Alcock, 1975; Hook, 1987) foram formadas apenas por este processo.

Em *P. gibbosus*, machos e fêmeas recém-emergidos muitas vezes permanecem por vários dias no ninho materno antes de se dispersarem; alguns machos permanecem no ninho durante toda sua vida, enquanto a maioria das fêmeas dispersa-se para fundar novos ninhos, embora em cerca de 20% dos ninhos, uma das descendentes permanece e reutiliza o ninho (Evans, 1973). Em um período de três anos, apenas dois casos de compartilhamento de um mesmo ninho com aprovisionamento simultâneo foram observados: um envolvendo

duas fêmeas e com duração de apenas um dia; no outro, três fêmeas ocuparam o mesmo ninho por pelo menos dois dias e duas delas por um total de quatro dias, sendo que apenas estas duas fêmeas aprovisionaram simultaneamente por dois dias. Evans sugere que em ambos os casos, as fêmeas estariam aprovisionando células distintas.

Os estudos quantitativos da freqüência, duração, custos e benefícios das associações em *Cerceris arenaria* relatados em Willmer (1985) e particularmente em Field (1994) e Field & Foster (1995) permitem uma discussão mais aprofundada do efeito destas interações no sucesso reprodutivo de cada indivíduo envolvido. Nesta espécie, aparentemente, a nidificação é iniciada somente através da adoção de buracos deixados no solo pelas vespas ao emergirem, pois na população investigada por Field & Foster (1995) nenhuma fêmea foi observada escavando seu próprio ninho diretamente a partir da superfície. Durante todo o período de nidificação, fêmeas sem ninho mantêm o comportamento de investigarem buracos no solo, principalmente ninhos de indivíduos da mesma espécie e de eventualmente adotarem alguns destes buracos como ninhos. Dependendo do horário da adoção (ou se for o caso, invasão) e da condição do ninho (ativo ou abandonado, caso o ninho possua ou não uma fêmea em atividade), o resultado final da interação pode ser bastante variado (Fig. 2). A seqüência de comportamentos exibida após a adoção de um ninho depende do horário em que isto ocorre: (1) caso seja antes das 14:00, a maioria das fêmeas começará a aprovisionar o ninho; (2) caso seja depois, a maioria das fêmeas permanece dentro do ninho e usualmente fecha a entrada com terra (Field & Foster, 1995). Deve ser lembrado que as vespas durante o dia acumulam as presas no canal principal e que no final do dia, a fêmea fecha o ninho com terra e em seguida transfere as presas para a célula e ovipõe. Portanto, no caso de associações, a fêmea que detém a posse do ninho no final do dia, será a que realizará postura nas presas aprovisionadas em conjunto. A fêmea original mantém posse do ninho e das provisões (conjuntas ou não) em 13 (28%) dos 47 casos de invasão de ninhos ativos (círculos cinzas na Fig. 2); em 20 casos (43%), a fêmea original perde a posse do ninho e das provisões (em dois casos, a perda envolveu o trabalho de dois dias) (círculos negros na Fig. 2). Nos 14 casos restantes (círculos pontilhados na Fig. 2), ambas as fêmeas passam a noite no ninho, e dessa maneira, na ausência de observações das interações dentro do ninho, não é possível saber qual das fêmeas realiza postura. Pode ser que em alguns destes casos, a quantidade de presas capturadas simultaneamente durante um dia seja suficiente para aprovisionar duas células. Entretanto, duas fêmeas capturam em média apenas um total de 4,7 presas, enquanto uma fêmea sozinha captura em média 3,3 presas por dia (Field & Foster, 1995).

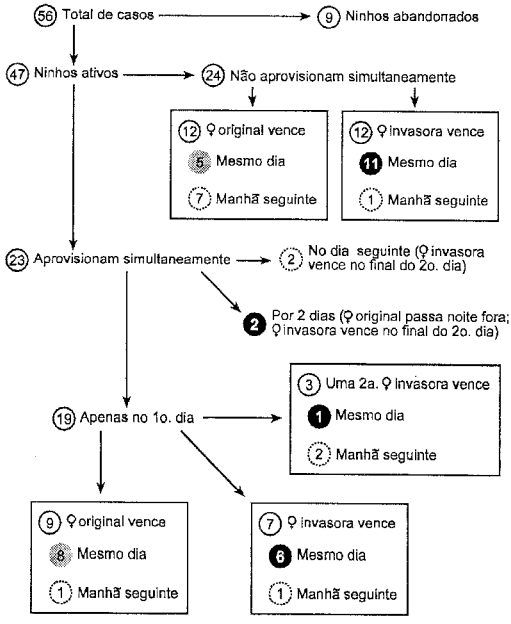

Fig. 2. Resultados das interações entre fêmeas de *Cerceris arenaria* competindo pela posse de ninhos sendo disputados. Os números dentro dos círculos indicam o tamanho da amostra. Vide texto para maiores detalhes. Modificado a partir de Field & Foster (1995). Field & Foster (1995) concluem que as fêmeas invasoras em *C. arenaria* são usurpadoras e não colaboradoras que interagiriam mutualisticamente com as fêmeas presentes nos ninhos invadidos. De modo geral, as fêmeas que permitissem livre entrada de outras fêmeas em seus ninhos teriam um menor retorno comparado com fêmeas que defendessem seus ninhos. Willmer (1985) havia sugerido que as associações em *C. arenaria* poderiam ser mutualísticas, porém os dados obtidos por Field & Foster (1995) não fornecem suporte para esta hipótese.

Associações de fêmeas formadas principalmente pela reutilização simultânea do ninho natal ocorrem em *Cerceris acanthophila* Cockerell, *C. californica* Cresson, *C. dilatata* Spinola, *C. echo* Mickel (Hook, 1987), *C. watlingensis* Elliot & Salbert (Elliot *et al.*, 1986), em várias espécies australianas (Alcock, 1980; Evans, 1989; Evans & Hook, 1982a, b, 1986; McCorquodale, 1989b) e possivelmente em *C. rufimana* Taschenberg (Evans *et al.*, 1976), *C. rubida* (Jurine) (Grandi, 1961) e *Philanthus petiolatus* Spinola (Evans & Matthews, 1973). Dentre as espécies mencionadas acima, observações mais detalhadas sobre sua biologia e organização social são disponíves para as espécies australianas *C. australis* Saussure (Evans, 1989; Evans & Hook, 1982b) e especialmente para *C. antipodes* Smith (Alcock, 1980; Evans & Hook, 1986; McCorquodale, 1988, 1989a,b,c, 1990). A biologia desta duas espécies é semelhante e, por isso, é sumariada em conjunto a seguir.

Na primavera, após um período de inatividade durante o inverno, ninhos são reativados ou fundados por fêmeas emergidas no outono anterior; nesta fase, os ninhos contêm, em geral, apenas uma fêmea (McCorquodale, 1989b). Cerca de 70% das fêmeas nascidas no final da primavera e início do verão desaparecem do ninho materno 10 dias após terem sido vistas pela primeira vez; estes desaparecimentos possivelmente representam dispersão para fundação de novos ninhos ou associação a outros ninhos ativos (uma média de 10 a 20% das fêmeas trocam de ninho) (McCorquodale, 1989b). Com o avanço do verão, uma porcentagem maior de fêmeas permanece no ninho materno e nesta fase, os ninhos contém uma média de três fêmeas (McCorquodale, 1989b), mas ninhos com até oito fêmeas podem ser encontrados (Alcock, 1980; Evans & Hook, 1982b, 1986; McCorquodale, 1989b).

Fêmeas compartilhando um mesmo ninho comumente comportam-se de uma das seguintes maneiras: em um dia qualquer, realizam várias viagens de captura de presas, sendo consideradas portanto "aprovisionadoras"; permanecem a maior parte do tempo dentro do ninho, e nas raras vezes que saem, não retornam com presas, sendo denominadas "não-aprovisionadoras" (Alcock, 1980; Evans & Hook, 1982b, 1986). Fêmeas não-aprovisionadoras em geral comportam-se como guardas, bloqueando a entrada do ninho com a cabeça ou permanecendo alguns centímetros logo abaixo da entrada, e conseqüentemente defendem o ninho contra a entrada de formigas, mutilídeos e de fêmeas vindas de outros ninhos (Alcock, 1980; Evans & Hook, 1982b, 1986). A capacidade de discriminação entre indivíduos residentes e não-residentes parece ocorrer também em *C. rubida* (Grandi, 1961) e *C. rufimana* (Evans *et al.*, 1976).

O aumento do número de fêmeas compartilhando um ninho corresponde a um aumento na defesa contra formigas e mutilídeos, mas não necessariamente contra fêmeas não-residentes (McCorquodale, 1989c). Fêmeas residentes são também rejeitadas com mais freqüência nestas condições (McCorquodale, 1989c); isto pode acarretar um custo, pois implica que a fêmea perderá tempo tentando entrar novamente e esta demora também pode aumentar as chances de que moscas parasitas (Sarcophagidae) oviponham em presas sendo trazidas (Alcock, 1980; Evans & Hook, 1982b, 1986; McCorquodale, 1989c).

Se a divisão entre fêmeas aprovisionadoras e não-aprovisionadoras corresponde a uma divisão permanente de trabalho reprodutivo ou alternativamente, se as fêmeas se revezam nestas atividades durante o período que compartilham um ninho é uma questão ainda não resolvida. Fêmeas de ambos os grupos não diferem quanto ao grau de desenvolvimento ovariano (Alcock, 1980; Evans & Hook, 1982b, 1986; McCorquodale, 1990); a maioria das fêmeas também encontra-se inseminada (McCorquodale, 1990); desgaste das mandíbulas é também semelhante em ambos os grupos, uma indicação de que todas as fêmeas participam da excavação de túneis e células (Evans & Hook, 1982b). Al-

cock (1980) observou que as fêmeas mudam de papel com freqüência e conclui, portanto, que elas revezariam entre os papéis de guarda e de aprovisionadora. Evans & Hook (1982b, 1986), por outro lado, apresentam evidência de que parte das fêmeas permanece longos períodos realizando a mesma atividade: em *C. australis*, um máximo de 27 dias como aprovisionadora e 49 como não-aprovisionadora (Evans & Hook, 1982b), e em *C. antipodes*, 29 e 69 dias, respectivamente (Evans & Hook, 1986).

Trypoxylini

Esta tribo contém cinco gêneros e aproximadamente 570 espécies (Bohart & Menke 1976), sendo que cerca de 360 destas espécies pertencem ao gênero *Trypoxylon*. Embora a biologia da maior parte das espécies desta tribo seja desconhecida, ninhos compartilhados por mais de uma fêmea são conhecidos apenas em algumas espécies de *Trypoxylon* pertencentes ao grupo *fabricator* (Bristowe, 1925; Rau, 1933; Richards, 1934, 1936; Vesey-Fitzgerald, 1936; Sakagami *et al.*, 1990; Gobbi *et al.*, 1991; Melo, não publicado).

Trypoxylon fabricator Smith é a única espécie deste grupo cuja bionomia e interações dos adultos nos ninhos foram investigadas mais detalhadamente (Sakagami *et al.*, 1990; Gobbi *et al.*, 1991). Os ninhos são expostos, como na maioria das espécies deste grupo, e constituídos de células cilíndricas de barro dispostas uma ao lado da outra ao longo de seu maior eixo, o conjunto assemelhando-se a um favo, e presas pelo fundo ao substrato (vide Sakagami *et al.*, 1990). Ninhos novos são fundados solitariamente e a associação de adultos num mesmo ninho parece ser o resultado da reutilização do ninho natal por parte dos descendentes (Sakagami *et al.*, 1990). Adultos vindos de outros ninhos nunca foram observados associando-se aos ninhos sendo investigados (Gobbi *et al.*, 1991). O número de células e de adultos por ninho é bastante variável, com uma média de 34 células (n=48) e 3,7 adultos (n=42). O máximo encontrado foi de 207 células (5 adultos presentes) e 20 adultos (ninho com 50 células). Em alguns casos, os ninhos podem permanecer ativos por mais de um ano: um ninho foi observado ativo por mais de um ano (100 células) e outro por mais de dois anos (150 células) (Gobbi *et al.*, 1991). Como em colônias de alguns Pemphredonini, os machos permanecem como residentes no ninho natal. Gobbi *et al.* (1991) afirmam que os machos em *T. fabricator* não participam da defesa do ninho. Embora não mencionado por estes autores, aparentemente os machos não tentam copular com as fêmeas no ninho. A proporção entre fêmeas e machos encontrada em uma amostra formada por 43 adultos (29F:14M) e 73 pupas (46F:27M) é igual a 1,83:1 e difere significamente de 1:1 ($c^2 = 9,97$; $P < 005$). Como os machos são menores que as fêmeas (Sakagami *et al.*, 1990), o investimento em fêmeas é ainda maior do que o indicado apenas pela razão sexual.

A variação de tamanho entre as fêmeas não indica nenhuma diferenciação entre elas (Sakagami *et al.*, 1990). Além disso, fêmeas de um mesmo ninho são todas inseminadas e apresentam ovários desenvolvidos, com exceção das fêmeas recém-emergidas. Apesar do número relativamente elevado de fêmeas em vários dos ninhos estudados, na maioria das vezes elas não exibem nenhuma coordenação mútua de suas atividades ou mesmo interferência, comportando-se como fêmeas solitárias nidificando em uma agregação. Entretanto, Gobbi *et al.* (1991) relatam dois tipos básicos de interferência entre fêmeas de um mesmo ninho: usurpação de células de cria (com ou sem presas) e roubo de presas (aranhas). O único caso considerado como aprovisionamento cooperativo pode ser melhor interpretado como usurpação de célula parcialmente aprovisionada. O roubo de presas parece ser menos freqüente do que a usurpação de células.

As interações indiretas entre fêmeas, a julgar pelo conteúdo das células de cria, parecem ser mais complexas em comparação ao que pode ser inferido dos casos de interferência descritos acima. Em uma amostra de 61 células fechadas e contendo presas, 44% não continha nenhum imaturo (ovo ou larva pequena) (Sakagami *et al.*, 1990). Isto pode ser considerado uma indicação de que as fêmeas estariam mantendo as células fechadas durante parte do período de aprovisionamento, possivelmente um comportamento que diminuiria o roubo de presas e/ou a queda de presas armazenadas (a abertura das células de cria é voltada para baixo). Sakagami *et al.* (1990) afirmam que muitas aranhas foram encontradas caídas sob dois ninhos sendo observados. Porém não há nenhuma menção a fêmeas sendo observadas fechando as células, nem mesmo em situações que poderiam ser consideradas como parte da seqüência normal de aprovisionamento, oviposição e fechamento da célula de cria. Além disso, a distribuição do número de presas aparentemente não difere entre células abertas e células fechadas sendo que o número de presas por célula nestes casos variou de um a dez (Sakagami *et al.*, 1990). Estes autores não mediram a biomassa de presas por célula, mas afirmam que este fator sozinho não explicaria toda a variação observada no número de presas por célula.

Alguns dos "conteúdos anômalos" encontrados também indicam interferência entre as fêmeas: (1) duas células aprovisionadas e fechadas, uma com duas larvas pequenas e a outra com um ovo e uma larva pequena (em ambos os casos, os imaturos numa mesma célula estavam sobre presas diferentes); (2) duas células fechadas e cada uma contendo apenas duas aranhas pequenas e uma larva pequena. No primeiro caso, uma fêmea poderia ter posto um ovo logo antes da célula ser fechada pela fêmea que a aprovisionou ou poderia ter aberto uma célula recém fechada e feito postura. No segundo caso, uma célula aprovisionada e fechada poderia ter sido aberta e tido parte das presas usurpadas e posteriormente fechada novamente. Esta também poderia ser a explicação para a presença de quatro células abertas, cada uma delas contendo presas e uma larva

pequena [vide Tab. 2 em Sakagami *et al.* (1990)]. Uma explicação alternativa seria que algumas fêmeas estariam realizando aprovisionamento progressivo. Isto também explicaria parte da grande variação no número de presas por célula. Alimentação progressiva dos imaturos poderia estar sendo selecionada nesta população como uma resposta à competição entre as fêmeas por presas trazidas para o ninho (Melo, em preparação).

Gobbi *et al.* (1991) descrevem também cinco tipos de interações agonísticas diretas entre fêmeas. A freqüência e a reciprocidade destas interações em um ninho observado intermitentemente (63 horas) diferiu entre as fêmeas, indicando a presença de uma hierarquia. Porém, na ausência de informação complementar sobre o padrão de aprovisionamento e oviposição entre estas fêmeas, não é possível determinar se esta hierarquia comportamental reflete algum sistema incipiente de castas. Estudos adicionais por períodos mais prolongados e envolvendo mais ninhos são necessários para elucidar as conseqüências destas interações no sucesso reprodutivo dos indivíduos compartilhando o mesmo ninho.

Outras espécies do grupo *fabricator* também merecem ser investigadas. Um total de 37 espécies são atribuídas a este grupo por Richards (1934, 1936), a maioria restrita à região Neotropical. Comportamento social semelhante ao exibido por *T. fabricator* possivelmente seja restrito às espécies que constrõem ninhos expostos, embora nem todas elas necessariamente exibirão algum tipo de comportamento social.

Outros Sphecidae

Entre os Sphecinae, casos de compartilhamento de ninhos são conhecidos em algumas espécies [vide Matthews (1991)]. As interações sociais nos ninhos compartilhados foram investigadas mais detalhadamente em apenas duas espécies: *Sphex ichneumoneus* (Brockmann & Dawkins, 1979; Brockmann *et al.*, 1979) e *Trigonopsis cameronii* Kohl (Eberhard, 1972, 1974). Em *S. ichneumoneus*, muitas fêmeas, em vez de escavarem seus próprios ninhos, procuram por buracos no solo, em geral escavados por outras fêmeas, e eventualmente adotam alguns destes buracos como ninho, como descrito acima para alguma espécies de *Crabro* e *Cerceris*. Associações temporárias são formadas quando estas fêmeas adotam ninhos ativos; porém, cerca de 75% dos casos de compartilhamento terminam, em geral através de brigas entre as fêmeas quando elas se encontram pela primeria vez no ninho, antes que a célula sendo aprovisionada (em conjunto ou não) esteja completamente aprovisionada. Brockmann & Dawkins (1979) argumentam que estas associações são desfavoráveis para ambas as fêmeas e seriam um produto secundário da estratégia de adoção de cavidades pré-existentes. Brockmann *et al.* (1979) apresentam evidência de que as

fêmeas de *S. ichneumoneus* seriam incapazes de distinguir entre ninhos abandonados e ninhos ocupados por outra fêmea.

Trigonopsis cameronii constrõe ninhos expostos de barro e aprovisiona suas células de cria progressivamente com baratas. Uma a quatro fêmeas podem ocupar um mesmo ninho, sendo que nos ninhos compartilhados, as fêmeas, em geral, trabalham independentemente (Eberhard, 1972). Contudo, nestas circunstâncias, alguns comportamentos exibidos pelas fêmeas podem beneficiar indiretamente os outros membros do grupo: perseguição e afugentamento de formigas caminhando sobre ou perto do ninho, adição de barro às paredes do ninho e reparo de células danificadas contendo pupas. Ocasionalmente, interferências diretas entre fêmeas de um mesmo ninho também ocorrem: fêmeas podem roubar presas estocadas em células de outras fêmeas, principalmente quando estão próximas de fecharem permanentemente sua própria célula ou duas fêmeas podem trabalhar conjuntamente na construção de uma única célula, mas apenas uma detém posse da célula (Eberhard, 1972, 1974). As fêmeas interagem pacificamente e muito raramente reagem agressivamente umas com as outras, mesmo em relação a indivíduos vindos de outros ninhos. Eberhard (1974) relata um único caso de usurpação de células; neste caso, a fêmea usurpadora veio de outro ninho e a fêmea usurpada não mostrou nenhuma resistência. As associações são formadas principalmente pela permanência e reutilização do ninho materno por mais de uma fêmea simultaneamente, porém ocasionalmente por fêmeas vindas de outros ninhos. O fato de que os machos muitas vezes retornam ao ninho natal e copulam com as fêmeas recém-emergidas contribui para um maior parentesco entre indivíduos compartilhando um mesmo ninho (Eberhard, 1972, 1974).

Entre os Larrini (Crabroninae), Williams (1919) relata ninhos contendo duas a três fêmeas em *Liris aurulenta* Fabricius e *Dalara mandibularis* (Williams) e Williams (1928) em *Liris haemorrohoidalis* Fabricius. Iwata & Yoshikawa (1964) encontraram um ninho de *Dicranorhina ruficornis* (Cameron) com duas fêmeas.

Entre os Miscophini (Crabroninae), compartilhamento de um mesmo ninho por dois adultos em duas espécies de *Sericophorus* é relatado por Rayment (*apud* Matthews & Evans, 1971). Um ninho de uma espécie não descrita de *Nitela* construído em um ninho abandonado de um *Trypoxylon* do grupo *fabricator* e contendo três fêmeas foi observado por mim (Melo, não publicado); esta espécie realiza aprovisionamento progressivo com imaturos de Psocoptera.

Nos Bembicini (Bembicinae), Gess & Gess (1989) relatam ter encontrado um ninho de *Bembix bubalus* Handlirsch com três fêmeas; este ninho continha quatro células e apenas duas estavam sendo aprovisionadas. Nos Psenini (Pemphredoninae), recentemente encontrei um ninho de *Pluto annulipes* (Cameron) contendo duas fêmeas (Melo, não publicado); uma tentativa de excavação deste ninho foi frustrada devida à sua profundidade (mais de 70 cm).

Alguns dos casos de compartilhamento de ninhos mencionados acima, como em *Liris*, *Sericophorus* e *Pluto*, e outros casos adicionais relatados na literatura precisam ser melhor investigados, pois podem representar apenas associações temporárias formadas quando uma fêmea sem ninho invade e tenta usurpar um ninho alheio. Outras formas de parasitismo intraespecífico, por exemplo roubo de presas em ninhos alheios, ocorrem amplamente entre os Sphecidae, tanto em espécies que apresentam compartilhamento de ninhos, como em espécies que nidificam solitariamente [vide Field (1992)].

Comparação com as abelhas

Dada a proximidade filogenética entre os Sphecidae e as abelhas (Fig. 1) e a grande quantidade de informação acumulada sobre o comportamento social das abelhas, é natural comparar estes dois grupos. É óbvio que qualquer comparação deve ser considerada preliminar, pois há ainda muito a ser aprendido sobre a biologia social dos Sphecidae (isto é também válido para muitos grupos de abelhas). Tal como entre os Sphecidae, o comportamento de compartilhamento de um mesmo ninho por duas ou mais fêmeas evoluiu várias vezes independentemente entre as abelhas (Tab. 2). E da mesma maneira, a maioria dos casos envolve simples compartilhamento do ninho por um número reduzido de fêmeas, sem qualquer forma de diferenciação de castas ou com diferenciação apenas incipiente. Entre os Halictinae, comportamento social parece ter surgido dezenas de vezes independentemente (Michener, 1990).

A maior diferença entre os Sphecidae e as abelhas é a ausência de um grupo comparável às tribos Apini e Meliponini cujas espécies possuem colônias populosas e organização social bastante complexa. Por outro lado, a complexidade das organizações sociais encontradas entre os Philanthinae e a subtribo Spilomenina (Pemphredonini) pode ser considerada equivalente àquela presente nas sociedades da subfamília Halictinae e da tribo Allodapini, os outros dois grupos de abelhas contendo espécies com organização social mais complexa (diferenciação de castas, em alguns casos com diferenças morfológicas acentuadas entre as fêmeas).

Uma outra diferença entre abelhas e Sphecidae refere-se ao número máximo de fêmeas presentes nas associações: a maioria dos Sphecidae sociais posssui colônias com tamanho máximo de quatro a cinco fêmeas e nenhuma espécie possui colônias populosas (mais de 100 indivíduos) como ocorre em vários grupos de abelhas [p. ex. algumas espécies de *Andrena* (Andrenidae), *Lasioglossum* (Halictidae), *Exomalopsis* (Apidae) e os Apini, Bombini e Meliponini (Apidae)]. Associações com mais de 10 fêmeas são conhecidas apenas em poucos Sphecidae e o máximo encontrado não ultrapassa 30 fêmeas (vide *Microstigmus* sp. acima).

Tab. 2. Registros de compartilhamento de ninhos em abelhas[1].

Família	Táxon	Referência
Colletidae	*Hylaeus tricolor*	Sakagami & Zucchi (1978)
	Amphylaeus morosus	Spessa & Schwarz (1994)
Andrenidae	algumas *Andrena*	Archer (1980); Paxton & Tengö (1996)
	vários Panurginae	Rozen (1989); Danforth (1991b)
	Oxaea	Bertoni (1911)
Halictidae	alguns Nomiinae	Wcislo & Engel (1996)
	Nomioides	Batra (1966)
	vários Halictinae	Michener (1990); Danforth & Eickwort (1997)

Família	Táxon	Referência
Megachilidae	alguns Megachilinae	Michener (1974); Garófalo *et al.* (1992)
Apidae	algumas *Xylocopa*	Camilo & Garófalo (1989); Velthuis (1992)
	Allodapini	Schwarz *et al.* (1997)
	algumas *Ceratina*	Sakagami & Maeta (1977, 1995)
	Chalepogenus caeruleus	Claude-Joseph (1926)
	alguns Exomalopsini	Norden *et al.*(1994); Raw (1977); Rozen (1984)
	alguns Eucerini	Rozen (1983); Sakagami & Usui (1976)
	abelhas "corbiculadas"[2]	Michener(1974); Garófalo (1985)

1.Diferentes aspectos da biologia destas abelhas podem ser encontrados em Michener (1974); referências para casos omitidos em Michener (1974) e para estudos adicionais ou casos novos publicados após 1974 são citados na Tab..
2.Este nome é usado para se referir ao grupo contendo os Euglossini, Meliponini, Bombini e Apini.

Wcislo (1992) sugeriu que a suposta maior freqüência de origens independentes de comportamento social entre as abelhas, em comparação aos Sphecidae, poderia estar relacionada a possíveis diferenças entre estes dois grupos quanto aos mecanismos empregados pelas fêmeas para reconhecimento de seus ninhos. Como secreções glandulares são usadas para revestimento do ninho em vários grupos de abelhas, mas aparentemente estão ausentes na maioria dos Sphecidae, Wcislo postulou que a maioria das abelhas exibiria reconhecimento olfativo do ninho, ao passo que, entre os Sphecidae, este tipo de reconhecimento seria raro. Hölldobler & Michener (1980) sugeriram que mecanismos de reconhecimento de parentesco poderiam ter evoluído a partir de outros mecanismos de reconhecimento, por exemplo de ninhos. Dessa maneira, indivíduos emergindo em ninhos contendo secreções glandulares ou outros produtos metabólicos poderiam "aprender" a reconhecer seus parentes a partir do odor do ninho, facilitando a evolução de comportamentos sociais promovidos por seleção de parentes (Wcislo, 1992). Wcislo cita exemplos encontrados entre os Pemphredoninae como evidência para o padrão sugerido: entre as poucas espécies de Sphecidae

investigadas, *Psenulus fuscipennis*, pertencente aos Psenini, uma tribo tradicionalmente colocada dentro de Pemphredoninae (Bohart & Menke, 1976), é a única que exibe reconhecimento olfativo do ninho, e ao mesmo tempo, sabe-se que as fêmeas de *Psenulus* usam secreções glandulares no ninho [vide revisão em Melo (1997)]; coincidentemente, as organizações sociais mais complexas entre os Sphecidae ocorrem entre os Spilomenina (Pemphredonini), um grupo que também usa secreções no ninho.

Porém, existem alguns problemas com este suposto padrão. Primeiro, quando se considera comportamento social na forma de simples compartilhamento de ninhos, os Sphecidae não parecem diferir das abelhas quanto à freqüência com que este comportamento evoluiu independentemente dentro de cada grupo. Entretanto, compartilhamento de ninhos com divisão de trabalho entre fêmeas parece ter evoluído mais vezes entre as abelhas do que entre os Sphecidae. Talvez o padrão sugerido por Wcislo devesse ser restrito aos casos envolvendo divisão de trabalho. Segundo, a tribo Psenini [sensu Bohart & Menke (1976)] não parece ser estreitamente relacionada aos Pemphredonini (Alexander, 1992b; Melo, não publicado) e de qualquer maneira, a secreção de seda usada no revestimento do ninho muito possivelmente evoluiu independentemente em *Psenulus* e em Spilomenina (Melo, 1997). Terceiro, não se conhece nada sobre o reconhecimento de ninhos e de integrantes do mesmo ninho entre as espécies da subtribo Spilomenina. Além disso, guardas em *Cerceris* são capazes de distinguir indivíduos residentes de indivíduos coespecíficos estranhos (vide "Philanthinae" acima) e Pfennig & Reeve (1989) apresentaram resultados experimentais em que fêmeas de *Sphecius speciosus* Drury (Bembecinae) mostram-se menos agressivas em relação a fêmeas vizinhas (nidificando nas proximidades de seus ninhos) do que a fêmeas estranhas (provenientes de outras agregações); não existe nenhuma evidência de que secreções glandulares são usadas no revestimento do ninho nestas espécies [mas, vide Strohm & Linsenmair (1995)].

A ocorrência de parasitismo intraespecífico parece ser mais prevalente entre os Sphecidae do que entre as abelhas (Field, 1992; Wcislo, 1987). Roubo de alimento aprovisionado ou sendo trazido para o ninho, uma das formas mais comuns de parasitismo intraespecífico entre os Sphecidae, praticamente não ocorre entre as abelhas [vide exceções em Camillo *et al.* (1994), Silberbauer (1994) e Watmough (1974)]. Field (1992) sugeriu que a apresentação e estado do pólen armazenado nos ninhos não elicitariam comportamentos de coleta normalmente associados com pólen presente em flores. Parasitas obrigatórios parecem ter evoluído a partir de formas exibindo parasitismo facultativo (intra e/ou interespecífico), o que explicaria o padrão predominante de estreita proximidade filogenética entre parasita e hospedeiro (Field, 1992; Wcislo, 1987; Wcislo & Cane, 1996). Dessa maneira, seria esperado que o parasitismo obrigatório tives-

se surgido mais vezes entre os Sphecidae do que entre as abelhas. Contudo, o padrão encontrado é exatamente o oposto. Apenas três origens independentes são conhecidas entre os Sphecidae: a linhagem ancestral do gênero *Stizoides*, a da tribo Nyssonini [ambos em Bembicinae; vide Evans (1966b)] e possivelmente uma espécie (talvez duas) de *Microstigmus* (Melo, não publicado). *Passaloecus corniger* Shuckard [vide Corbet & Backhouse (1975)] possivelmente represente uma quarta origem. Entre as abelhas, incluindo cleptoparasitas (23 linhagens independentes), parasitas sociais (12 linhagens) e ladrões de alimento (2 linhagens), parasitismo obrigatório parece ter se originado pelo menos 37 vezes independentemente (C. D. Michener, com. pess.).

Explicações para este padrão discrepante precisam levar em conta também que a distribuição de parasitismo obrigatório não é uniforme entre as diferentes linhagens de abelhas (Wcislo & Cane, 1996). Estas diferenças talvez estejam relacionadas a diferenças de plasticidade e/ou variabilidade individual na fisiologia dos ovários entre os diferentes táxons. Parasitas obrigatórios e indivíduos comportando-se como parasitas em algumas espécies com parasitismo intraespecifico, comparados com indivíduos não-parasitas, exibem modificações fisiológicas dos ovários, como maturação simultânea de vários oócitos (Alexander, 1996; Field, 1992; Wcislo, 1987; Wcislo & Cane, 1996). Assim, limites fisiológicos poderiam impedir que determinadas linhagens se especializassem como parasitas. Do mesmo modo, diferenças entre táxons na freqüência de aparecimento de linhagens contendo associações de fêmeas exibindo divisão de trabalho reprodutivo, talvez pudessem ser explicadas, pelo menos parcialmente, pelas mesmas diferenças fisiológicas. Diferenças em hábitos nutricionais devem também ser levadas em consideração, por causa da estreita relação entre tipo de alimento e fecundidade [vide Hunt (1994)]. Alterações na fisiologia ovariana estão envolvidas na maior parte dos mecanismos conhecidos de determinação de castas e são aspectos centrais em muitos modelos de evolução de divisão de trabalho reprodutivo (e.g., West-Eberhard, 1987; Hunt, 1994). Esta poderia ser uma explicação para o padrão apresentado por Alexander (1987) de que parasitismo obrigatório (cleptoparasitismo e parasitismo social) tende a evoluir com maior freqüência entre táxons em que sociedades com divisão de trabalho evoluíram várias vezes. Apenas casos de cleptoparasitismo devem ser levados em consideração, uma vez que parasitismo social, por definição, pressupõe a existência de sociedades com divisão de trabalho e, como discutido acima, os sistemas parasita-hospedeiro envolvem, em geral, táxons estreitamente relacionados.

Evolução do comportamento social nos Sphecidae

Como a maior parte da grande diversidade em formas de comportamento social nos Hymenoptera envolve interações entre fêmeas adultas comparti-

lhando um mesmo ninho, o entendimento da evolução destas formas de comportamento social corresponde em grande parte à compreensão das condições e processos que fazem com que diferentes indivíduos venham a compartilhar um ninho. Em uma dada população, associações de adultos em um mesmo ninho podem ser formadas basicamente por indivíduos entrando (ou invadindo) e sendo aceitos (ou forçando permanência) em ninhos ativos alheios, pela permanência e reutilização simultânea do ninho natal por pelo menos dois descendentes, ou ambos os processos ocorrendo simultaneamente. Uma quarta maneira seria mediante a migração coordenada de vários indivíduos a partir do ninho materno para fundarem em cooperação um novo ninho (i.e. um processo de enxameagem). Entre os Apoidea, este processo parece estar restrito a grupos com organizações sociais mais complexas, como as abelhas das tribos Apini e Meliponini, embora um processo semelhante pareça ocorrer na abelha *Exoneura bicolor* Smith (Melna & Schwarz, 1994). Um resultado semelhante a este poderia ser obtido também por aceitação preferencial de migrantes vindos do mesmo ninho natal e/ou por associação preferencial a ninhos de fêmeas aparentadas, porém não se conhece nenhum Sphecidae com este tipo de formação de colônias.

Adoção de ninhos alheios e compartilhamento de ninhos

O comportamento de entrada em (ou invasão de) ninhos ativos alheios e conseqüentemente a formação de uma associação, em geral temporária, entre duas ou mais fêmeas tem sido explicado como: (1) um produto secundário do comportamento alternativo de adoção de cavidades pré-existentes (em contraposição ao comportamento de excavação de um ninho novo) e uma incapacidade por parte das vespas de distinguirem entre ninhos ativos e abandonados (Brockmann & Dawkins, 1979); (2) uma estratégia de dispersão de risco, i.e. uma fêmea tenderia a construir células de cria em vários ninhos diferentes, em vez de concentrá-las em um único ninho e correr o risco de perder todo o seu investimento caso seu único ninho seja completamente destruído (Alcock, 1975); (3) uma forma de parasitismo intraespecífico (p.ex. Field & Foster, 1995); (4) uma forma de mutualismo (p.ex. Lin & Michener, 1972; Willmer, 1985).

Algumas destas hipóteses não são mutuamente exclusivas, como por exemplo (1) e (2), e muitas vezes podem explicar em conjunto a variação comportamental observada em uma dada população. O emprego da estratégia de adoção de cavidades pré-existentes, especialmente ninhos abandonados de indivíduos coespecíficos, parece ser uma explicação satisfatória para a presença de comportamento social em *Sphex ichneumoneus* (Brockmann & Dawkins, 1979; Brockmann *et al.*, 1979) e possivelmente em algumas espécies de *Cerceris*. Por exemplo, McCorquodale (1989a) mostrou que, em *Cerceris antipodes*, a freqüência de construção de ninhos é maior quando o solo esta úmido, portanto

mais fácil de ser excavado, e que irrigação de parcelas da aréa de nidificação causa um aumento significativo de fundação de ninhos nestas parcelas; este autor concluiu que o alto custo envolvido na fundação de ninhos em solos duros promoveria comportamentos alternativos como procura e adoção de ninhos alheios.

Wcislo *et al.* (1985) apresentam evidência, derivada da distribuição entre ninhos da taxa de parasitismo, de que a estratégia de dispersão de risco poderia ser uma explicação para a manutenção de comportamento social em *Crabro cribrellifer*. O uso de uma estratégia mista, i.e. adoção de cavidades pré-existentes combinada com dispersão de risco, poderia ser uma explicação mais completa, principalmente quando se considera que a adoção de ninhos abandonados compensaria o custo envolvido na construção de um novo ninho caso uma estratégia pura de dispersão de risco fosse adotada (Jang *et al.*, 1996).

Por outro lado, os dados obtidos por Field & Foster (1995) não suportam o emprego de uma estratégia de adoção de cavidades pré-existentes e/ou de dispersão de risco em *Cerceris arenaria*. Field (1994) apresenta evidência de que fêmeas sem ninho não adotam buracos aleatoriamente; pelo contrário, estas fêmeas tendem a preferir ninhos ativos, com um número maior de presas acumuladas e em que a fêmea ocupando o ninho esteja momentaneamente ausente. Field & Foster concluem que estas fêmeas são usurpadoras e que o comportamento social em *C. arenaria* é derivado, portanto, de parasitismo intraespecífico. Parasitismo intraespecífico na forma de usurpação de ninhos ocorre amplamente entre os Sphecidae e também em várias espécies de abelhas e de outros grupos de vespas [vide Brockmann & Dawkins (1979), Wcislo (1987) e Field (1992)] e sua ocorrência pode ser uma explicação para outros casos de compartilhamento de ninhos relatados na literatura.

Mutualismo, principalmente na forma de cooperação na defesa contra parasitas e predadores, tem sido implicado na formação de associações de fêmeas entre os Hymenoptera (p.ex. Lin & Michener, 1972). Entre os Sphecidae, não são conhecidos casos de associações formadas exclusivamente por indivíduos provenientes de ninhos diferentes e mantidas por mutualismo, embora estudos futuros possam revelar que associações deste tipo ocorram, por exemplo, em alguns Philanthinae e Crabronini.

Reutilização e compartilhamento do ninho natal

O segundo processo de formação de associações-permanência e reutilização simultânea do ninho natal-ocorre em vários grupos de Sphecidae. Em muitos casos, por exemplo em várias espécies de *Cerceris*, os grupos formados desta maneira não são completamente fechados e um número variável de indivíduos vindos de outros ninhos torna-se associado a eles. Porém, algumas espé-

cies podem formar grupos familiares fechados onde indivíduos vindos de outros ninhos são extremamente raros, como em *Microstigmus nigrophthalmus* (Melo, não publicado), ou aparentemente ausentes, como em *Trypoxylon fabricator* (Gobbi *et al.*, 1991). A explicação mais plausível para a ocorrência de reutilização do ninho natal seria de natureza econômica, ou seja, uma vespa exibindo este comportamento poderia estar economizando tempo e recursos que seriam gastos na procura de um local de nidificação e na construção de um novo ninho (p.ex. Alcock, 1980; McCorquodale, 1989a), bem como diminuindo o risco de morrer antes de reproduzir.

Primeiro, porém, o tipo de ninho vai determinar se sua reutilização é possível e/ou economicamente vantajosa (Matthews, 1991). A reutilização tem sido observada em todos os tipos básicos de ninhos (subterrâneos; excavados ou em cavidades pré-existentes em madeira ou gravetos; ninhos expostos de barro, fibras vegetais, etc.). Embora seja esperado que diferentes tipos de ninhos difiram quanto à freqüência com que são reutilizados, não existe nenhum estudo sistemático avaliando esta questão. Células velhas em ninhos subterrâneos em geral não são reutilizadas e células novas tem que ser excavadas, muitas vezes em maior profundidade (e.g., Evans, 1973; Evans & Hook, 1982b), o que possivelmente aumenta os custos de reutilização. Ninhos expostos talvez sejam reutilizados com mais freqüência, uma vez que o material de construção e o local onde estes ninhos são construídos podem torná-los mais resistentes ou duradouros, ou porque células usadas seriam mais fáceis de limpar e/ou reparar, ou teriam menos contaminação por fungos. Além disso, o uso de materiais mais resistentes e supostamente mais caros energeticamente (e.g., secreções glandulares) poderia tornar o reuso destes ninhos mais vantajoso. Neste caso, o ninho constituíria uma "herança" (Myles, 1988) ou uma forma de cuidado maternal prolongado (i.e. cuidado extendido à fase adulta dos descendentes). Em *Microstigmus nigrophthalmus* por exemplo, o primeiro indivíduo produzido pela fêmea fundadora quase invariavelmente é uma fêmea [para o segundo descendente, a razão sexual é de 1:1 (fêmea:macho) e para o terceiro, 5:1 (Melo, não publicado)]; isto poderia ser visto como uma estratégia para assegurar a reutilização do ninho.

O ponto mais relevante, contudo, refere-se às possíveis explicações para a reutilização simultânea do ninho natal. Uma razão seria se um descendente pode se beneficiar, talvez dois ou mais também possam, principalmente quando o tipo de ninho permite sua expansão. Contudo, em algumas espécies, p. ex. *Philanthus gibbosus* (Evans, 1973), apenas uma fêmea retém a posse do ninho natal. As desvantagens associadas a uma possível competição entre os descendentes, bem como uma alta incidência de fatores de mortalidade que causem a destruição de todos os indivíduos presentes em um dado ninho, podem anular as vantagens econômicas da reutilização. Por outro lado, vantagens adicionais as-

sociadas diretamente à presença de mais de uma fêmea no ninho podem direcionar para o compartilhamento do ninho.

A vantagem mais comumente invocada é uma defesa mais eficiente contra predadores e parasitas (Lin & Michener, 1972). McCorquodale (1989c) mostrou que incrementos no número de fêmeas usando o mesmo ninho correspondem a incrementos na defesa contra mutilídeos e formigas; o maior incremento relativo foi encontrado entre ninhos ocupados por uma e ninhos ocupados por duas fêmeas. Danforth *et al.* (1996) sugeriram que a hipótese de um "seguro reprodutivo" (*assured fitness returns*) proposta por Gadagkar (1990) poderia ser extendida também a grupos sem divisão de trabalho reprodutivo, inclusive aqueles formados por indivíduos com baixo parentesco ou não-aparentados. Nestas condições, a morte de uma fêmea não implicaria necessariamente que sua progênie ficaria desprotegida, pois indivíduos remanescentes no grupo poderiam continuar fornecendo proteção indireta. A facilitação e/ou economia de trabalho causada pela presença de mais de uma fêmea na excavação adicional ou construção de novas paredes do ninho também pode ser considerada uma outra vantagem (e.g., Andersson, 1984).

Portanto, seria esperado que estes grupos aumentassem de tamanho, possivelmente até um limite determinado pelo nível de interferência mútua (p.ex. competição por células), e que não permanecessem fechados, i.e. indivíduos vindos de outros ninhos seriam aceitos. Porém, caso o número de indivíduos produzidos no próprio ninho seja suficiente para saturá-lo ou caso a entrada de indivíduos não-residentes aumente as chances de parasitismo intraespecífico, pode ser que este tipo de associação permaneça fechada. Grupos favorecidos pela ocorrência de cooperação (mutualismo) entre seus membros e formados por indivíduos reutilizando o ninho natal e indivíduos vindos de outros ninhos parecem ocorrer em algumas espécies de *Cerceris*, por exemplo *C. watlingensis* (Elliot *et al.*, 1986), e possivelmente devem ocorrer também entre os Crabronini e talvez entre os Pemphredonini. Em outras espécies de *Cerceris*, contudo, a entrada de indivíduos não-residentes parece ser impedida por fêmeas residentes guardando a entrada do ninho (vide "Philanthinae").

Pouca atenção tem sido dada a este tipo de associação, muitas vezes denominadas comunais (e.g., Michener, 1969), principalmente por causa da expectativa de que o suposto baixo parentesco genético entre seus membros não favoreceria a evolução de comportamentos sociais mais complexos, particularmente divisão de trabalho reprodutivo e também porque estas associações são muitas vezes consideradas evolutivamente instáveis (e.g., Sakagami & Zucchi, 1978; West-Eberhard, 1978; Gobbi *et al.*, 1991). Em sua seqüência de estágios na evolução de dominância reprodutiva e de castas entre as vespas, West-Eberhard (1978) havia postulado a presença de um estágio intermediário-grupos de fêmeas compartilhando um mesmo ninho e sem divisão de trabalho reprodutivo-

entre o estágio de nidificação solitária e o estágio de nidificação em grupo com divisão de trabalho. Entre os Vespidae sociais, Carpenter (1989) não encontrou evidência para este estágio intermediário e concluiu que divisão de trabalho parece ter evoluído ao mesmo tempo que o compartilhamento de ninhos. Por outro lado, estudos recentes em algumas espécies de abelhas sugerem que este tipo de associação parece ser evolutivamente estável e não constituiria uma forma intermediária de organização social (Danforth *et al.*, 1996); Eickwort (1981) já havia proposto esta hipótese. Independentemente dos tipos de vantagens associados a estes grupos de fêmeas, sua estabilidade parece depender da ausência de comportamento parasítico por parte de quaisquer de seus membros. Wcislo & Cane (1996) sugerem exatamente o contrário ao afirmarem que comportamento comunal em alguns táxons de abelhas poderia dificultar a evolução de parasitas obrigatórios a partir destes táxons.

Divisão de trabalho reprodutivo

O grande interesse no estudo da evolução dos insetos sociais, contudo, não deriva do comportamento de simples compartilhamento de ninhos, mas das formas elaboradas de divisão de trabalho presente em algumas de suas sociedades, principalmente por se considerar que explicações para a manutenção evolutiva destas formas de organização social requerem modificações da teoria de seleção natural agindo ao nível do indivíduo. Muito tem se discutido e especulado sobre a evolução das várias formas de divisão de trabalho reprodutivo dentro de sociedades de organismos multicelulares, particularmente entre os Hymenoptera (e.g., Alexander *et al.* 1991; Andersson, 1984; Choe & Crespi, 1997; Crespi, 1996; Gadagkar, 1990, 1996; Hamilton, 1964, 1972; Matthews, 1991; Queller, 1996; Seger, 1991; West-Eberhard, 1978, 1987; Wilson, 1971), mas apenas alguns pontos serão abordados aqui.

Um problema levantado recentemente refere-se à proposição de uma definição mais precisa para o conceito de divisão de trabalho reprodutivo, especialmente uma definição operacional ampla que poderia ser usada independente do táxon sendo investigado (Costa & Fitzgerald, 1996; Crespi & Yanega, 1995; Gadagkar, 1994; Sherman *et al.* 1995; Wcislo, 1997). Uma maneira de contornar este problema seria individualizando cada um dos componentes comportamentais que em conjunto definiriam um padrão geral de divisão de trabalho [vide Wcislo (1997)]. Os padrões de divisão de trabalho entre diferentes táxons poderiam então ser avaliados através de um estudo comparativo destes componentes. Uma limitação no emprego desta abordagem ocorreria quando os táxons sendo investigados diferissem drasticamente nos componentes comportamentais de modo que não fosse possível estabelecer homologia ou alguma forma de analogia entre os componentes. Por exemplo, diferenças entre táxons quanto ao es-

tágio ontogenético em que a divisão de trabalho se expressa podem resultar em padrões completamente distintos.

Entre os Sphecidae, evidências para a ocorrência de divisão de trabalho reprodutivo são bastante limitadas e formas mais extremas de divisão (presença de fêmeas aparentemente estéreis) são conhecidas apenas em algumas espécies de *Microstigmus* (vide "Pemphredonini" acima). Alguns autores, por exemplo Alexander *et al.* (1991), têm sugerido que a ocorrência de divisão de trabalho em sociedades formadas por fêmeas de uma mesma geração (muitas vezes irmãs) não teria tido nenhum papel na evolução de sociedades matrifiliais com divisão de trabalho, como as exibidas por *Microstigmus comes*. Estes autores sugerem um cenário inverso em que sociedades matrifiliais teriam evoluído primeiro, diretamente de formas solitárias, e que associações de fêmeas de uma mesma geração compartilhando o ninho natal seriam um produto secundário. Contudo, em *Microstigmus*, embora não existam estudos detalhados da organização social da maioria das espécies envolvidas, o padrão encontrado (Melo, não publicado) parece seguir o modelo sugerido por West-Eberhard (1978) e corroborado para os Vespidae sociais pela análise de Carpenter (1989) em que as espécies com sociedades matrifiliais ocupam posições derivadas dentro do cladograma e são precedidas por espécies com organização social possivelmente similar à encontrada em *M. nigrophthalmus*. Nesta espécie, há evidência para a ocorrência de divisão de trabalho entre fêmeas da mesma geração (Tab. 1), e apesar de ocorrer sobreposição de gerações por um período médio de um mês (até um máximo de até três meses), não há evidência de que os descendentes da fêmea fundadora se comportem como seus subordinados (Melo, não publicado).

Em algumas espécies de *Cerceris*, a possibilidade de que a divisão entre fêmeas aprovisionadoras e não-aprovisionadoras corresponda a uma divisão permanente de trabalho reprodutivo precisa também ser investigada. Uma resposta para este problema requer a observação do comportamento ocorrendo dentro dos ninhos [vide exemplos de técnicas para construção de ninhos de observação em Danforth (1991b), Simon-Thomas & Veenendaal (1978) e Strohm & Linsenmair (1995)].

Conclusões

Como enfatizado por Matthews (1991), bem como pode ser concluído da presente revisão, o estudo da evolução das diferentes formas de comportamento social entre os Sphecidae tem ainda muito caminho a percorrer. Aspectos básicos da biologia da maioria dos Sphecidae sociais continuam ainda desconhecidos, tanto para espécies ocorrendo em regiões temperadas (e.g., alguns Crabronini), quanto para aquelas de regiões tropicais.

Estudos futuros deveriam não só investigar o papel das possíveis forças evolutivas (i.e. parâmetros específicos de um dado modelo teórico) na origem e manutenção das características sociais de uma dada espécie, mas também deveriam procurar se beneficiar do uso do método comparativo para produzir padrões filogenéticos mais amplos e mais acurados da distribuição destas mesmas características sociais sendo investigadas. Desse modo, a distribuição predita com base nestes modelos teóricos poderia ser testada contra o padrão filogenético produzido [vide p.ex. Carpenter (1989); Ross & Carpenter (1991)]. Outro aspecto importante do uso do método comparativo é que variáveis associadas a fatores não contemplados por modelos teóricos correntes, mas mesmo assim consideradas relevantes com base em outras considerações teóricas, podem ter sua distribuição filogenética avaliada, sendo que a explicação dos novos padrões gerados poderá requerer a formulação de novas teorias ou alterações nas teorias em uso.

Agradecimentos

Gostaria de dedicar este trabalho à memória de Byron A. Alexander, professor, orientador acadêmico e amigo; gostaria também de agradecê-lo postumamente pela discussão de alguns tópicos aqui abordados e pelo empréstimo de referências. Agradeço também a R. P. Martins pelo convite para participar deste volume especial, pela paciência ao esperar pela finalização deste manuscrito e por suas sugestões ao texto; a C. D. Michener pelo empréstimo de referências e revisão do "Abstract"; a W. T. Wcislo pelo envio de cópia de um de seus manuscritos no prelo e pela discussão de alguns tópicos; a M. J. West-Eberhard pelo apoio durante parte de minha visita à Costa Rica; a L. A. O. Campos pelo apoio e orientação durante meus estudos em Viçosa (Minas Gerais); a R. W. Matthews pela colaboração nos estudos da filogenia de *Microstigmus*; a C. R. F. Brandão pela revisão do manuscrito; ao CNPq pelo apoio financeiro (Processo 200233/92).

Referências bibliográficas

Alcock, J. 1975. Social interactions in the solitary wasp *Cerceris simplex* (Hymenoptera: Sphecidae). *Behaviour* 54: 142- 152.

Alcock, J. 1980. Communal nesting in an Australian solitary wasp, *Cerceris antipodes* Smith (Hymenoptera, Sphecidae). *Journal of the Australian Entomological Society* 19: 223-228.

Alcock, J. 1982. Nest usurpation and sequential nest occupation in the digger wasp *Crabro monticola* (Hymenoptera: Sphecidae). *Canadian Journal of Zoology* 60: 921-925.

Alexander, B. A. 1987. Eusociality and parasitism in nest-provisioning insects, p. 387. *In:* Eder, J. & Rembold, H. (eds.), *Chemistry and Biology of Social Insects*, Verlarg J. Peperny, Munique.

Alexander, B. A. 1992a. A cladistic analysis of the subfamily Philantinae (Hymenoptera: Sphecidae). *Systematic Entomology* 17: 91- 108.

Alexander, B. A. 1992b. An exploratory analysis of cladistic relationships within the superfamily Apoidea, with special reference to sphecid wasps (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research* 1: 25-61.

Alexander, B. A. 1996. Comparative morphology of the female reproductive system of nomadine bees (Hymenoptera: Apidae: Nomadinae). *Memoirs of the Entomological Society of Washington* 17: 14-35.

Alexander, R. D.; Noonan, K. M. & Crespi, B. J. 1991. The evolution of eusociality, pp. 3-44. *In:* Sherman, P. W.; Jarvis, J. U. M. & Alexander, R. D. (eds.), *The Biology of the Naked Mole-Rat*, Princeton Univ. Press, Princeton.

Andersson, M. 1984. The evolution of eusociality. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 165-189.

Archer, M. E. 1980. (1979), A communal colony of *Andrena jacobi* Perkins (Hym. , Andrenidae). *Entomologist's Monthly Magazine* 115: 19-20.

Batra, S. W. T. 1966. Nests and social behavior of halictine bees of India (Hymenoptera: Halictidae). *Indian Journal of Entomology* 28: 375-393.

Bertoni, A. W. 1911. Contribución á la biología de las avispas y abejas del Paraguay. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 22: 97-146.

Bohart, R. M. & Menke, A. S. 1976. *Sphecid Wasps of the World.* University of California Press, Berkeley.

Bowden, J. 1964. Notes on the biology of two species of *Dasyproctus* Lep. and Br. in Uganda (Hymenoptera: Sphegidae). *Journal of the Entomological Society of Southern Africa* 26: 425-437.

Bristowe, W. S. 1925. Notes on the habits of insects and spiders in Brazil. *Transactions of the Entomological Society of London* 1924: 475-504.

Bristowe, W. S. 1948. Notes on the habits and prey of twenty species of British hunting wasps. *Proceedings of the Linnean Society of London* 160: 12-37.

Brockmann, H. J. & Dawkins, R. 1979. Joint nesting in a digger wasp as an evolutionary stable preadaptation to social life. *Behaviour* 71: 203-245.

Brockmann, H. ; Grafen, A. & Dawkins, R. 1979. Evolutionary stable nesting strategy in a digger wasp. *Journal of Theoretical Biology* 77: 473-496.

Brothers, D. J. & Carpenter, J. M. 1993. Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research* 2: 227-304.

Byers, G. W. 1978. Nests, prey, behavior and development of *Cerceris halone* (Hymenoptera: Sphecidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 51: 818-831.

Camillo, E. & Garófalo, C. A. 1989. Social organization in reactivated nests of three species of *Xylocopa* (Hymenoptera, Anthophoridae) in southeastern Brasil. *Insectes Sociaux* 36: 92-105.

Camillo, E. ; Garófalo, C. A. & Serrano, J. C. 1994. Nesting activities and nest reuse of *Lithurge huberi* (Hymenoptera, Megachilidae). *Revista Brasileira de Biologia* 54: 183-194.

Carpenter, J. M. 1989. Testing scenarios: wasp social behavior. *Cladistics* 5: 131-144.

Carvalho, L. M. & Zucchi, R. 1989a. Agregado de ninhos de *Spilomena* sp (Hymenoptera, Sphecidae, Pemphredominae [sic]) na região de Ribeirão Preto -Brasil. *Revista Brasileira de Biologia* 49: 793-797.

Carvalho, L. M. & Zucchi, R. 1989b. Aspectos fenológicos de *Spilomena* sp (Hymenoptera, Sphecidae, Pemphredoninae). *Revista Brasileira de Biologia* 49: 799-807.

Choe, J. C. & Crespi, B. J. 1997. *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Claude-Joseph, F. 1926. Recherches biologiques sur les hyménoptères du Chili (Mellifères). *Annales des Sciences Naturelles* (*Zoologie*) 9: 114-268.

Claude-Joseph, F. 1928. Recherches biologiques sur les prédateurs du Chili. *Annales des Sciences Naturelles* (*Zoologie*) 11: 67-207.

Corbet, S. A. & Backhouse, M. 1975. Aphid-hunting wasps: a field study of *Passaloecus*. *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 127: 11-30.

Costa, J. T. & Fitzgerald, T. D. 1996. Developments in social terminology: semantic battles in a conceptual war. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 285-289.

Crespi, B. J. 1996. Comparative analysis of the origins and losses of eusociality: causal mosaics and historical uniqueness, pp. 253-287. *In:* Martins, E. P. (ed.), *Phylogenies and the Comparative Method in Animal Behavior*. Oxford Univ. Press, New York.

Crespi, B. J. & Yanega, D. 1995. The definition of eusociality. *Behavioral Ecology* 6: 109-115.

Danforth, B. N. 1991a. The morphology and behavior of dimorphic males in *Perdita portalis* (Hymenoptera: Andrenidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 29: 235-247.

Danforth, B. N. 1991b. Female foraging and intranest behavior of a communal bee, *Perdita portalis* (Hymenoptera: Andrenidae). *Annals of the Entomological Society of America* 84: 537-548.

Danforth, B. N. & Eickwort, G. C. 1997. The evolution of social behavior in the augochlorine sweat bees (Hymenoptera: Halictidae) based on the phylogenetic analysis of the genera, pp. 270-289. *In:* Choe, J. C. & Crespi, B. J. (eds.), *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*, Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Danforth, B. N. ; Neff, J. L. & Barretto-Ko, P. 1996. Nestmate relatedness in a communal bee, *Perdita texana* (Hymenoptera: Andrenidae), based on DNA fingerprinting. *Evolution* 50: 276-284.

Ducke, A. 1907. Nouveau genre de Sphégides. *Annales de la Société Entomologique de France* 76: 28-30.

Eberhard, W. G. 1972. Altruistic behavior in a sphecid wasp: support for kin-selection theory. *Science* 172: 1390-1391.

Eberhard, W. G. 1974. The natural history and behaviour of the wasp *Trigonopsis cameronii* Kohl (Sphecidae). *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 125: 295-328.

Eickwort, G. C. 1981. Presocial insects, pp. 199-280. *In:* Hermann, H. R. (ed.), *Social Insects*, vol. 2. Academic Press, New York.

Elliott, N. B. & Elliot, W. M. 1987. Nest usurpation by females of *Cerceris cribrosa* (Hymenoptera: Sphecidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 60: 397-402.

Elliott, N. B. ; Elliott, W. M. & Salbert, P. 1981. Nesting behavior of *Cerceris zonata* (Hymenoptera: Philanthidae). *Annals of the Entomological Society of America* 74: 127-129.

Elliott, N. B. ; Shlotzhauer, T. & Elliott, W. M. 1986. Nest use by females of the presocial wasp *Cerceris watlingensis* (Hymenoptera: Sphecidae). *Annals of the Entomological Society of America* 79: 994-998.

Evans, H. E. 1964. Observations on the nesting behavior of *Moniaecera asperata* (Fox) (Hymenoptera, Sphecidae, Crabroninae) with comments on communal nesting in solitary wasps. *Insectes Sociaux* 11: 71-78.

Evans, H. E. 1966a. The behavior patterns of solitary wasps. *Annual Review of Entomology* 11: 123-154.

Evans, H. E. 1966b. *The Comparative Ethology and Evolution of the Sand Wasps*. Harvard Univ. Press, Cambridge (Mass.).

Evans, H. E. 1973. Burrow sharing and nest transfer in the digger wasp *Philanthus gibbosus* (Fabricius). *Animal Behaviour* 21: 302-308.

Evans, H. E. 1989. Further studies on the systematics and nesting behavior of eastern Australian *Cerceris* wasps (Hymenoptera: Sphecidae). *Transactions of the American Entomological Society* 114: 1-13.

Evans, H. E. & Hook, A. W. 1982a. Communal nesting in Australian *Cerceris* digger wasps, pp. 159-163. *In:* Breed, M. D.; Michener, C. D. & Evans, H. E. (eds.), *The Biology of Social Insects*, Westview Press, Boulder (Colorado).

Evans, H. E. & Hook, A. W. 1982b. Communal nesting in the digger wasp *Cerceris australis* (Hymenoptera: Sphecidae). *Australian Journal of Zoology* 30: 557-568.

Evans, H. E. & Hook, A. W. 1986. Nesting behavior of Australian *Cerceris* digger wasps, with special reference to nest reutilization and nest sharing (Hymenoptera, Sphecidae). *Sociobiology* 11: 275-302.

Evans, H. E. & Matthews, R. W. 1973. Observations on the nesting behavior of *Trachypus petiolatus* (Spinola) in Colombia and Argentina (Hymenoptera: Sphecidae: Philanthini). *Journal of the Kansas Entomological Society* 46: 165-175.

Evans, H. E. ; Matthews, R. W. ; Alcock, J. & Fritz, M. A. 1976. Notes on the nests and prey of two subspecies of *Cerceris rufimana* Taschenberg (Hymenoptera: Sphecidae: Cercerini). *Journal of the Kansas Entomological Society* 49: 126-132.

Evans, H. E. & West-Eberhard, M. J. 1970. *The Wasps*. University of Michigan Press, Ann Arbor.

Field, J. 1992. Intraspecific parasitism as an alternative reproductive tactic in nest-building wasps and bees. *Biological Review* 67: 79-126.

Field, J. 1994. Selection of host nests by intraspecific nest-parasitic digger wasps. *Animal Behaviour* 48: 113-118.

Field, J. & Foster, W. A. 1995. Nest co-occupation in the digger wasp *Cerceris arenaria*: cooperation or usurpation? *Animal Behaviour* 50: 99-112.

Gadagkar, R. 1990. Evolution of eusociality: the advantage of assured fitness returns. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 329: 17-25.

Gadagkar, R. 1994. Why the definition of eusociality is not helpful to understand its evolution and what should we do about it. *Oikos* 70: 485-488.

Gadagkar, R. 1996. The evolution of eusociality, including a review of the social status of *Ropalidia marginata*, pp. 248-271. *In:* Turillazz,i S. & West-Eberhard, M. J. (eds.), *Natural History and Evolution of Paper-Wasps*, Oxford Univ. Press, New York.

Garófalo, C. A. 1985. Social structure of *Euglossa cordata* nests (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). *Entomologia Generalis* 11: 77-83.

Garófalo, C. A. ; Camillo, E. ; Campos, M. J. O. & Serrano, J. C. 1992. Nest reuse and communal nesting in *Microthurge corumbae* (Hymenoptera, Megachilidae), with special reference to nest defense. *Insectes Sociaux* 39: 30 1-311.

Gess, S. K. & Gess, F. W. 1989. Notes on nesting behaviour in *Bembix bubalus* Handlirsch in southern Africa with the emphasis on nest sharing and reacti-

on to nest parasites (Hymenoptera: Sphecidae). *Annals of the Cape Provincial Museums (Natural History)* 18: 151-160.

Gobbi, N. ; Sakagami, S. F. & Zucchi, R. 1991. Nesting biology of a quasisocial sphecid wasp *Trypoxylon fabricator*. II. Life history of nests and adult behaviors on nests. *Japanese Journal of Entomology* 59: 37-51.

Grandi, G. 1961. Studi di un entomologo sugli imenotteri superiori. *Bollettino dell'Istituto di Entomologia dell'Università degli studi di Bologna* 25: 1-659.

Hamilton, W. D. 1964. The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology* 7: 1-52.

Hamilton, W. D. 1972. Altruism and related phenomena, mainly in social insects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3: 193-232.

Hamm, A. H. & Richards, O. W. 1926. The biology of the British Crabronidae. *Transactions of the Entomological Society of London* 1926: 297-331.

Harris, A. C. 1994. *Sphecidae (Insecta: Hymenoptera).* Fauna of New Zealand, No. 32. Manaaki Whenua Press, Lincoln (Nova Zelândia). 106. p.

Hölldobler, B. & Michener, C. D. 1980. Mechanisms of identification and discrimination in social Hymenoptera, pp. 35-58. *In:* Markl, H. (ed.), *Evolution of Social Behavior: Hypotheses and Empirical Tests*, Verlag Chemie, Weinheim.

Hook, A. W. 1987. Nesting behavior of Texas *Cerceris* digger wasps with emphasis on nest reutilization and nest sharing (Hymenoptera: Sphecidae). *Sociobiology* 13: 93-118.

Hunt, J. H. 1994. Nourishment and social evolution in wasps *sensu lato*, pp. 211-244. *In:* Hunt, J. H. & Nalepa, C. A. (eds.), *Nourishment and Evolution in Insect Societies*, Westview Press, Boulder.

Iwata, K. 1964. Bionomics of non-social wasps in Thailand, pp. 323-383. *In:* Kira, T. & Umesao, T. (eds.), *Nature and Life in Southeast Asia*, vol. III, Fauna and Flora Research Society, Kyoto.

Iwata, K. 1976. *Evolution of Instinct: Comparative Ethology of Hymenoptera.* Amerind Publishing Co. , New Delhi.

Iwata, K. & Yoshikawa, K. 1964. Biological records on two Saltatoria-hunters of the genera *Dicranorhina* and *Gastrosericus* in Thailand (Hymenoptera,

Sphecidae, Larrinae), pp. 385-390. *In:* Kira, T. & Umesao, T. (eds.), *Nature and Life in Southeast Asia*, vol. III, Fauna and Flora Research Society, Kyoto.

Jang, Y. ; Wuellner, C. T. & Scott, C. S. 1996. Floating and fidelity in nest visitation by *Crawfordapis luctuosa* (Hymenoptera: Colletidae). *Journal of Insect Behavior* 9: 493-504.

Krombein, K. V. 1960. Biological notes on several southestern ground-nesting wasps. *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society* 55: 75-79.

Krombein, K. V. 1981. Biosystematic studies of Ceylonese wasps, VIII: A monograph of the Philanthidae (Hymenoptera: Sphecoidea). *Smithsonian Contributions to Zoology* 343: 1-75.

Kukuk, P. F. & Schwarz, M. P. 1988. Macrocephalic male bees as functional reproductives and probable guards. *Pan-Pacific Entomologist* 64: 131-137.

Kurczewski, F. E. & Miller, R. C. K 1984. Observations on the nesting of three species of *Cerceris* (Hymenoptera: Sphecidae). *Florida Entomologist* 67: 146-155.

Lin, N. & Michener, C. D. 1972. Evolution of sociality in insects. *Quarterly Review of Biology* 47: 131-159.

Lomholdt, O. 1982. On the origin of the bees (Hymenoptera: Apidae, Sphecidae). *Entomologica Scandinavica* 13: 185-190.

Matthews, R. W. 1968a. *Microstigmus comes*: sociality in a sphecid wasp. *Science* 160: 787-788.

Matthews, R. W. 1968b. Nesting biology of the social wasp *Microstigmus comes* (Hymenoptera: Sphecidae, Pemphredoninae). *Psyche* 75: 23-45.

Matthews, R. W. 1970. A new thrips-hunting *Microstigmus* from Costa Rica (Hymenoptera: Sphecidae, Pemphredoninae). *Psyche* 77: 120-126.

Matthews, R. W. 1991. Evolution of social behavior in sphecid wasps, pp. 570-602. *In:* Ross, K. G. & Matthews, R. W.(eds.), *The Social Biology of Wasps*, Comstock, Ithaca.

Matthews, R. W. 1996. *Microstigmus krombeini*: a new gregarious nester from Colombia (Hymenoptera: Sphecidae: Pemphredoninae). *Memoirs of the Entomological Society of Washington* 17: 119-124.

Matthews, R. W. & Evans, H. E. 1971. Biological notes on two species of *Sericophorus* from Australia (Hymenoptera: Sphecidae). *Psyche* 77: 413-429.

Matthews, R. W. & Naumann, I. D. 1989. Nesting biology and taxonomy of *Arpactophilus mimi*, a new species of social sphecid (Hymenoptera: Sphecidae) from northern Australia. *Australian Journal of Zoology* 36: 585-597.

Matthews, R. W. & Starr, C. K. 1984. *Microstigmus comes* wasps have a method of nest construction unique among social insects. *Biotropica* 16: 55-58.

McCorquodale, D. B. 1988. Relatedness among nestmates in a primitively social wasp, *Cerceris antipodes* (Hymenoptera: Sphecidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 23: 40 1-406.

McCorquodale, D. B. 1989a. Soil softeness, nest initiation and nest sharing in the wasp, *Cerceris antipode* (Hymenoptera: Sphecidae). *Ecological Entomology* 14: 191-196.

McCorquodale, D. B. 1989b. Nest sharing, nest switching, longevity and overlap of generations in *Cerceris antipodes* (Hymenoptera: Sphecidae). *Insectes Sociaux* 36: 42-50.

McCorquodale, D. B. 1989c. Nest defense in single-and multifemale nests of *Cerceris antipodes* (Hymenoptera: Sphecidae). *Journal of Insect Behavior* 2: 267-276.

McCorquodale, D. B. 1990. Oocyte development in the primitively social wasp, *Cerceris antipodes* (Hymenoptera Sphecidae). *Ethology, Ecology and Evolution* 2: 345-361.

McCorquodale, D. B. & Naumann, I. D. 1988. A new Australian species of communal ground nesting wasp, in the genus *Spilomena* Shuckard (Hymenoptera: Sphecidae: Pemphredoninae). *Journal of the Australian Entomological Society* 27: 221-231.

Melna, P. A. & Schwarz, M. P. 1994. Behavioural specialization in pre-reproductive colonies of the allodapine bee *Exoneura bicolor* (Hymenoptera: Anthophoridae). *Insectes Sociaux* 41: 1-18.

Melo, G. A. R. 1994a. Origin and diversification of the *Microstigmus* wasps (Hymenoptera, Sphecidae), p. 357. *In:* Lenoir, A.; Arnold, G. & Lepage, M. (eds.), *Les Insectes Sociaux* (12° Congresso Internacional da IUSSI), Univ. Paris Nord, Paris.

Melo, G. A. R. 1994b. Natural history of *Microstigmus nigrophthalmus* (Hymenoptera, Sphecidae), p. 470. *In:* Lenoir, A. ; Arnold, G.& Lepage, M. (eds.), *Les Insectes Sociaux* (12 ° Congresso Internacional da IUSSI), Univ. Paris Nord, Paris.

Melo, G. A. R. 1997. Silk glands in adult sphecid wasps (Hymenoptera, Sphecidae, Pemphredoninae). *Journal of Hymenoptera Research* 6: 1-9.

Melo, G. A. R. & Campos, L. A. O. 1993a. Trophallaxis in a primitively social sphecid wasp. *Insectes Sociaux* 40: 107-109.

Melo, G. A. R. & Campos, L. A. O. 1993b. Nesting biology of *Microstigmus myersi* Turner, a wasp with long-haired larvae (Hymenoptera: Sphecidae, Pemphredoninae). *Journal of Hymenoptera Research* 2: 183-188.

Melo, G. A. R. & Evans, H. E. 1993. Two new *Microstigmus* (Hymenoptera, Sphecidae), with the description of their parasite, *Goniozus microstigmi* sp. n. (Hymenoptera, Bethylidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 95: 258-263.

Melo, G. A. R. & Matthews, R. W. 1997. Six new species of *Microstigmus* wasps (Hymenoptera: Sphecidae), with notes on their biology. *Journal of Natural History* 31: 421-437.

Menke, A. S. 1980. Biological notes on *Trachypus mexicanus* Saussure and *T. petiolatus* (Spinola) (Hymenoptera: Sphecidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 53: 235-236.

Menke, A. S. 1989. *Arpactophilus* reassessed, with three bizarre new species from New Guinea (Hymenoptera: Sphecidae: Pemphredoninae). *Invertebrate Taxonomy* 2: 737-747.

Michener, C. D. 1969. Comparative social behavior of bees. *Annual Review of Entomology* 14: 299-342.

Michener, C. D. 1974. *The Social Behavior of the Bees*. Belknap Press, Cambridge. xii+404.

Michener, C. D. 1990. Reproduction and castes in social halictine bees pp. 77-121. *In:* Engels, W.(ed.), *Social Insects: an Evolutionary Approach to Castes and Reproduction*, Springer-Verlag, Berlin.

Miller, R. C. & Kurczewski, F. E. 1973. Intraspecific interactions in aggregations of *Lindenius* (Hymenoptera: Sphecidae, Crabroninae). *Insectes Sociaux* 20: 365-378.

Myers, J. G. 1934. Two Collembola-collecting crabronids in Trinidad. *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 82: 11-22.

Myles, T. G. 1988. Resource inheritance in social evolution from termites to man, pp. 379-423. *In:* Slobodchikoff, C. N.(ed.), *The Ecology of Social Behavior*, Academic Press, San Diego.

Nielsen, E. T. 1933. Sur les habitudes des Hyménoptères aculéates solitaires. *Entomologiske Meddelelser* 18: 259-348.

Norden, B. B. ; Krombein, K. V. & Batra, S. W. T. 1994. Nests and enemies of *Exomalopsis* (*Phanamalopsis* [sic]) *solani* Cockerell (Hymenoptera: Apoidea, Mutillidae; Diptera: Asilidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 96: 350-356.

Paxton, R. J. & Tengö, J. 1996. Intranidael mating, emergence, and sex ratio in a communal bee *Andrena jacobi* Perkins 1921. (Hymenoptera: Andrenidae). *Journal of Insect Behavior* 9: 421-440.

Peters, D. S. 1973. *Crossocerus dimidiatus* (Fabricius 1781), eine weitere soziale Crabroninen-Art. *Insectes Sociaux* 20: 103-108.

Pfennig, D. W. & Reeve, H. K. 1989. Neighbor recognition and context-dependent aggression in a solitary wasp, *Sphecius speciosus* (Hymenoptera: Sphecidae). *Ethology* 80: 1-18.

Queller, D. C. 1996. The origin and maintenance of eusociality: the advantage of extended parental care, pp. 218-234. *In:* Turillazzi, S. & West-Eberhard, M. J. (eds.), *Natural History and Evolution of Paper-Wasps*, Oxford Univ. Press, New York.

Rau, P. 1933. *The Jungle Bees and Wasps of Barro Colorado Island.* Phil Rau, Kirkwood (Missouri), xii + 324. pp.

Raw, A. 1977. The biology of two *Exomalopsis* species (Hymenoptera: Anthophoridae) with remarks on sociality in bees. *Revista de Biologia Tropical* 25: 1-11.

Richards, O. W. 1934. The American species of the genus *Trypoxylon* (Hymenoptera, Sphecoidea). *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 82: 173-362.

Richards, O. W. 1936. Notes on American species of *Trypoxylon* (Hymenoptera, Sphecoidea). *Annals and Magazine of Natural History* (10) 18: 457-462.

Ross, K. G. & Carpenter, J. M. 1991. Phylogenetic analysis and the evolution of queen number in eusocial Hymenoptera. *Journal of Evolutionary Biology* 4: 117-130.

Ross, K. G. & Matthews, R. W. 1989a. New evidence for eusociality in the sphecid wasp *Microstigmus comes*. *Animal Behaviour* 38: 613-619.

Ross, K. G. & Matthews, R. W. 1989b. Population genetic structure and social evolution in the sphecid wasp *Microstigmus comes*. *American Naturalist* 134: 574-598.

Rozen, J. G. , Jr. 1983. Nesting biology of the bee *Svastra sabinensis* (Hymenoptera, Anthophoridae). *Journal of the New York Entomological Society* 91: 264-268.

Rozen, J. G. , Jr. 1984. Comparative nesting biology of the bee tribe Exomalopsini (Apoidea, Anthophoridae). *American Museum Novitates* 2798: 1-37.

Rozen, J. G. , Jr. 1989. Life history studies of the "primitive" panurgine bees (Hymenoptera: Andrenidae: Panurginae). *American Museum Novitates* 2962: 1-27.

Sakagami, S. F. ; Gobbi, N. & Zucchi, R. 1990. Nesting biology of a quasisocial sphecid wasp *Trypoxylon fabricator*. I. Nests and inhabitants. *Japanese Journal of Entomology* 58: 846-862.

Sakagami, S. F. & Maeta, Y. 1977. Some presumably presocial habits of Japanese *Ceratina* bees, with notes on various social types in Hymenoptera. *Insectes Sociaux* 24: 319-343.

Sakagami, S. F. & Maeta, Y. 1995. Task allocation in artificially induced colonies of a basically solitary bee *Ceratina* (*Ceratinidia*) *okinawana*, with a comparison of sociality between *Ceratina* and *Xylocopa* (Hymenoptera, Anthophoridae, Xylocopinae). *Japanese Journal of Entomology* 63: 115-150.

Sakagami, S. F. & Usui, M. 1976. Occurrence of communal nests in *Eucera sociabilis* (Hymenoptera, Anthophoridae). *Kontyû* 44: 354-357.

Sakagami, S. F. & Zucchi, R. 1978. Nests of *Hylaeus* (*Hylaeopsis*) *tricolor*: the first record of non-solitary life in colletid bees, with notes on communal and quasisocial colonies (Hymenoptera: Colletidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 51: 597-614.

Salbert, P. & Elliott, N. 1979. Observations on the nesting behavior of *Cerceris watlingensis* (Hymenoptera: Sphecidae, Philanthinae). *Annals of the Entomological Society of America* 72: 591-595.

Schwarz, M. P. ; Silberbauer, L. X. & Hurst, P. S. 1997. Intrinsic and extrinsic factors associated with social evolution in allodapine bees, pp. 333-346. *In:* Choe, J. C. & Crespi, B. J. (eds.), *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*, Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Seger, J. 1991. Cooperation and conflict in social insects, pp. 338-373. *In:* Krebs, J. R. & Davies, N. B. (eds.), *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*,.Blackwell Sci. Publ. , Oxford.

Sherman, P. W. ; Lacey, E. A. ; Reeve, H. K. & Keller, L. 1995. The eusociality continuum. *Behavioral Ecology* 6:102-108.

Silberbauer, L. X. 1994. Intraspecific polllen robbery as a possible factor in selecting for social nesting in *Exoneura bicolor*, p. 315. *In:* Lenoir, A. ; Arnold, G. & Lepage, M. (eds.), *Les Insectes Sociaux* (12o. Congresso Internacional da IUSSI), Univ. Paris Nord, Paris.

Simon-Thomas, R. T. & Veenendaal, R. L. 1978. Observations on the behaviour underground of *Philanthus triangulum* (Fabricius) (Hymenoptera, Sphecidae). *Entomologische Berichten* 38: 3-8.

Spessa, A. C. & Schwarz, M. P. 1994. Cooperative nest use in an Australian colletid bee, *Amphylaeus morosus* (Smith), p. 184. *In:* Lenoir, A. & Arnold, G. & Lepage, M. (eds.), *Les Insectes Sociaux* (12o. Congresso Internacional da IUSSI), Univ. Paris Nord, Paris.

Strohm, E. & Linsenmair, K. E. 1995. Leaving the cradle: how beewolves (*Philanthus triangulum* F.) obtain the necessary spatial information for emergence. *Zoology* 98: 137-146.

Tsuneki, K. 1965. The biology of east-Asiatic *Cerceris* (Hym. , Sphecidae) with special reference to the peculiar social relationships and return to the nest in *Cerceris hortivaga* Kohl. *Etizenia* 9: 1-46.

Velthuis, H. H. W. 1992. Evolução e mecanismos da socialidade em *Xylocopa*. *Naturalia* (Edição Especial): 23-31.

Vesey-Fitzgerald, D. 1936. Nesting habits of *Trypoxylon* (Hym. Sphec.) from Trinidad. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London, Series A* 11: 111-115.

Watmough, R. H. 1974. Biology and behavior of carpenter bees in southern Africa. *Journal of the Entomological Society of Southern Africa* 37: 261-281.

Wcislo, W. T. 1987. The roles of seasonality, host synchrony, and behaviour in the evolutions and distributions of nest parasites in Hymenoptera (Insecta), with special reference to bees (Apoidea). *Biological Review* 62: 515-543.

Wcislo, W. T. 1992. Nest localization and recognition in a solitary bee, *Lasioglossum* (*Dialictus*) *figueresi* Wcislo (Hymenoptera: Halictidae), in relation to sociality. *Ethology* 92: 108-123

Wcislo, W. T. 1995. Sensilla numbers and antennal morphology of parasitic and non-parasitic bees (Hymenoptera: Apoidea). *International Journal of Insect Morphology and Embryology* 24: 63-81.

Wcislo, W. T. 1997. Are behavioral classifications blinders to studying natural variation? pp. 8-13. *In:* Choe, J. C. & Crespi, B. J. (eds.), *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*, Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Wcislo, W. T. & Cane, J. H. 1996. Floral resource utilization by solitary bees (Hymenoptera: Apoidea) and exploitation of their stored foods by natural enemies. *Annual Review of Entomology* 41: 257-286.

Wcislo, W. T. & Engel, M. S. 1996. Social behavior and nest architecture of nomiine bees (Hymenoptera: Halictidae; Nomiinae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 69. (4. Suppl.): 158-167.

Wcislo, W. T. ; Low, B. S. & Karr, C. J. 1985. Prasite pressure and repeated burrow use by different individuals of *Crabro* (Hymenoptera: Sphecidae; Diptera: Sarcophagidae). *Sociobiology* 11: 115-125.

West-Eberhard, M. J. 1978. Polygyny and the evolution of social behavior in wasps. *Journal of the Kansas Entomological Society* 51: 832-856.

West-Eberhard, M. J. 1987. Flexible strategy and social evolution, pp. 33-51. *In:* Itô, Y. ; Brown, J. L. & Kikkawa, J. (eds.), *Animal Societies: Theories and Facts*, Japan Sci. Soc. Press, Tokyo.

Wheeler, W. M. 1928. *The Social Insects: Their Origin and Evolution.* Kegan Paul, Trench, Trubner & Co. , London. xviii+378p.

Williams, F. X. 1919. Philippine wasp studies. II. Descriptions of new species and life history studies. *Bulletin of the Experiment Station of the Hawaiian*

Sugar Planters' Association, Entomological Series 14: 19-184.

Williams, F. X. 1928. Studies in tropical wasps-their hosts and associates (with descriptions of new species). *Bulletin of the Experiment Statation of the Hawaiian Sugar Planters' Association, Entomological Series* 19: 1-179.

Willmer, P. G. 1985. Thermal ecology, size effects, and the origins of communal behaviour in *Cerceris* wasps. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 17: 151-160.

Wilson, E. O. 1971. *The Insect Societies*. Belknap Press, Cambridge. x+548p.

Endereço

GABRIEL MELO
Universidade Estadual de Feira de Santana
Departamento de Ciências Biológicas
Av. Universitária s/nº
CEP 44031-460 Feira de Santana - BA
e-mail: garmelo@ffclrp.usp.br