

Universidade Federal de Juiz de Fora  
Pós-Graduação em Ciências Biológicas  
Mestrado em Comportamento e Biologia Animal

Carlos Alberto dos Santos Souza

**COMPORTAMENTO SEXUAL DA VESPA ESCAVADORA *Sphex ingens* SMITH  
1856 (HYMENOPTERA, SPHECIDAE)**

Juiz de Fora

2012

Carlos Alberto dos Santos Souza

**COMPORTAMENTO SEXUAL DA VESPA ESCAVADORA *Sphex ingens* SMITH  
1856 (HYMENOPTERA, SPHECIDAE)**

Dissertação apresentada ao Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade Federal de Juiz de Fora, como parte dos requisitos para obtenção do Título de Mestre em Ciências Biológicas (Área de Concentração em Comportamento e Biologia Animal).

Orientador: Prof. Dr. Fábio Prezoto

Juiz de Fora

2012

Souza, Carlos Alberto dos Santos.

Comportamento sexual da vespa escavadora *Sphex ingens* Smith 1856  
(Hymenoptera, Sphecidae) / Carlos Alberto dos Santos Souza. – 2012.  
68 f. : il.

Dissertação (Mestrado em Comportamento e Biologia Animal) —  
Universidade Federal de Juiz de Fora, Juiz de Fora, 2012.

1. Comportamento animal. I. Título.

CDU 591.51

Carlos Alberto dos Santos Souza

**COMPORTAMENTO SEXUAL DA VESPA ESCAVADORA *Sphex ingens* SMITH  
1856 (HYMENOPTERA, SPHECIDAE)**

Dissertação apresentada ao Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade Federal de Juiz de Fora, como parte dos requisitos para obtenção do Título de Mestre em Ciências Biológicas (Área de Concentração em Comportamento e Biologia Animal).

Aprovado em 08 de fevereiro de 2012.

**BANCA EXAMINADORA**

---

Prof. Dr. Fábio Prezoto

Universidade Federal de Juiz (UFJF), Juiz de Fora – MG

---

Prof. Dr. Mauro Sérgio Cruz Souza Lima

Universidade Federal do Piauí (UFPI), Floriano – PI

---

Prof. Dr<sup>a</sup>. Sthefane D'Ávila

Universidade Federal de Juiz (UFJF), Juiz de Fora – MG

A Deus por todos ensinamentos e vitórias alcançadas, agradeço e ofereço. Aos meus amados filhos, irmãos e esposa pelo carinho e incentivo. E aos meus pais que apesar de tantas dificuldades sempre acreditaram, lutaram e investiram na educação dos seus filhos.

## AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, *Dr. Fabio Prezoto*, não só pela oportunidade proporcionada, mas também pelo apoio e incentivo ao novo projeto, assim como pelos bate papos sempre regados com boas idéias ou avivando perguntas a serem respondidas.

Ao professor *Dr. Mauro Souza Lima* da UFPI pelo incentivo, amizade, paciência nos momentos de dúvida, principalmente quando os modelos estatísticos se mostravam pouco inteligíveis e pelos puxões de orelha quando necessário.

Ao professor *Dr. Rogério Parentoni Martins* da UFMG por ter acreditado no desenvolvimento do estudo através da cessão de muitos *papers*; e ao professor *Dr. Sérgio Túlio P. Amarante* pela confirmação da espécie.

Aos professores *Andre Rodrigues de Souza* e *Helba Helena Santos-Prezoto* pela atenção e críticas à primeira versão do trabalho apresentada no exame de qualificação com a qual foi possível corrigir e melhorar o trabalho; aos demais professores do Programa de Pós-Graduação que sempre contribuíram indiretamente para constante melhoria do estudo, seja pelos bons conselhos, instruções e esclarecimentos ou exposição de pontos de vista diferentes; a todo secretariado do PPG pela disponibilidade em informar e orientar; e aos colegas de mestrado pela colaboração, apoio, conversas e amizade, principalmente a Raphaela e Priscila.

A toda a equipe do INEA-RJ pela parceria e cooperação dedicada à pesquisa, quando necessário e aos senhores, *Jacques Barthelemeu* (praia dos Meros) e *Waldomiro* (camping 7: praia do Aventureiro), pela paciência e pela cessão do espaço necessário para desenvolvimento da pesquisa.

Ao UBM pelo apoio financeiro quando solicitado; e aos meus estagiários Douglas, Tachyane e Tânia pelo auxílio nos vários dias de trabalho pesado e poucas horas dormidas.

Ao amigo Jonas pelas trocas de idéias sempre agradáveis.

Aos meus filhos *Sara* e *Heitor*, pelos muitos momentos de gargalhadas e de amor incondicional; à minha querida esposa *Elizabeth*, pelo amor, carinho, paciência, companheirismo, incentivo e dedicação sempre; aos meus *queridos pais*, *Osmar* e *Celda*, pelo amor, apoio, incentivo e principalmente pelas orações. A eles dedico inteiramente este trabalho.

À Universidade Federal de Juiz de Fora e ao Instituto de Ciências Biológicas.

Aos membros da banca pela gentileza em aceitar o convite.

“...Perece-me existir sofrimento demais no mundo. Não posso persuadir-me que um Deus beneficente e onipotente tenha propositadamente criado os ichneumonídeos com a expressa intenção de alimentarem-se no interior dos corpos ainda vivos de lagartas...”

**Charles Darwin**

## RESUMO

A vespa escavadora *Sphex ingens* apresenta distribuição conhecida na Bahia e no litoral Atlântico do Sudeste brasileiro representando uma espécie pouco compreendida em termos comportamentais, ecológicos e biológicos. O estudo visou descrever o comportamento sexual *in natura* da espécie e avaliar as estratégias comportamentais e padrões morfológicos sujeitos a seleção sexual, sendo conduzido nas praias dos Meros e do Aventureiro entre a 2ª quinzena de 2010 e a 1ª e 2ª quinzena de 2011 através da tabulação e filmagem dos comportamentos de acasalamento de indivíduos em ambas fisionomias. O etograma foi elaborado pelos métodos *ad libitum* e *sequence samples*. Diagramas de fluxos foram construídos a partir do estado atual e das probabilidades estocásticas dos comportamentos. O acasalamento foi constituído por 4 etapas sequenciais através de um sistema promíscuo. Um total de 10 comportamentos foram exclusivos para as fêmeas e 9 para os machos. Sete comportamentos foram comuns entre os sexos não havendo diferença significativa ( $\chi^2=16,622$ ; Gl=n-1;  $p<0,01$ ). Comportamentos de comunicação constituíram maior frequência de estado entre os sexos no acasalamento, entretanto, as predições registradas pelo Diagrama de Cadeia de Markov indicaram que estes comportamentos pouco influenciam no acasalamento, sendo mais relevante a permanência da monta pelos machos e os comportamentos agonísticos e de insociabilidade das fêmeas. O número de tentativas de cópulas entre machos patrulheiros e residentes foram significativamente diferentes na 2ª quinzena de 2010 e na 1ª quinzena de 2011, respectivamente,  $t=3,767$ ; Gl=n-1;  $p<0,01$  e  $t=12,780$ ; Gl=n-1;  $p<0,01$ . Embora, não tenha existido diferença significativa para o número de cópulas entre machos patrulheiros e residentes na 2ª quinzena de 2011 ( $t=0,285$ ; Gl=n-1;  $p<0,01$ ), os resultados sugerem que o sucesso copulatório entre estes padrões se mostra variável ao longo da estação reprodutiva. O número de toques de antenas e o tempo de investimento entre cópula bem sucedidas e mal sucedidas foram significativamente correlacionados ( $r_s=0,838$ ;  $t=14,127$ ;  $p<0,001$  e  $r_s=0,847$ ;  $t=14,083$ ;  $p<0,001$ ), porém, o número de toques de antenas entre cópulas bem sucedidas e mal-sucedidas não houve diferença significativa ( $t=0,607$ ; Gl=n-1;  $p<0,01$ ), ao contrário do tempo de investimento entre as respectivas cópulas ( $t=4,236$ ; Gl=n-1;  $p<0,01$ ). Análises de variância demonstraram diferenças significativas nos caracteres morfológicos mensurados, enquanto as análises multivariadas predisseram a existência de assimetria entre fêmeas, machos residentes e patrulheiros. A assimetria entre machos residente e patrulheiro indica maior adaptação ao territorialismo do que a seleção das fêmeas para este padrão, enquanto a promiscuidade e a agressividade das fêmeas interferem no esforço de corte dos machos e fomenta o aparecimento de coercividade copulatória.

Palavras-chave: marimbondo escavador; corte; cópula; faixa de antedunas; antrópico.

## ABSTRACT

Wasps of the genus *Sphex ingens* (commonly known as digger wasps) are widely distributed in Bahia and in Brazil's southeast Atlantic coast, representing a poorly understood species in terms of behavior, ecology and biology. The present study aims to describe the sexual behaviour *in natura* of the species, as well as to evaluate behavioral strategies and morphological patterns subject to sexual selection. The study was conducted on Meros and Adventureiro beaches, between the 2nd fortnight of 2010 and the 1st and 2nd fortnights of 2011, using tabulation and footage of the mating behaviors of individuals in both faces. The ethogram was developed using *ad libitum* and *sequence samples* methods. Flow diagrams were drawn based on the current state and on the stochastic probabilities of the behaviors. The mating was composed of four sequential steps of a promiscuous mating system. There were 10 types of behavior which were exclusive to females and 9 other types which were exclusive of males. Seven behaviors were common between the sexes, with no significant difference ( $\chi^2=16,622$ ;  $Gl=n-1$ ;  $p<0,01$ ). Communication behaviors were more frequent between the sexes during the mating process, however, the recorded predictions in the Markov chain diagram indicated that these behaviors have little influence on mating, being the males' permanency and the females' agonistic & intractability behaviors much more relevant. The number of attempted copulations between patrol and resident males were significantly different in the 2nd fortnight of 2010 and 1st fortnight of 2011, respectively,  $t=3,767$ ;  $n=Gl-1$ ;  $p<0,01$  and  $t=12,780$ ;  $Gl=n-1$ ,  $p<0,01$ . Although no significant differences existed for the quantities of mating between patrol x residents males in the 2nd fortnight of 2011 ( $t=0,285$ ,  $Gl=n-1$ ,  $p<0,01$ ), the results suggest that the copulatory success between these patterns is variable along the reproductive season. The number of touches on each other antennas and the investment time between successful x unsuccessful mating were significantly correlated ( $rs=0,838$ ;  $t=14,127$ ,  $p<0,001$  and  $rs=0,847$ ;  $t=14,083$ ;  $p<0,001$ ), however, the number of antennas touches occurring between successful x unsuccessful copulations did not differ significantly ( $t=0,607$ ;  $Gl=n-1$ ;  $p<0,01$ ), unlike the investment period between the matings ( $t=4,236$ ;  $Gl=n-1$ ;  $p<0,01$ ). A variance analysis demonstrated significant differences in measured morphological traits, while a multivariate analysis predicted an asymmetry between females, patrol males and resident males. The asymmetry between resident and trooper males indicates a greater adaptation to the territorialism than the females selection for this pattern. Meanwhile, the females aggression and promiscuity may interfere on the males' courtship behaviour and fosters the development of copulatory coercivity.

Keyword: digger wasp, cutting, copulation, antidunes, anthropic.

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1.1	Zoneamento territorial da Ilha Grande (23° 13,16' S e 44° 20,53' O), município de Angra dos Reis-RJ: demarcação dos domínios das UC's terrestres e marinha: Reserva Biológica Estadual da Praia do Sul, Parque Estadual da Ilha Grande e Parque Estadual Marinho do Aventureiro. Localização da praia dos Meros (1) e da praia do Aventureiro (2).....	23
Figura 1.2	Linha de preamar e distância da faixa de antedunas, Praia dos Meros, Ilha Grande, Angra dos Reis-RJ.....	24
Figura 1.3	Linha de preamar e distância da faixa de antedunas, Praia do Aventureiro, Ilha Grande, Angra dos Reis-RJ.....	24
Figura 1.4	Espécimes adultos de <i>Sphex ingens</i> Smith 1856 identificado com tinta atóxica na região dorsal do corpo (mesoscuto).....	25
Figura 1.5	Flutuação comparativa entre a frequência logaritimizada e não significativa ( $\chi^2=16,622$ , $GL=n-1$ , $p<0,01$ ) dos atos comportamentais comuns de <i>Sphex ingens</i> Smith 1856. Os comportamentos comuns representam: (COAN) antenação; (COAS) vibração alar; (CONU) conúbio/cópula <i>stricto</i> ; (SUSS) apresamento das genitálias/sucesso; (INSU) não há apresamento das genitálias/insucesso; (PERM) permanência na arena de nidificação; (DISP) dispersão/saída da arena de nidificação.....	32
Figura 1.6	Diagrama de fluxo simplificado dos comportamentos de estado referentes ao repertório do comportamento sexual e a frequência dos atos comportamentais da espécie <i>Sphex ingens</i> Smith 1856 (Hymenoptera, Sphecidae) entre as etapas registradas de identificação, pré-cópula, cópula e pós-cópula. Símbolos identificam os sexos. O tamanho dos símbolos e a espessura de suas respectivas linhas a frequência de ocorrência do comportamento. Setas demarcam a transição de um comportamento para o próximo através do ponto direcional e a espessura de suas linhas indicam a classe de frequência.....	34
Figura 1.7	Seqüenciamento da etapa de identificação e pré-cópula: (a) Tentativas de imobilização do macho no ato de aprovisionamento de presas. (b) Imobilização eficiente e caracterização do ato de monta na arena de nidificação. (c) Extrusão do edeago masculino. Fêmea demonstra comportamento misto de receptividade por manter erguidos os últimos pares de apêndices e agressividade com mandíbulas entre-abertas.....	35
Figura 1.8	Seqüenciamento da etapa de cópula: (a) início da intromissão do edeago. Cópula durante a escavação do ninho – fêmea carregando um torrão de areia. (b) Conúbio, movimentos de contração gastral. (c) Conúbio, movimentos de flexão gastral. (d) Sucesso copulatório – apresamento dos órgãos seguradores. Macho com corpo verticalmente inclinado e fêmea promovendo auto-limpeza.....	35
Figura 1.9	Representação diagramática da Cadeia de Markov para o repertório de comportamento sexual da espécie <i>Sphex ingens</i> Smith 1856 (Hymenoptera, Sphecidae). Símbolos identificam os sexos. O tamanho dos símbolos e a espessura de suas respectivas linhas a frequência de ocorrência do comportamento. Setas demarcam a transição de um comportamento para o próximo através do ponto direcional e a espessura de suas linhas indicam a classe de frequência.....	37
Figura 1.10	Correlação da frequência do sucesso copulatório acumulado e o tempo	

	investido de <i>Sphex ingens</i> Smith 1856 (Hymenoptera, Sphecidae) em relação a 86 amostras analisadas ( $r = -0,886$ , $t = -16,919$ , $Gl = n - 2$ , $p < 0,001$ ).....	38
Figura 1.11	Tentativas de cópulas exercidas por machos residentes e patrulheiros da espécie <i>Sphex ingens</i> Smith 1856 (Hymenoptera, Sphecidae). A – tentativas de cópulas monitoradas na 2ª quinzena de janeiro de 2010 a partir de uma amostra de 147 tentativas; B - tentativas de cópulas monitoradas na 1ª quinzena de janeiro de 2011 a partir de uma amostra de 154 tentativas; C - tentativas de cópulas monitoradas na 2ª quinzena de janeiro de 2011 a partir de uma amostra de 253 tentativas.....	39
Figura 1.12	Flutuação do número de toques de antenas em relação ao tempo investido líquido para os machos de <i>Sphex ingens</i> Smith 1856 (Hymenoptera, Sphecidae): A – cópulas bem-sucedidas durante a cópula ( $r_s = 0,838$ , $t = 14,127$ , $p < 0,001$ ), B – cópulas mal-sucedidas ( $r_s = 0,847$ , $t = 14,083$ , $p < 0,001$ ).....	41
Figura 1.13	Varição intra-sexual dos caracteres estruturais gerais e da massa corporal de <i>Sphex ingens</i> Smith 1856 (Hymenoptera, Sphecidae), com base em uma amostra de 37 indivíduos: 11 fêmeas, 10 machos residentes, 16 machos patrulheiros. (A) Massa corpórea; (B) CSC – comprimento superior da cabeça; (C) CME – comprimento do mesosoma; (D) CG – comprimento do metasoma/gáster. Diferenças significativas entre as médias dos grupos são representadas por letras (a e b).....	45
Figura 1.14	<i>Scatterplots</i> discriminantes gerados a partir dos caracteres morfológicos específicos mensurados entre as fêmeas, machos residentes e patrulheiros da espécie <i>Sphex ingens</i> Smith 1856 (Hymenoptera, Sphecidae). (A) cabeça; (B) mesosoma; (C) asas; (D) metasoma; (E) apêndices.....	47

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1.1	Relação dos comportamentos de acasalamento observados para machos e fêmeas da espécie de vespa escavadora <i>Sphex ingens</i> Smith 1856 (Hymenoptera, Sphecidae).....	27
Tabela 1.2	Descrição das variáveis morfométricas empregadas em relação à estrutura corporal analisadas de <i>Sphex ingens</i> Smith 1856 (adaptado Shima et al., 1994, 2000, 2003; Sakagami et al., 1996; Noll e Zucchi, 2002; Noda et al., 2003).....	28
Tabela 1.3	Resultados da análise de variância para os caracteres morfológicos mensurados em relação aos três grupos avaliados de <i>Sphex ingens</i> Smith 1856 (Hymenoptera, Sphecidae).....	43
Tabela 1.4	Distâncias generalizadas dos caracteres morfológicos específicos de <i>Sphex ingens</i> 1856 Smith (Hymenoptera, Sphecidae) presentes na cabeça, mesosoma, metasoma, asas e apêndices. Grupos – (F) fêmea; M(R) macho residente; M(P) macho patrulheiro.....	46

## SUMÁRIO

<b>INTRODUÇÃO</b> .....	13
<b>REVISÃO DE LITERATURA</b> .....	15
<b>CAPÍTULO I</b> Eles querem privilégios sexuais com muitas delas, elas querem variedade de parceiros e tirania sexual.....	19
<b>RESUMO</b> .....	19
<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	20
<b>2. MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	22
2.1 ÁREA DE ESTUDO.....	22
2.2 DELINEAMENTO AMOSTRAL.....	25
2.3 ANÁLISES COMPORTAMENTAIS.....	26
2.4 ANÁLISES MORFOMÉTRICAS.....	28
2.5 ANÁLISES ESTATÍSTICAS.....	29
<b>3. RESULTADOS</b> .....	31
3.1 REPERTÓRIO COMPORTAMENTAL DE ACASALAMENTO E COMPARAÇÕES INTERSEXUAIS DOS ATOS COMPORTAMENTAIS.....	31
3.2 PADRÕES COPULATÓRIOS GERAIS E COMPARAÇÕES COMPORTAMENTAIS DE CÓPULA ENTRE MACHOS RESIDENTES E PATRULHEIROS.....	38
3.3 PADRÕES DE ANTENAÇÃO E SUAS RELAÇÕES TEMPORAIS.....	40
3.4 PADROES MORFOMÉTRICOS ENTRE OS GRUPOS.....	42
<b>4. DISCUSSÃO</b> .....	48
4.1 REPERTÓRIO COMPORTAMENTAL DE ACASALAMENTO E COMPARAÇÕES INTERSEXUAIS DOS ATOS COMPORTAMENTAIS.....	48
4.2 PADRÕES COPULATÓRIOS GERAIS E COMPARAÇÕES COMPORTAMENTAIS DE CÓPULA ENTRE MACHOS RESIDENTES E PATRULHEIROS.....	49
4.3 EXISTE CORTE PARA <i>Sphex ingens</i> ?.....	51
4.4 TAMANHO CORPORAL INFLUENCIA NA ESCOLHA DA FÊMEA EM <i>Sphex ingens</i> ? POR QUE HÁ A MANUTENÇÃO DO PADRÃO PATRULHEIRO?.....	52
<b>5. CONCLUSÃO</b> .....	53
<b>6. REFERÊNCIAS</b> .....	54
<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	61
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	62

## INTRODUÇÃO

Ao longo de muitos anos, os insetos despertaram grande fascínio na humanidade devido a sua extraordinária variedade de formas e hábitos, e surpreendentemente pelos bens e serviços prestados ou conflitos gerados. Entre todos os insetos, os himenópteros são detentores de complexas interações ecológicas e de comportamentos notáveis, podendo algumas espécies interagir negativamente com os humanos potencializando pragas agrícolas (Gallo et al., 2002) ou até mesmo, veicular infecções hospitalares (Fowler et al., 1993). Contudo, a maioria das espécies desempenha papéis dinâmicos e de vital importância para a homeostase ecossistêmica atuando como polinizadores ou dispersores de sementes, valendo ressaltar a existência de espécies predadoras, parasitas e parasitóides que promovem o controle populacional de diversas ordens de artrópodes ou auxiliam plantas através de mutualismo condicional afugentando outros herbívoros (Del-Claro, 2004; Byk e Del-Claro, 2011).

Abelhas, vespas e formigas são os himenópteros mais populares, não somente por compreender a maior biomassa de insetos em determinados ecossistemas (Wilson, 1963, 1971), mas também por representarem uma porção muito significativa da diversidade deste táxon. Assim como as abelhas e as formigas, as vespas também conhecidas como marimbondos são capazes de exibir variações extremas em relação ao grau de comportamento social perfazendo desde formas solitárias até formas eusociais. Conhecidas popularmente como, marimbondo caçador ou marimbondo escavador, as vespas solitárias são essencialmente muito complexas, seja por exibir formas, cores e tamanhos diversificados ou hábitos sofisticados, principalmente, da forma com que interagem com outros artrópodes ou a intensidade do comportamento reprodutivo.

Aproximadamente nos últimos quinze anos, a família de vespas escavadoras, Sphecidae, sofreu profunda modificação taxonômica, como resultado atualmente são reconhecidas 4 subfamílias e 727 espécies, sendo o gênero *Sphex* Linnaeus 1758 um dos mais representativo em termos de riqueza com 118 espécies em todo o mundo (Pulawski, 2011).

Entre as espécies do gênero, a vespa *Sphex ingens* Smith 1856 apresenta taxonomia bem conhecida e distribuição no Brasil entre os Estados da Bahia, Espírito Santo, Rio de Janeiro e São Paulo (Amarante, 2002; Amarante, 2005a), todavia corresponde um táxon inexplorado em termos de biologia, ecologia e comportamento de suas populações, uma vez que, a baixa frequência de captura da espécie em estudos relacionados à composição da

esfecidofauna brasileira, o comportamento sazonal, e, possivelmente a distribuição restrita em algumas áreas comprometam maiores inferências sobre suas populações mesmo considerando que muitos aspectos ecológicos e comportamentais exibidos por *S. ingens* possam apresentar similaridade quando comparado a outras espécies de vespas solitárias-escavadoras ou até mesmo vespas sociais.

Entretanto, reconhecer estratégias e determinar padrões do comportamento sexual entre as vespas solitárias remontam extraordinárias discussões ao longo de anos (Alcock, 1975; Alcock et al., 1978; Brockmann e Grafen, 1989) aludindo bases da Seleção Sexual, o que Darwin definiu inicialmente como “sucesso reprodutivo diferencial devido à variação de atributos nos indivíduos para conseguir parceiros”, seja pela competição entre machos ou pelo mecanismo de escolha da fêmea como resultados da força da Seleção Sexual. Em *S. ingens* aparentemente os machos são definidos por padrões morfométricos e comportamentais em relação ao caráter residencial (territorialista) ou de patrulha a partir de uma intensa dinâmica competitiva para monopólio de arenas de nidificação, e conseqüentemente maior número de fêmeas. Por outro lado, as fêmeas são capazes de copular com vários parceiros (independentemente do macho ser residente ou patrulheiro) selecionados a partir de critérios indefinidos.

Estes aspectos sugerem que *S. ingens* é um excelente modelo de pesquisa para o entendimento básico do seu comportamento reprodutivo e de nidificação a partir do comportamento sexual, o que suscita várias questões a serem respondidas: (1) Quais são as etapas e os atos que constituem o repertório de acasalamento da espécie? (2) Que tipo de sistema de acasalamento poligâmico temos em *S. ingens*? (3) Que padrões copulatórios são encontrados em *S. ingens*? (4) Como as fêmeas selecionam seus parceiros: pela corte, tamanho, habilidade de dominar arenas de nidificação ou habilidade de manipulação copulatória? (5) Morfometricamente, podemos encontrar diferenças significativas entre fêmeas e machos e entre machos residentes e patrulheiros? Quais são os atributos morfo-anatômicos e comportamentais que definem estes padrões (machos residentes e patrulheiros)? Como evolutivamente, o padrão patrulheiro se mantém entre os machos?

Enfim, a grande relevância do estudo reflete não só, o melhor entendimento de aspectos ecológicos, evolutivos e comportamentais da espécie *S. ingens*, mas também o auxílio na definição de estratégias de manejo e conservação na Reserva Biológica Estadual da Praia do Sul (RBEPS), juntamente com o aumento de informações relativas à diversidade no município de Angra dos Reis-RJ. Assim, o estudo visa descrever e avaliar padrões e estratégias do comportamento sexual *in natura* da vespa escavadora *S. ingens* Smith 1856

(Hymenoptera, Sphecidae) distribuída nas faixas de antedunas das praias da Reserva Biológica Estadual da Praia do Sul, Ilha Grande, município de Angra dos Reis-RJ, como parte futura do entendimento detalhado de toda dinâmica do comportamento reprodutivo e de nidificação.

## **REVISÃO DE LITERATURA**

Discussões teóricas mais refinadas a respeito de padrões ecológicos e evolutivos demarcam que a procura por parceiros sexuais e o aumento do sucesso reprodutivo são importantes pressões seletivas que favorecem o surgimento de uma série de adaptações morfológicas, fisiológicas e comportamentais, tanto nos machos quanto nas fêmeas (Thornhill e Alcock, 1983; Andersson, 1994; Shuster e Wade, 2003), conseqüentemente, definindo machos, em geral, receptivos sexualmente e fêmeas que permanecem receptivas por curtos períodos de tempo e se acasalam com muito menos freqüência (Trivers, 1972).

Para Emlen e Oring (1977) a diferença de receptividade sexual entre os sexos tornam os machos aptos para acasalamento, um recurso muito mais abundante que as fêmeas dispostas a se acasalarem, uma vez que, as fêmeas representam um recurso escasso apenas para uma parcela dos machos, gerando uma alta variação no sucesso reprodutivo entre indivíduos do sexo masculino. Este aspecto associado à baixa probabilidade de encontro com fêmeas representa uma forte pressão seletiva sobre os machos no sentido de adquirir parceiras sexuais (Shuster e Wade, 2003).

Os estudos de Emlen e Oring (1977), Alcock et al. (1978), Parker (1978), Alcock (1980), Thornhill e Alcock (1983) e Rutowski (1991) descreveram que os machos de diversas espécies podem empregar uma série de táticas comportamentais distintas para aumentar sua taxa de encontro e acasalamento com fêmeas que variam desde a busca contínua por fêmeas ao longo de grandes extensões até a defesa de pequenas áreas localizadas em pontos ambientais específicos. As táticas empregadas pelos machos, juntamente com o número de parceiros que os indivíduos de cada sexo conseguem adquirir define, em última instância, o sistema de acasalamento vigente em cada população (Shuster e Wade, 2003).

Por outro lado, a seleção sexual decorrente da escolha da fêmea resulta de qualquer mecanismo comportamental ou fisiológico a ela peculiar que torne um determinado fenótipo do macho mais bem sucedido para a cópula (Maynard Smith, 1987; Kirkpatrick e Ryan, 1991;

Andersson, 1994). Nas situações em que este tipo de seleção ocorre, as fêmeas obtêm benefícios substanciais (diretos ou indiretos) ao escolherem determinados machos em detrimento dos demais (Parker, 1979; Lande, 1981; Kirkpatrick, 1982; Iwasa et al., 1991; Pomiankowski et al., 1991; Price et al., 1993; Iwasa e Pomiankowski, 1999; Day, 2000; Gravilets et al., 2001).

Entre os insetos, a escolha do parceiro pode ser influenciada pelo tamanho corporal (Thornhill e Alcock, 1983; Choe e Crespi, 1997; Crean et al., 2000; Santos, 2001; Shucker et al., 2002; Beck e Pruett, 2002), capacidade de domínio territorial (Emlen e Oring, 1977), habilidades de manipulação durante o ato copulatório (Allen e Simmons, 1996; Arnqvist e Rowe, 2002; Cordero e Eberhard, 2003), e principalmente em himenópteros, aos estímulos de cortejo que precedem a cópula (*stricto*) (Barass, 1960, 1961; Martins, 1993; Assem e Werren, 1994; Pimenta e Martins, 1999).

A ordem Hymenoptera é constituída pelas vespas, abelhas e formigas e representa uma das maiores ordens em Insecta (LaSalle e Gauld, 1993). Muito embora, existam valores que estimem a diversidade deste táxon na ordem de 250.000 espécies (Hanson e Gauld, 1995), precisamente pode ser impossível determinar o número exato (Austin e Downton, 2000). A ordem Hymenoptera pode ser considerada a de maior importância econômica entre os insetos, uma vez que, compreendem muitas espécies parasitas ou predadoras de insetos-pragas e os mais importantes polinizadores de plantas (Borror et al., 2004; Triplehorn e Johnson, 2011), assim como, muitas pragas agrícolas (Borror op cit.; Gallo et al., 2002).

Hanson e Gauld (2006) descreveram 21 superfamílias em Hymenoptera, tradicionalmente incluídas em duas subordens: Symphyta e Apocrita, sendo esta última subdividida em Parasitica e Aculeata (LaSalle e Gauld, 1993). O *taxa* Aculeata é constituído pelas superfamílias Chrysidoidea, Vespoidea e Apoidea (Hanson e Gauld, 1995). Melo (1999) através de informações morfológicas e moleculares sugeriu alterações na reconstrução filogenética da superfamília Apoidea elevando a subfamília Crabroninae ao nível de família fundamentada nos dados que indicavam a família Sphecidae (*sensu* Bohart e Menke, 1976) como parafilética.

A *California Academy of Science* ratifica a importância dos estudos de Melo (1999), Brothers (1999) e M. A. Prentice (Hanson e Menke, 2006) na reconstrução filogenética das tribos e famílias de Apoidea (Pulawski, 2011). Atualmente, o complexo esfeciforme é constituído pelas famílias: Ampulicidae, Crabronidae e Sphecidae, sendo esta última, constituída por 19 gêneros e 727 espécies em todo o mundo (Pulawski op cit.), sendo que 146

espécies apresentam distribuição na América do Sul, e destas são reconhecidas 100 espécies com distribuição no território nacional (Amarante, 2002; Amarante, 2005a).

Os resultados deste reordenamento filogenético, não somente promoveram a segregação de determinados padrões específicos entre, principalmente, as famílias Crabronidae e Sphecidae, mas demarcaram que o maior volume de estudos referente às várias estratégias e faces do comportamento sexual e reprodutivo adotados entre os esfeciformes concentram-se, atualmente, para a família Crabronidae tanto no Brasil (*Bembecinus* sp. e *Editha magnifica*: Martins, 1991; *Trypoxylon (Trypargilum) albitarse*: Amarante, 1991; *Rubrica nasuta*: Pimenta e Martins, 1999; *Trypoxylon*: Peruquetti, 2003) quanto no exterior (Alcock, 1975; O'Neill, 1979; Gwynne, 1980; Coville e Coville, 1980; Evans, 1982; O'Neil, 1983; Brockmann e Grafen, 1989).

No Brasil, estudos com esfecídeos ainda são insuficientes e pontuais (Martins, 1991; Amarante, 2005b), contudo, houve um relevante aumento de esforço nos últimos anos para maiores esclarecimentos em relação à diversidade, distribuição e taxonomia de espécies da família Sphecidae (Amarante, 1993, 1994; Viana et al., 2006; Silva, 2008; Woiki, 2009; Buys, 2009, 2010), assim como especificidades, em termos de biologia, ecologia e comportamento para algumas espécies desta mesma família.

Um dos estudos mais amplos realizados no Brasil sobre aspectos biológicos e comportamentais de comunidades de vespas escavadoras foi desenvolvido por Martins (1991), uma vez que, buscou relacionar a composição e distribuição das populações de espécies com as características das áreas amostradas em cidades do interior do Estado de São Paulo. Neste trabalho também foram avaliados aspectos relativos à arquitetura e distribuição dos ninhos, atributos biológicos (horários de atividade, fenologia e voltinismo; e, ocorrência de parasitas e cleptoparasitas) e atributos comportamentais das espécies sobre o uso de microhabitats de nidificação; locais de forrageamento e uso de presas; construção e fechamentos dos ninhos; provisionamento dos ninhos enfatizando os comportamentos de localização, paralisação e transporte de presas, assim como a posição da presa e ovo na cela; defesa contra inimigos naturais; e, comportamento territorial e de cópula.

Garcia e Adis (1993) estudando a espécie *Penepodium goryanum* Lapeletier descreveram o hábito de nidificação utilizando ninhos artificiais e aspectos relativos da biologia da espécie em relação às características do ninho, ciclo de vida, preferência e provisionamentos de presas, relações com seus parasitos, bem como os efeitos ambientais na sazonalidade da espécie em florestas de inundação na Amazônia Central. Gaimari e Martins (1996) estudaram o comportamento de nidificação de fêmeas da espécie *Ammophila gracilis*

Lepelletier baseando-se nos hábitos gerais de procura e construção dos ninhos, provisionamento e fechamento, interações com outras espécies de insetos e a distribuição dos ninhos.

Na espécie *Podium denticulatum* Smith aspectos do comportamento de nidificação com utilização de ninhos artificiais foram estudados por Camillo et al. (1996) e Ribeiro (2006) enfocando as atividades de nidificação e influencia dos fatores ambientais sobre a sazonalidade, arquitetura dos ninhos, tempo de desenvolvimentos e razão sexual, causas de mortalidade e inimigos naturais. Em *Isodontia costipennis* Spinola detalhes da biologia e comportamento de nidificação envolvendo aspectos da área de ocupação dos ninhos, emergência e razão sexual, tamanho dos ninhos e suas relações intersexuais, construção e provisionamento dos ninhos, comportamento e desenvolvimento larval, e, suas relações com outros insetos foram estudados Soares et al. (2001).

Buys (2005) registrou aspectos pontuais *in natura* do comportamento de nidificação de *Sphex opacus* Dahlbom em relação ao período de nidificação; local de distribuição e características de entorno; comportamento de escavação e manipulação das presas; estrutura, provisionamento e fechamento dos ninhos, enquanto, aspectos comportamentais e de desenvolvimento larval foram estudados em condições laboratoriais. De forma similar, registros de campo a respeito do comportamento de nidificação e análises laboratoriais de presas encontrada em ninhos permitiram avaliar o comportamento e o desenvolvimento larval nas espécies *Prionix fervens* Linnaeus e *Penepodium latro* Kohl, respectivamente nos estudos de Buys (2006a) e (2006b).

Finalmente, entre as 30 espécies distribuídas no Estado do Rio de Janeiro, o gênero *Sphex* Linnaeus é o mais representativo, com 10 espécies registradas (Buys, 2009). Neste contexto, a espécie *Sphex ingens* Smith 1856 além do Rio de Janeiro encontra-se distribuída nos Estados da Bahia, São Paulo e Espírito Santo (Amarante, 2002), sendo reconhecida por como um dos maiores esfecídeos e por apresentar coloração basicamente preta, enquanto o gáster e as pernas podem variar do parcial ou totalmente de coloração vermelha (Bohart e Menke, 1976). No Brasil, até o presente momento, o único estudo que abordou aspectos ecológicos mais específicos de *S. ingens* foram realizados Piliackas et al. (2007) sobre a capacidade reprodutiva e dinâmica populacional, considerando ainda, aspecto gerais sobre o uso da área, arquitetura dos ninhos, período e atividades de nidificação, preferências por presas. Observações pontuais sobre a ecologia e o comportamento de *S. ingens* também foram relatadas por Buys (2009).

## CAPÍTULO I

### **Eles querem privilégios sexuais com muitas delas, elas querem variedade de parceiros e tirania sexual**

#### **RESUMO**

Estratégias envolvidas na competição por recursos norteiam decisões sobre os custos e benefícios na otimização adaptativa de um comportamento. O sistema de acasalamento de uma espécie depende da distribuição do sexo com limitada disponibilidade temporal, espacial e os potenciais resultantes para a monopolização do sexo ou dos recursos importantes ao mesmo. Estes modelos teóricos levantam questões à respeito do comportamento sexual da espécie de vespas escavadora *Sphex ingens*, como: (1) Até onde pode coexistir a corte e porquê manter um território em um acasalamento promíscuo? (2) Se ser territorial é mais vantajoso adaptativamente, por que evolutivamente há a manutenção do padrão patrulheiro? Subpopulações de *S. ingens* apresentam distribuição irregular ao longo do litoral brasileiro, uma vez que é encontrada apenas entre os Estados do Rio de Janeiro, São Paulo, Espírito Santo e Bahia, e, como as demais espécies de himenópteros descrevem através dos seus comportamentos sexuais um variado repertório, além de ser uma espécie pouco compreendida em termos de biologia, ecologia e comportamento. Para responder estes problemas, a hipótese foi testada a partir da gravação em vídeo e avaliação *in natura* dos padrões e estratégias do comportamento sexual com base no estado atual e nas probabilidades estocásticas subsidiado pelos métodos *ad libitum* e *sequence samples*, sendo testado à significância de possíveis aspectos relacionados à corte ou caracteres morfológicos apresentados pelos machos e selecionados pelas fêmeas. Foram registradas 4 etapas comportamentais a partir de 19.196 atos comportamentais em 224 tentativas de cópulas. Não houve diferença significativa entre os atos comportamentais comuns aos machos e fêmeas. Apesar da existência de correlação do tempo de investimento copulatório e o número de toques de antenas, não houve significância entre movimentos de antenação e as cópulas bem sucedidas e mal-sucedidas, por outro lado, o tempo de corte foi significativamente diferente entre machos residentes e patrulheiros. Os caracteres morfométricos mensurados descreveram a existência de assimetria entre machos resultando em uma maior adaptação ao territorialismo do que a seleção das fêmeas para um dos padrões, uma vez que, o sucesso entre os residentes e patrulheiros foi variável durante a estação reprodutiva monitorada. As análises reforçam que a promiscuidade e a agressividade das fêmeas caracterizam baixa seletividade para o acasalamento resultando na redução do esforço de corte dos machos favorecendo a manutenção de coercividade copulatória.

Palavras-chave: vespa solitária; atos sexuais; estação reprodutiva; cópula coerciva; território.

## 1. INTRODUÇÃO

Entre as diversas espécies de animais, os sistemas de acasalamento refletem a disponibilidade e distribuição de alimento, locais de reprodução e parceiros em potencial, sendo a corte e a cópula, etapas presentes para a maioria dos acasalamentos. Atualmente, existe consenso de que há conflitos de interesse entre os sexos durante o acasalamento, e, sua relação expressa à essência da seleção sexual.

Nos insetos, a seleção sexual dos machos pode ser influenciada pelas dimensões corporais (Stearns, 1976; Borgia, 1979; Thornhill e Alcock, 1983; Stearns, 1992; Santos, 2001; Beck e Pruett, 2002; Shuker et al., 2002), capacidade de domínio territorial (Emlen e Oring, 1977; Koiss et al., 2010), as habilidades de manipulação durante o ato copulatório (Allen e Simmons, 1996; Arnqvist e Rowe, 2002; Cordero e Eberhard, 2003), e principalmente em himenópteros, aos estímulos de cortejo que precedem a cópula (*stricto*) (Barass, 1960, 1961; Martins, 1993; Assem e Werren, 1994; Pimenta e Martins, 1999).

Entre os himenópteros, o complexo esfeciforme (Ampulicidae, Crabronidae e Sphecidae *sensu* Melo, 1999) compreende vespas, geralmente, solitárias com extenso repertório comportamental, principalmente no que se refere aos comportamentos reprodutivos e de nidificação (Evans e O'Neill, 1978; Martins, 1991; Amarante, 2005a).

O sistema de acasalamento pode influenciar a adoção de diversas estratégias entre machos e fêmeas para maximizar o sucesso ao longo da estação reprodutiva. Entre os machos, estratégias e as especializações do comportamento territorial e de patrulha são comuns para muitas espécies poligâmicas durante o período reprodutivo podendo ser induzidos por fatores anatos-fisiológicos específicos (polimorfismo entre machos: Evans, 1966; baixa fertilidade das fêmeas: Martins 1991; diferenças feromonais intra-específicas: Krois et al., 2010) e/ou também por outros fatores bioecológicos (distribuição espacial diferencial de fêmeas receptivas: Alcock, 1975; disparidade diferencial entre os sexos: Martins 1991). De forma que é possível que machos residentes (especializados) obtenham mais cópulas e sejam mais selecionados pelas fêmeas, contudo a manutenção das estratégias de patrulha e as reais vantagens deste comportamento são pouco discutidas e controversas nos esfeciformes.

Em contrapartida, mesmo considerando que em algumas espécies de esfeciformes, as fêmeas possam maximizar o seu sucesso reprodutivo através de acasalamentos múltiplos ou trocando e compartilhando ninhos (Melo, 2000; Peruquetti, 2003), a escolha do parceiro com características atrativas representa o primeiro requisito para obtenção de sucesso. Assim,

excetuando os estudos com algumas espécies de himenópteros parasitóides referentes aos comportamentos pré-copulatório possivelmente selecionáveis pelas fêmeas (Barass, 1960, 1961; Vinson, 1976, 1978; Mathews, 1975; Zim, 1982), no Brasil, estudos que abordem os critérios de seleção de parceiros em esfeciformes, e principalmente em Sphecidae são escassos.

As vespas da família Sphecidae compõem um táxon fascinante quanto à peculiaridade do comportamento de nidificação (Alcock e Kemp, 2005; Amarante 2005a; Melo 2000) e encontram-se representadas no Brasil por 100 espécies (Amarante 2002; Amarante, 2005b), sendo que 30 espécies apresentam distribuição para o Estado do Rio de Janeiro com destaque para o gênero *Sphex* com 10 espécies (Buys, 2009). Neste contexto, a vespa escavadora *Sphex ingens* Smith 1856 compõe um táxon pouco compreendido em termos de biologia, ecologia e comportamento (possivelmente devido à distribuição restrita e o comportamento reprodutivo sazonal), e suas populações representam um excelente modelo para o entendimento do comportamento sexual, no que se refere aos critérios de seleção adotados pelas fêmeas e das estratégias adaptativas envolvidas na competição por recursos pelos machos, uma vez que independentemente do acasalamento poligâmico, os benefícios e custos dos comportamentos de corte, residência e patrulha são diferentes durante a estação reprodutiva.

Hipoteticamente, observações preliminares levam a acreditar que para *S. ingens* o sistema de acasalamento influencia indiretamente a corte e as estratégias comportamentais adotados pelos machos, sendo o despotismo e a distribuição livre com competição desigual um reflexo temporal da flutuação de recursos, paralelamente, a agressividade das fêmeas tem uma função adicional direta sobre a corte, modulando o tipo da cópula e a frequência do sucesso. Caso o sistema de acasalamento e o comportamento agonístico das fêmeas estimulem o comportamento dos machos espera-se que em *S. ingens* a seleção sexual dos machos seja independente dos atos de cortejo, sendo a habilidade de manipulação da fêmea durante a cópula ou as dimensões corporais do parceiro, atributos selecionáveis no acasalamento.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

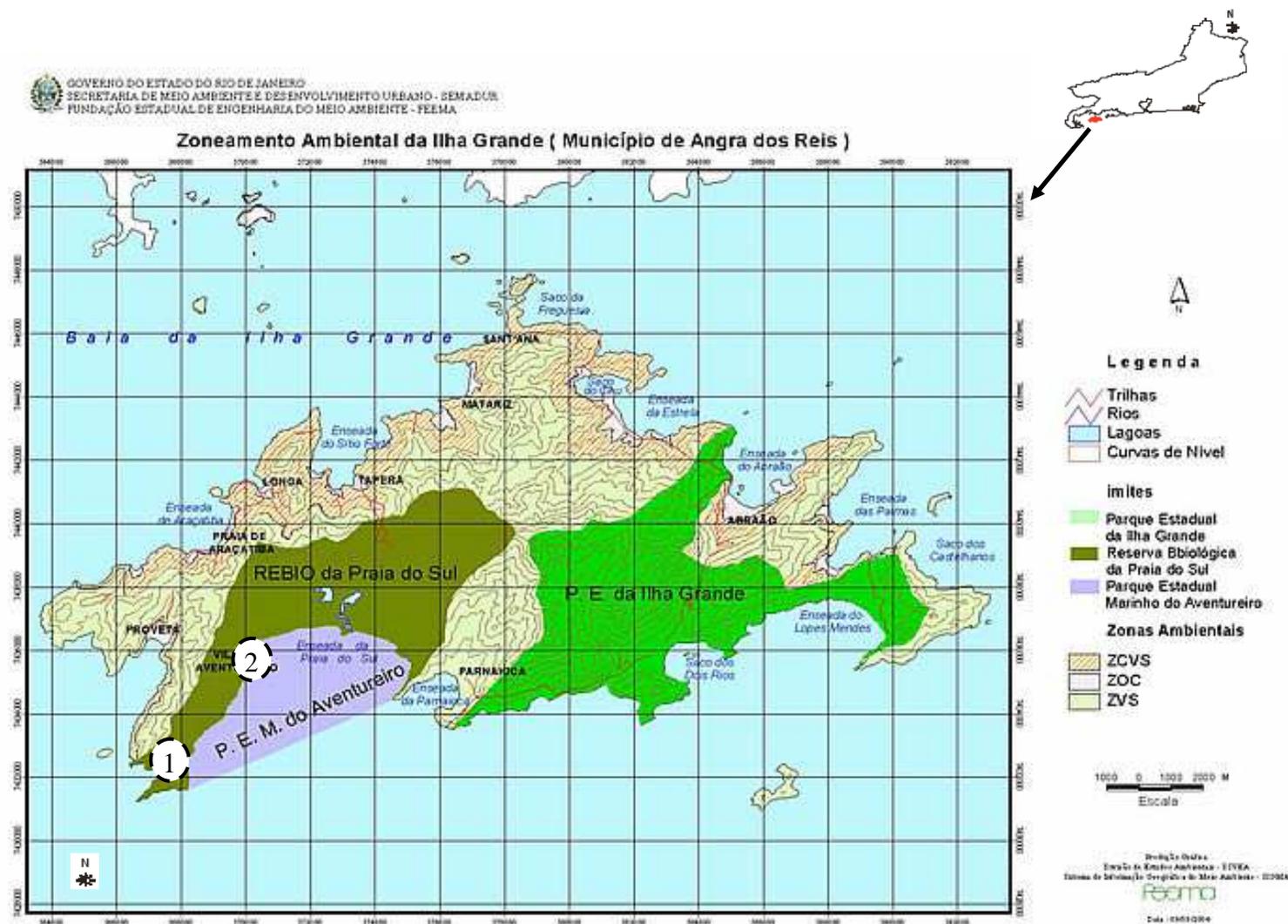
### 2.1 ÁREA DE ESTUDO

A Ilha Grande está localizada no litoral Sul Fluminense (município de Angra dos Reis-RJ) e faz parte de um conjunto de ilhas e ilhotas que caracterizam uma baía de mesmo nome separada por um canal marítimo de 2km de largura. A geomorfologia da Ilha Grande é caracterizada por um fragmento do maciço litorâneo de relevo acidentado com cerca de 19.300ha, onde o Pico do Papagaio (959m) e a Serra do Retiro (1.031m) descrevem os pontos mais elevados (Oliveira, 2002). A fitofisionomia predominante é classificada como Floresta Ombrófila Densa (IBASE, 1993), sendo reconhecidas coberturas vegetais com floresta Submontana e Montana (Veloso et al. 1991).

Os aspectos climáticos presentes na Ilha Grande refletem condições quentes e úmidas, com temperatura média anual de 24°C sem a ocorrência de estação seca definida e distribuição da precipitação desigual em função do relevo, podendo atingir 4.500mm anuais em áreas de encostas (Oliveira e Coelho Netto, 2001).

Atualmente, cerca de 48% da área relativa à superfície terrestre da ilha (9.194ha) equivalem a duas Unidades de Conservação (UC): Parque Estadual da Ilha Grande (PEIG - 5.594ha) e Reserva Biológica Estadual da Praia do Sul (RBEPS - 3.600ha) (Figura 1.1). A RBEPS localiza-se entre 23° 10' S e 44° 17' WO possuindo em quase sua totalidade um complexo florestal contínuo de Mata Atlântica detalhada por ambientes de matas (*sensu stricto*), matas de cordão arenoso, manguezais, lagunas, restingas, costões rochosos e as praias dos Meros, Aventureiro, Demo, Praia do Sul e do Leste (FEEMA, 2008).

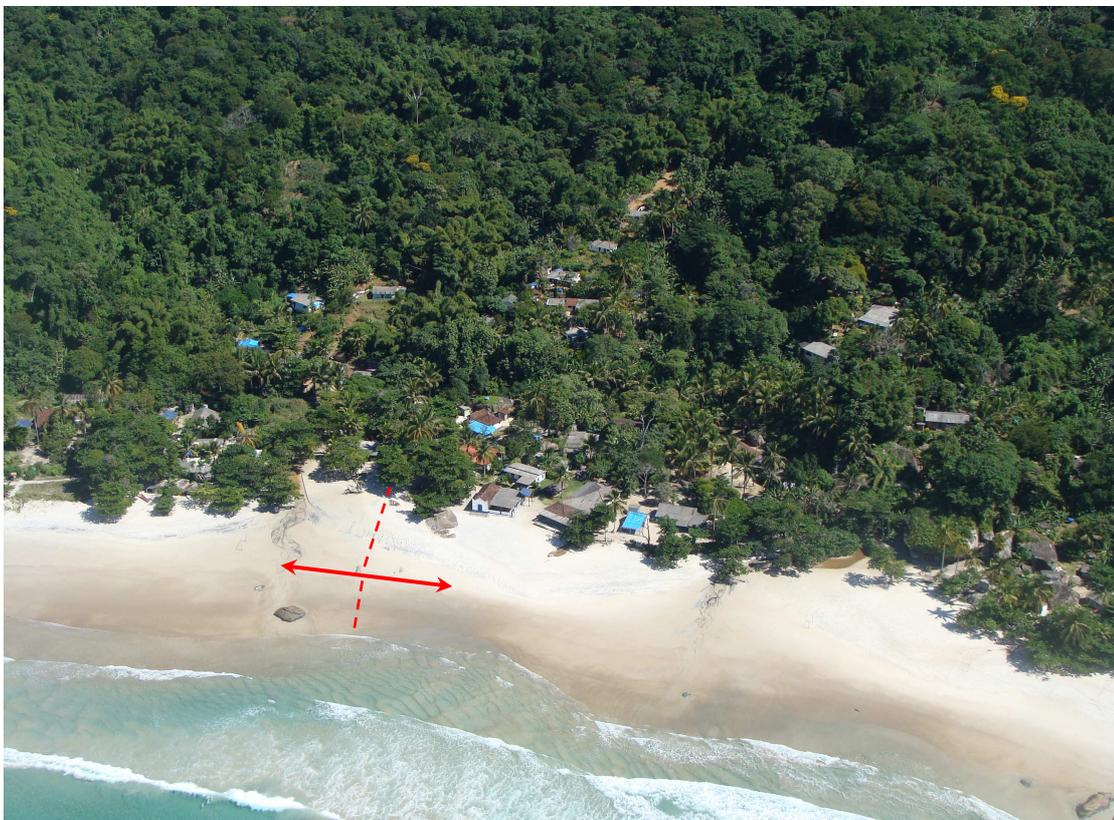
Localizada no extremo sudoeste da Ilha Grande, a praia dos Meros apresenta uma faixa arenosa de aproximadamente 120m de extensão, enquanto que a praia do Aventureiro localiza-se ao sul da mesma ilha com cerca de 480m de extensão (Figura 1.1). Assim como em toda Ilha Grande, as áreas de estudo são circundadas por remanescentes florestais atlânticos com diferentes estágios sucessionais, graus de preservação e níveis de intervenção humana. Os sítios de nidificação de *S. ingens* situam-se em faixa de antedunas, sendo que na praia dos Meros compreendeu uma área de 45 x 25m a uma distância perpendicular de 27,6m da linha de preamar de sizígia (Figura 1.2) e na praia do Aventureiro (Figura 1.3) delimitado por 18 x 4,5m de área a uma distância de 68,7m respectivamente.



**Figura 1.1.** Zoneamento territorial da Ilha Grande (23° 13,16' S e 44° 20,53' O), município de Angra dos Reis-RJ: demarcação dos domínios das UC's terrestres e marinha: Reserva Biológica Estadual da Praia do Sul, Parque Estadual da Ilha Grande e Parque Estadual Marinho do Aventureiro. Localização da praia dos Meros (1) e da praia do Aventureiro (2). Fonte: (FEEMA, 2008) (modificado).



**Figura 1.2** Linha de preamar e distância da faixa de antedunas, Praia dos Meros, Ilha Grande, Angra dos Reis-RJ. Fonte: Souza (2010).



**Figura 1.3** Linha de preamar e distância da faixa de antedunas, Praia do Aventureiro, Ilha Grande, Angra dos Reis-RJ. Fonte: INEA-RJ (2011).

## 2.2 DELINEAMENTO AMOSTRAL

Após reconhecimento dos sítios de nidificação, machos e fêmeas foram capturados, marcados com tinta atóxica colorida (Martins 1993) no mesoscuto, e, soltos para reconhecimento individual, análises comportamentais diretas e estimativa populacional (Figura 1.4). As análises relacionadas à estimativa populacional foram registradas em cada hora monitorada ao longo do estudo para obtenção de um valor médio diário do tamanho da população. Estes procedimentos foram realizados diariamente até o término do experimento. Um total de 44 indivíduos foram marcados, sendo 12 fêmeas e 33 machos. Pares *in copulo* formados aleatoriamente com alternância de indivíduos foram monitorados e registrados diariamente durante fotoperíodo compreendido das 6 às 20h com uso de cronometro, câmera filmadora digital para confecção do etograma de acasalamento e para obtenção de detalhes comportamentais mais acurados. Tabulações em planilhas foram realizadas a fim de obter dados quantitativos sobre as tentativas de cópulas. O esforço amostral compreendeu 45h de observação entre a 1ª quinzena de janeiro de 2010 e a 1ª e 2ª quinzena de janeiro de 2011, respectivamente.



**Figura 1.4** Espécimes adultos de *Sphex ingens* Smith 1856 identificado com tinta atóxica na região dorsal do corpo (mesoscuto). Fonte: Silva (2010).

Um total de 10 fêmeas, 11 machos residentes e 16 machos patrulheiros foram coletados e eutanasiados respeitando as condicionantes da autorização de pesquisa científica n. 002/2011 expedida pela Diretoria de Biodiversidade e Áreas Protegidas (INEA-RJ). Posteriormente foram fixados em solução de álcool 70%, identificados e etiquetados em relação ao *status* (no caso dos machos quanto à residente ou patrulheiro), sendo finalmente transportados para análises morfométricas e montagem em laboratório. Todas as coletas foram realizadas ao final de cada período analisado, como forma de subsidiar avaliações complementares do comportamento sexual através do reconhecimento de diferenças ou padrões morfométricos identificados entre fêmeas, e principalmente entre os machos em relação à residência e patrulha.

A avaliação do *status* dos machos coletados foi embasada a partir do comportamento territorial, conforme os estudos de Brockmann (1992), Strohm e Lechner (2000) e Peruquetti (2003), sendo residentes, aqueles que se encontram já estabelecidos em arenas de nidificação, e patrulheiros, aqueles que estão à procura de arenas para se estabelecer. A confirmação taxonômica específica e o sexo dos exemplares foram realizados *in loco* conforme descrições de Bohart e Menke (1976). Aspectos relacionados à distribuição regional seguiram os estudos de Amarante (2005b) e Buys (2009).

### 2.3 ANÁLISES COMPORTAMENTAIS

Inicialmente foram analisadas 5h de filmagem para obtenção de informações qualitativas durante o acasalamento (*ad libitum* Altmann, 1974), tomando como base a exibição de comportamentos que precedem (avistamento, orientação direcional e abordagem direta à fêmea), desencadeiam e encerram as tentativas de cópulas (a partir da soltura das genitálias) (Tabela 1.1). As observações quantitativas e cronológicas seguiram o método *sequence samples* (Altmann, 1974). A partir das observações qualitativas e quantitativas foram construídos diagramas de fluxo com base no estado atual dos comportamentos e das probabilidades condicionais de ocorrência e formação de processos estocásticos (Gottman e Roy, 1990). As nomenclaturas adotadas para as etapas do acasalamento seguiram as generalizações de Mathews (1975), enquanto os atos comportamentais específicos registrados seguiram os propostos de Martins e Bateson (1993) e Martins (1993).

**Tabela 1.1** Relação dos comportamentos de acasalamento observados para machos e fêmeas da espécie de vespa escavadora *Sphex ingens* Smith 1856 (Hymenoptera, Sphecidae).

Comportamento	Sigla	Descrição
Reconhecimento e investida	REIN	Avistamento e orientação direcional às fêmeas.
Imobilização	IMOB	Abordagem direta das fêmeas para tentativa copulatória. A imobilização das fêmeas, em geral, ocorre dorsalmente com uso do 1° par de apêndices.
<i>Display</i> agressivo (1)	DIS1	Ato comportamental caracteriza por mandíbulas entre-abertas e inclinação vertical do corpo sobre os últimos apêndices.
Enfrentamento	ENFR	Ato comportamental associado ao DIS1 demarcado pela agressividade e o avanço das fêmeas sobre os machos. Normalmente, desencadeado nas tentativas de imobilização lateral ou frontal.
Rejeição	REJE	Ato comportamental caracterizado pela recusa do parceiro nas tentativas de imobilização lateral e frontal. Este ato também foi observado quando houve excesso de tentativas de cópulas mal-sucedidas por um macho.
Monta	MONT	Ato comportamental recorrente após imobilização bem sucedida. Machos se mantêm paralelamente sobre as fêmeas como início da seqüência pré-copulatória.
Extrusão	EXED	Exposição do edeago, sendo precedente a intromissão na genitália das fêmeas.
Esfregação	EFED	Esfregar lateralmente o edeago no gáster feminino antes da intromissão genital.
Curvatura do gáster	CUGA	Fêmeas curvam o gáster para impedir o acesso dos machos à abertura genital.
Antenação	COAN	Comunicação por antenas.
Vibração alar	COAS	Comunicação por batimento das asas.
Intromissão do edeago	INED	Introdução do edeago na abertura genital.
<i>Dysplay</i> agressivo (2)	DIS2	Ato comportamental caracteriza por mandíbulas entre-abertas e intensa vibração de antenas.
Balanço	BACO	Ato comportamental insociável demarcado pelo balanço corporal na tentativa de desmontar o macho.
<i>Drumming</i>	DRUM	Consiste em bater múltiplas vezes um dos apêndices do 1° par ambulatorial contra o substrato.
Conúbio	CONU	Atividade sexual demarcada pela dinâmica copulatória de contração e flexão gastral.
Desprendimento genital	INSU	Não há apresamento genital após o conúbio caracterizando tentativa de cópula mal-sucedida (insucesso).
Permanece montado	PEMO	Permanência dos machos na posição de monta para iniciar nova tentativa copulatória.
Limpeza genital	LIGE	Limpeza da genitália com uso do 3° par de apêndices.
Apresamento genital	SUSS	Apresamento genital demarcando o sucesso copulatório do macho.
Desvencilhamento	DESV	Atos comportamentais de soltura após o apresamento genital. Fêmeas promovem empurrões usando os apêndices do 3° par ambulatorial, arraste do macho sobre o solo ou tentativas de voo
Auto-limpeza (1)	AUT1	Normalmente realizado pela fêmea durante o apresamento genital combinando limpeza das antenas e 1° par ambulatorial.
Auto-limpeza (2)	AUT2	Normalmente realizado pela fêmea durante o apresamento genital combinando limpeza da cabeça e dos olhos.
Fertilizar	FERT	Machos apresados durante a cópula inclinam o corpo verticalmente sobre os últimos pares de apêndices podendo evoluir para uma torção lateral do gáster ou se manter em decúbito dorsal.
Permanência	PERM	Permanência na arena de nidificação.
Dispersão	DISP	Dispersa da arena de nidificação

## 2.4 ANÁLISES MORFOMÉTRICAS

Os caracteres morfométricos foram mensurados sob estereomicroscópio binocular (u.o. corresponde a 0,06mm: Mandarin-de-Lacerda, 1995) provenientes de 41 caracteres tomados em adultos (Tabela 1.2). A massa corporal dos exemplares foi obtida por balança analítica digital com precisão de 0,01g, sendo considerado o peso seco dos indivíduos fixados após absorção da solução corporal por papel absorvente. Para confirmação da acurácia da medida cada caracter foi aferido três vezes, sendo que as médias obtidas foram consideradas valores reais. Com exceção da seleção e mensuração dos caracteres dos apêndices ambulatórios dos espécimes, os demais caracteres selecionados baseiam-se em estudos com vespas sociais, amplamente testados e de grande confiabilidade em ensaios clássicos para o grupo (Shima et al., 1994, 2000, 2003; Sakagami et al., 1996; Noll e Zucchi, 2002; Noda et al., 2003).

**Tabela 1.2** Descrição das variáveis morfométricas empregadas em relação à estrutura corporal analisadas de *Sphex ingens* Smith 1856 (adaptado Shima et al., 1994, 2000, 2003; Sakagami et al., 1996; Noll e Zucchi, 2002; Noda et al., 2003).

Estrutura corporal	Sigla	Descrição do caracter
Cabeça	CSC	Comprimento superior da cabeça: vértex anterior ao posterior
	LC	Largura frontal máxima da cabeça: passando pelas emarginações dos olhos
	CC	Comprimento da cabeça: vértex à extremidade do clipeo
	DMAI	Distância máxima interorbital
	LO	Largura do olho: margem externa à margem interna
Apêndices	Cfe <sub>1,2 e 3</sub>	Comprimento do fêmur (1º, 2º e 3º apêndice ambulatório)
	Lfe <sub>1,2 e 3</sub>	Largura do fêmur (1º, 2º e 3º apêndice ambulatório)
	Cti <sub>1,2 e 3</sub>	Comprimento da tíbia (1º, 2º e 3º apêndice ambulatório)
	Cts <sub>1,2 e 3</sub>	Comprimento do tarso (1º, 2º e 3º apêndice ambulatório)
	Lts <sub>1,2 e 3</sub>	Largura do tarso (1º, 2º e 3º apêndice ambulatório)
Mesosoma	LP	Largura do pronoto
	LM	Largura do mesoscuto
	CM	Comprimento do mesoscuto
	Cme	Comprimento do mesoscutelo
	CMt	Comprimento do metanoto
	AME	Altura do mesosoma: extremidade ventral à dorsal
	CME	Comprimento total do mesosoma: extremidade anterior do pronoto à extremidade posterior do propódeo
	CP	Comprimento do propódeo
Metasoma	AG	Altura do gáster: extremidade ventral à extremidade dorsal
	CG	Comprimento do gáster: extremidade anterior do 1º tergito gastral a extremidade distal do abdome
	CT <sub>1,2,3 e 4</sub>	Comprimento (1º, 2º, 3º e 4º tergito gastral)
	AAT <sub>1</sub>	Altura apical do 1º tergito
	ABT <sub>1</sub>	Altura basal do 1º tergito
	LT <sub>2,3 e 4</sub>	Largura (2º, 3º e 4º tergito gastral)
Asa	CMA	Comprimento da asa anterior: ao longo da margem anterior da asa, sendo da base da tégula até o ápice.
	LAA	Largura da asa anterior

## 2.5 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Para testar a hipótese, inicialmente, foi descrito o comportamento sexual *in natura* da espécie através da marcação individual de machos e fêmeas. Posteriormente, os aspectos de corte mais marcantes no acasalamento foram selecionados e quantificados, bem como as observações comportamentais dos machos que exerciam residência ou patrulha e suas relações com a presença ou ausência de fêmeas nos sítios de nidificação.

Para determinação dos comportamentos de estado a frequência absoluta total dos atos comportamentais para cada etapa do acasalamento exibido por machos e fêmeas foram transformados em frequências relativas. A frequência dos atos comportamentais comuns entre machos e fêmeas foi submetida ao Teste do  $\chi^2$  e logaritimizadas para reduzir a variação das frequências, quando necessário.

A consolidação das frequências que refletem os comportamentos sexuais de estado foi submetida aos modelos que avaliam as probabilidades condicionais e formação de processos estocásticos. As probabilidades condicionais através da distribuição de Poisson ( $pr(x)=\mu^x e^{-\mu}/x!$ ) estimaram a probabilidade de ocorrência do elemento B ( $B(pr[A \rightarrow B])$ ) e formação do processo estocástico [ $fX(t_{n+1}) (A_{n+1}|B(t_n) = x_n, \dots, X(t_1)=x_1) = fX(t_{n+1})(C_{n+1}|X(t_n)=D_n)$ ]. O Processo de Markov foi analisado a partir da matriz transição [ $X_n(A_1)$  estado atual;  $X_{n+1}(A_1+1)$  estado futuro;  $X_i(A)$  conjunto particular de valores das variáveis aleatória de estado]. As probabilidades de transição foram estabelecidas pela Distribuição de Poisson e o modelo linear contraposto Markoviano pelo software *add-in (freeware)* para Microsoft Excel® desenvolvido pelo Operation Research Group da Universidade do Texas. A comparação entre os modelos de Distribuição de Poisson e o Modelo Markoviano foram submetida ao Teste Kolmogorov-Smirnov ( $p < 0.01$ ).

A estimativa populacional foi calculada em intervalos regulares a cada 1 hora monitorada através de machos e fêmeas marcados e sem marcações conforme as exigências do modelo de Lincoln-Petersen (modificado de Silveira Neto, 1976), sendo o valor médio diário considerado o número real de indivíduos contabilizados no respectivo dia, uma vez calculado o erro padrão e o intervalo de confiança do tamanho da população, por se tratar de uma estimativa. A aplicação deste método permitiu monitorar as flutuações de indivíduos (fêmeas, machos residentes e patrulheiros) diariamente e ao longo de todo o experimento. Normalmente, o modelo de Lincoln-Petersen consiste na captura e marcação de indivíduos de uma população, em um curto intervalo de tempo, sendo liberados novamente no ambiente. Passado um tempo para que os indivíduos marcados se incorporem novamente na população,

retorna-se ao campo, em geral, para uma nova coleta de indivíduos. O que em nosso caso, a simples visualização de indivíduos com marcações e sem marcações distribuídos nos sítios de nidificação a cada hora monitorada permitia o cálculo do tamanho da população e reduzia a interferência negativa do estresse do manejo nos indivíduos. A proporção sexual foi calculada dividindo-se o número de fêmeas pelo número de machos (Magurran, 2004), utilizando os procedimentos de monitoramento aplicados para cálculo da estimativa populacional (monitoramento por hora e diário).

Entre os aspectos físicos e temporais da corte e cópula selecionados e quantificados para analisar as influências sobre o sucesso e o insucesso: (1) a antenação; (2) o tempo bruto de cópula [tempo total investido que envolve desde a imobilização da fêmea até a soltura da fêmea pelo parceiro, independente do sucesso ou insucesso, ou seja, o somatório do tempo de corte e tempo de cópula (*stricto*)]; (3) tempo de corte (tempo total investido até obtenção de cópula completa); (4) e o tempo líquido de cópula (*stricto*) (tempo total investido na fertilização da fêmea). Neste contexto, o coeficiente de correlação de *Spearman* foi usado para correlacionar a *performance* individual do movimento das antenas durante as interações sexuais e o tempo de corte, enquanto o coeficiente de correlação de *Pearson* foi aplicado para avaliar a frequência acumulada do sucesso de cópula e o tempo bruto de cópula investido no ato comportamental. As significâncias dos coeficientes de correlação foram avaliadas pelo Teste *t*.

Considerando a razão sexual monitorada e o número de machos que exerciam comportamentos de residência ou patrulha no sítio de nidificação foram avaliadas a significância do número de tentativas de cópulas e número de cópulas bem-sucedidas entre residentes e patrulheiros nos períodos monitorados através do Teste *t*.

Para avaliar se o polimorfismo masculino é um reflexo adaptativo direto na manipulação e domínio das áreas de nidificação ou escolha das fêmeas por um dos padrões (residência ou patrulha), primeiramente, foram considerados os resultados dos aspectos comportamentais descritos (o estado do comportamento, as probabilidades condicionais e os processos estocásticos), o monitoramento da estimativa populacional e razão sexual. Posteriormente, as dimensões corporais foram registradas para avaliar a existência de padrões morfométricos de caráter intersexual e intra-sexual (assimetria nos grupos: fêmeas, os machos residentes e patrulheiros).

Desta forma, a normalidade dos caracteres morfométricos foi avaliada pelo Teste de Kolmogorov-Smirnov ao nível de significância de 5%. A análise de variância de Friedman ( $p < 0,05$ ) foi utilizada para comparação e diferenciação dos caracteres entre os sexos ou em

relação ao *status* dos machos (Zar, 2010). Para explorar e analisar as diferenças dos vários caracteres específicos mensurados os dados foram submetidos às análises multivariadas pelas técnicas de análise discriminante e a distância de Penrose/Mahalanobis para diferenciação dos grupos (fêmeas, machos residentes e patrulheiros). Análise de componentes principais (ACP) foi utilizada para avaliar a variação dos principais caracteres estruturais (CSC – comprimento superior da cabeça; CME – comprimento do mesosoma; e, CG – comprimento do metasoma/gáster) e da massa corporal, sendo as diferenças avaliadas pelo teste de Kruskal-Wallis e comparações realizadas Student-Newman-Keuls.

As análises estatísticas foram realizadas através do uso de *softwares* de estatística de caráter *freeware*, como o Bioestat 5.0<sup>®</sup> e o Past 2.12<sup>®</sup>.

### 3. RESULTADOS

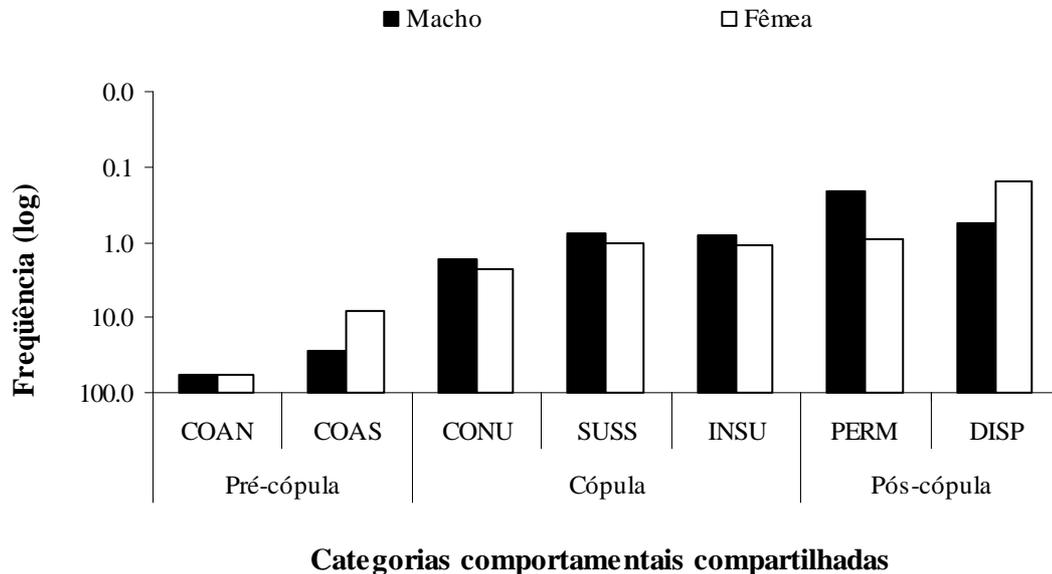
#### 3.1 REPERTÓRIO COMPORTAMENTAL DE ACASALAMENTO E COMPARAÇÕES INTERSEXUAIS DOS ATOS COMPORTAMENTAIS

Através das filmagens foram analisadas 224 tentativas de cópulas em 137 pareamentos formados aleatoriamente com alternância de indivíduos machos e fêmeas caracterizando um sistema de acasalamento promíscuo para *Sphex ingens* Smith 1856. Em todos os casos, a tentativa de cópula foi feita pelo macho. Foram registrados confrontos entre machos pela oportunidade de acasalar com uma fêmea, antes das tentativas de cópula (N=4) ou durante o conúbio (N=14), onde o êxito deste comportamento representou 22,2%.

A seqüência comportamental categorizou 4 etapas: identificação, pré-cópula, cópula e pós-cópula. Um total de 19.196 atos foram contabilizados e distribuídos em 26 comportamentos sexuais (corte e cópula) entre as etapas postuladas. As fêmeas apresentaram repertório para acasalamento mais diversificado constituído por 10 comportamentos exclusivos (2.319 atos, 12,0%), enquanto os machos apresentaram 9 comportamentos exclusivos (940 atos, 4,8%). Sete comportamentos foram comuns entre os sexos (15.937 atos, 83,0%), entretanto não houve diferença significativa ( $\chi^2=16,622$ , Gl=n-1,  $p<0,01$ ) (Figura 1.5).

As etapas do acasalamento com maior freqüência para ambos os sexos foram a pré-cópula e a cópula, uma vez que os atos comportamentais relacionados à comunicação

(antenação e vibração de asas) foram mais representativos e recorrentes entre ambas as etapas. Comparativamente, a menor frequência avaliada para os machos foi registrada na etapa de pós-cópula, enquanto que nas fêmeas foi obtida na etapa de identificação.



**Figura 1.5** Flutuação comparativa entre a frequência logaritimizada e não significativa ( $\chi^2=16,622$ , GL=n-1,  $p<0,01$ ) dos atos comportamentais comuns de *Sphex ingens* Smith 1856. Os comportamentos comuns representam: (COAN) antenação; (COAS) vibração alar; (CONU) conúbio/cópula *stricto*; (SUSS) apresamento das genitálias/sucesso; (INSU) não há apresamento das genitálias/insucesso; (PERM) permanência na arena de nidificação; (DISP) dispersão/saída da arena de nidificação.

A relação entre fêmeas monitoradas e as tentativas de cópulas ao longo das atividades de fundação dos ninhos totalizou 104 tentativas, sendo que 14,2% ocorreram na fase de seleção da área, 53,5% na escavação do túnel, 25,0% escavação das câmaras de provisionamento e 7,1% no fechamento total do ninho, sendo registrados comportamentos de rejeição apenas na fase de escavação do túnel. Em todas as observações, machos residentes ou patrulheiros abordaram agressivamente as fêmeas na tentativa de imobilizar e manipular a prática do acasalamento não sendo evidenciados comportamentos gestuais de corte precedentes à abordagem das fêmeas.

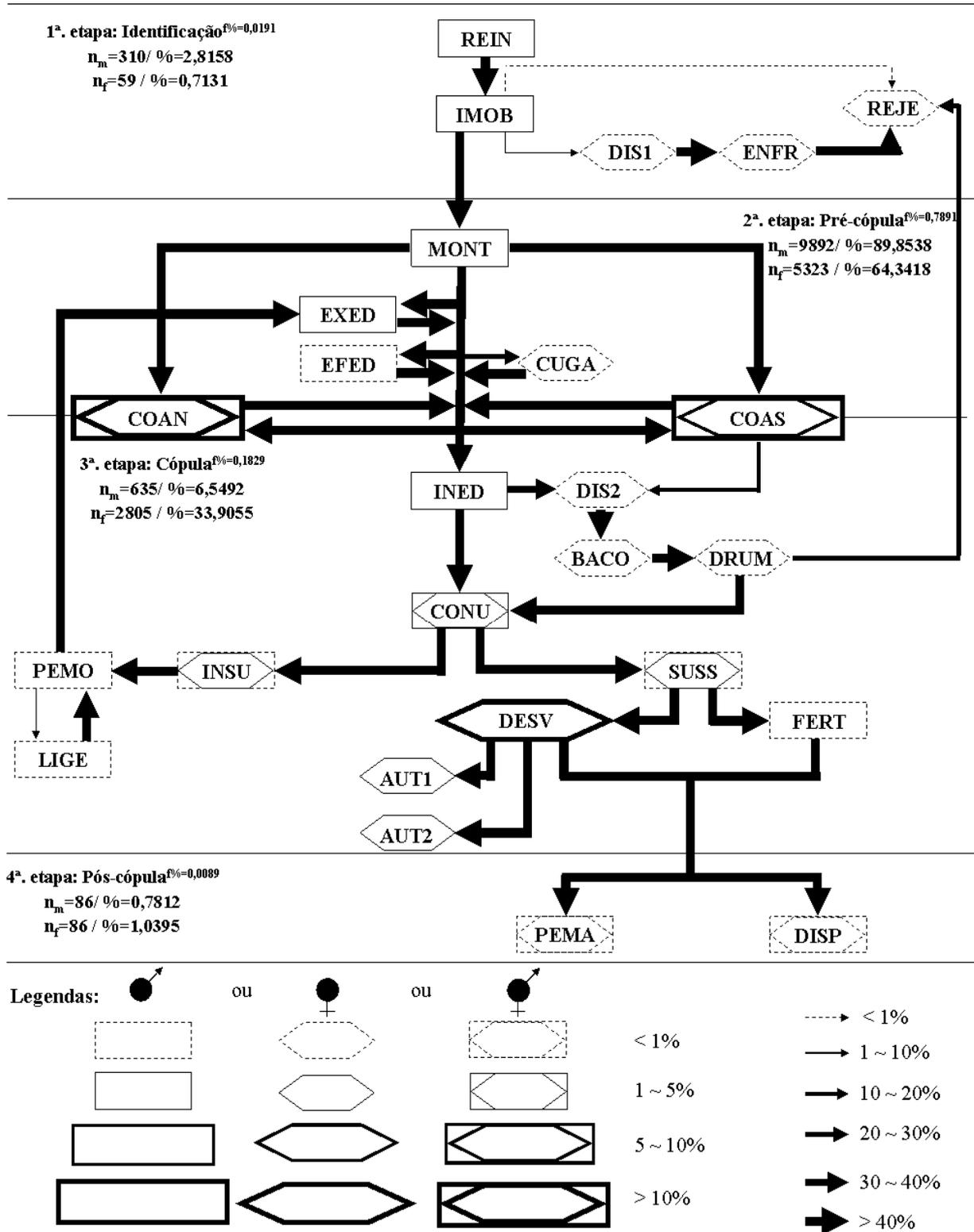
Descritivamente, a etapa de identificação consistiu no reconhecimento visual e investida em direção às fêmeas (N=155) que se encontravam envolvidas em atividade nos seus respectivos ninhos ou eram interceptadas durante o vôo sobre o sítio de nidificação (Figura 1.6). O sucesso na imobilização totalizou 80,0% (N=124) entre todas as tentativas de abordagem. Em 18,7% dos casos, os machos não conseguiram imobilizar (N=14, 48,2%) ou

foram rejeitados antes de qualquer tentativa (N=15, 51,7%), uma vez que as fêmeas sempre se mostraram agressivas.

O início da etapa de pré-cópula é caracterizado pela monta, seguido por intensa *performance* na comunicação, culminando na extrusão do edeago antes da intromissão na abertura genital feminina. Em alguns casos, machos esfregaram o edeago lateralmente no gáster feminino antes da intromissão, enquanto as fêmeas dificultaram a cópula a partir da curvatura do gáster (Figura 1.6).

Na etapa de cópula, fêmeas receptivas posicionaram o gáster paralelamente ao substrato para intromissão do edeago. Movimentos rítmicos de contração e flexão orientaram o apresamento copulatório, como garantia do sucesso reprodutivo. Fêmeas exibiram comportamentos de auto-limpeza durante o apresamento de seus órgãos genitais (Figura 1.6, Figura 1.7, Figura 1.8), assim como foram estimuladas a adotarem comportamentos de soltura. Os registros apontaram que o excesso de tentativas de cópulas por um mesmo macho pode resultar na escalada gradual do aumento da agressividade na tentativa de desmontar o macho até a sua rejeição (Figura 1.6).

Na pós-cópula, após o desprendimento da genitália, os machos promoveram limpeza das mesmas. Comportamentos de dispersão ou permanência nas arenas de nidificação após a soltura na pós-cópula foram observados em machos e fêmeas. As fêmeas exibiram após a cópula maior comportamento de permanência na arena de nidificação em relação à dispersão, respectivamente 84,8% e 15,1%, enquanto que os machos apresentaram comportamento inverso, com maior dispersão (73,2%) em relação à permanência (26,7%). Entre os machos que se mantiveram na arena de nidificação após a cópula efetiva foram observadas redução de atividades motoras exibidas pela baixa mobilidade das antenas e vibração de asas caracterizando um período de recuperação de  $124,10 \pm 39,30$ s antes de uma nova tentativa de cópula (Figura 1.6).



**Figura 1.6** Diagrama de fluxo simplificado dos comportamentos de estado referentes ao repertório do comportamento sexual e a freqüência dos atos comportamentais da espécie *Sphex ingens* Smith 1856 (Hymenoptera, Sphecidae) entre as etapas registradas de identificação, pré-cópula, cópula e pós-cópula. Símbolos identificam os sexos. O tamanho dos símbolos e a espessura de suas respectivas linhas a freqüência de ocorrência do comportamento. Setas demarcam a transição de um comportamento para o próximo através do ponto direcional e a espessura de suas linhas indicam a classe de freqüência.



**Figura 1.7** Seqüenciamento da etapa de identificação e pré-cópula: (a) Tentativas de imobilização do macho no ato de aprovisionamento de presas. (b) Imobilização eficiente e caracterização do ato de monta na arena de nidificação. (c) Extrusão do edeago masculino. Fêmea demonstra comportamento misto de receptividade por manter erguidos os últimos pares de apêndices e agressividade com mandíbulas entre-abertas. Fonte: Pederassi (2010).



**Figura 1.8** Seqüenciamento da etapa de cópula: (a) início da intromissão do edeago. Cópula durante a escavação do ninho – fêmea carregando um torrão de areia. (b) Conúbio, movimentos de contração gastral. (c) Conúbio, movimentos de flexão gastral. (d) Sucesso copulatório – apresamento dos órgãos seguradores. Macho com corpo verticalmente inclinado e fêmea promovendo auto-limpeza. Fonte: Pederassi (2010).

As probabilidades condicionais de transição foram significativamente diferentes entre o modelo de distribuição de Poisson e o modelo linear contraposto Markoviano ( $D_{max}=0,240$ ,

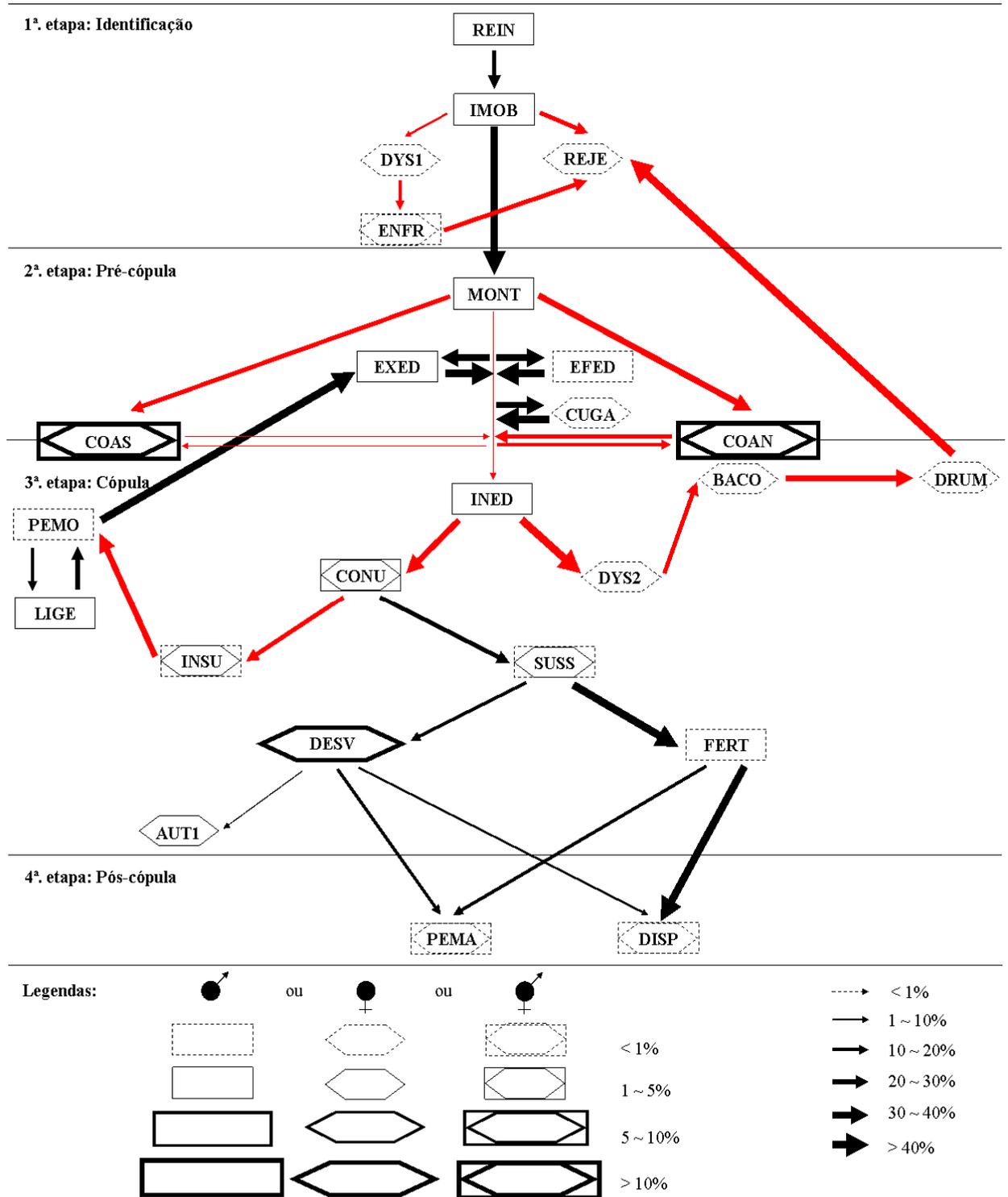
$G1=n-1, p<0,01$ : Kolmogorov-Smirnov), de forma que os vetores de probabilidades limites foram construídos pelo Processo de Markov.

A cadeia markoviana representa um caso especial de processos estocásticos com estado temporal discreto, onde os estados anteriores são de pouca importância para prever os estados posteriores, desde que o estado imediato seja conhecido. Assim, os parâmetros extraídos pelo modelo foram aplicados para reconhecer padrões e tendências para consolidação das frequências que caracterizam o estado atual dos comportamentos.

As previsões apresentadas pela Cadeia de Markov reforçaram que a frequência de transição probabilística dos comportamentos exibidos durante o acasalamento foram comparativamente diferente entre machos e fêmeas em relação as transições comportamentais de estado. No entanto, machos e fêmeas apresentaram equivalência no número de comportamentos, ou seja, 9 comportamentos exclusivos para cada sexo, uma vez que o comportamento de autolimpeza (AUT2) foi considerado irrelevante para as fêmeas.

Os comportamentos de machos e fêmeas tendem a padrões não aleatórios. Os resultados expressos pelo diagrama da cadeia de Markov destacaram que as transições comportamentais de comunicação que se relacionam aos comportamentos COAN e COAS durante a pré-cópula e cópula pouco influenciam nos comportamentos de acasalamento para *S. ingens*, sendo respectivamente 7,9 e 21,4%. Estas tendências exploradas sugerem que os comportamentos relacionados ao cortejo físico podem não interferir na seleção das fêmeas por parceiros, o que fomenta a possibilidade da seleção ocorrer por outros tipos de comportamentos ou por fenótipos diferentes presentes entre os machos.

A transição dos comportamentos agonísticos exibidos pelas fêmeas durante as etapas do acasalamento, como a identificação (DYS1: 10,3%; ENFR: 33,3% e REJE: 33,0%) e cópula (DYS2: 24,5%; BACO: 31,1%; DRUM: 64,3% e REJE: 45,9%), demarcam forte tendência progressiva na triagem dos machos, uma vez que as abordagens mal-concebidas e a própria intromissão do edeago condicionaram os constantes comportamentos de aumento de agressividade nas fêmeas. Outra tendência apontada pelo diagrama de cadeia de Markov é a possibilidade dos machos permanecerem montados (47,9%) nas fêmeas a partir de tentativas de cópulas mal-sucedidas (Figura 1.9).

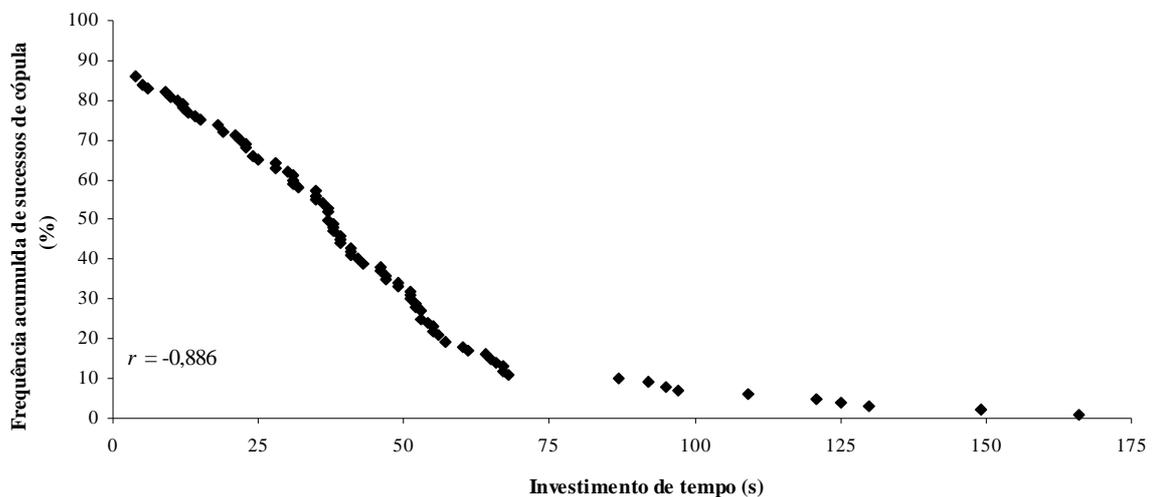


**Figura 1.9** Representação diagramática da Cadeia de Markov para o repertório de comportamento sexual da espécie *Spheg ingens* Smith 1856 (Hymenoptera, Sphecidae). Símbolos identificam os sexos. O tamanho dos símbolos e a espessura de suas respectivas linhas a frequência de ocorrência do comportamento. Setas demarcam a transição de um comportamento para o próximo através do ponto direcional e a espessura de suas linhas indicam a classe de frequência.

### 3.2 PADRÕES COPULATÓRIOS GERAIS E COMPARAÇÕES COMPORTAMENTAIS DE CÓPULA ENTRE MACHOS RESIDENTES E PATRULHEIROS

As tentativas de cópulas foram variáveis entre 1 a 9 ( $1,65 \pm 1,20$ ) resultando no tempo médio investido  $59,67 \pm 42,26s$ , onde o macho pode permanecer montado sobre a fêmea independentemente do sucesso ou insucesso reprodutivo. Comparativamente, o percentual de tentativas de cópula com base na intromissão da genitália demonstrou que o número de sucessos e insucessos correspondeu respectivamente a 43,1% e 56,9%. Em nenhum momento, os machos foram avistados no interior dos ninhos na presença ou ausência das fêmeas.

A correlação entre a frequência acumulada no sucesso copulatório e o tempo total bruto investido foi significativamente negativa para o ato ( $r = -0,886$ ,  $t = -16,919$ ,  $Gl = n - 2$ ,  $p < 0,001$ ) (Figura 1.10), uma vez que, as relações demonstram tendências de redução progressiva do percentual de frequência de sucesso de cópula à medida que o tempo de investimento aumenta, do contrário percentuais de frequência de sucesso de cópula acima de 50% são caracterizados com baixo investimento de tempo. O tempo líquido de cópula (*stricto*) esteve entre 5 à 78s ( $28,15 \pm 12,57s$ ), de forma que comparativamente, os machos residentes apresentaram tempo médio de cópula  $32,52 \pm 16,69s$ , enquanto os machos patrulheiros apresentaram  $21,50 \pm 9,89s$  respectivamente.

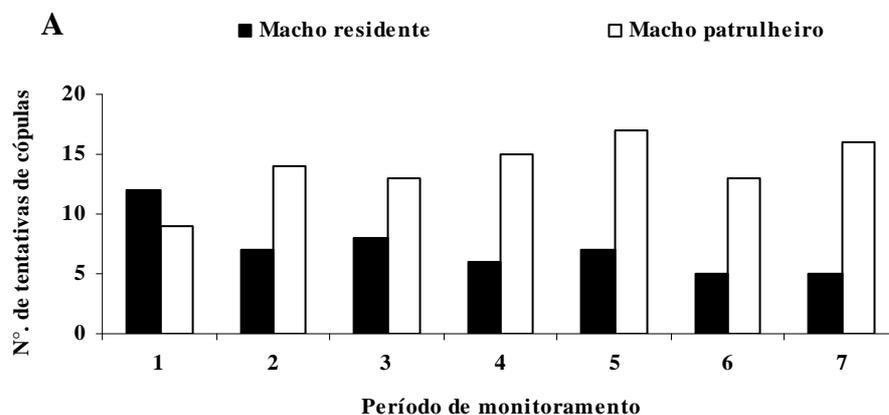


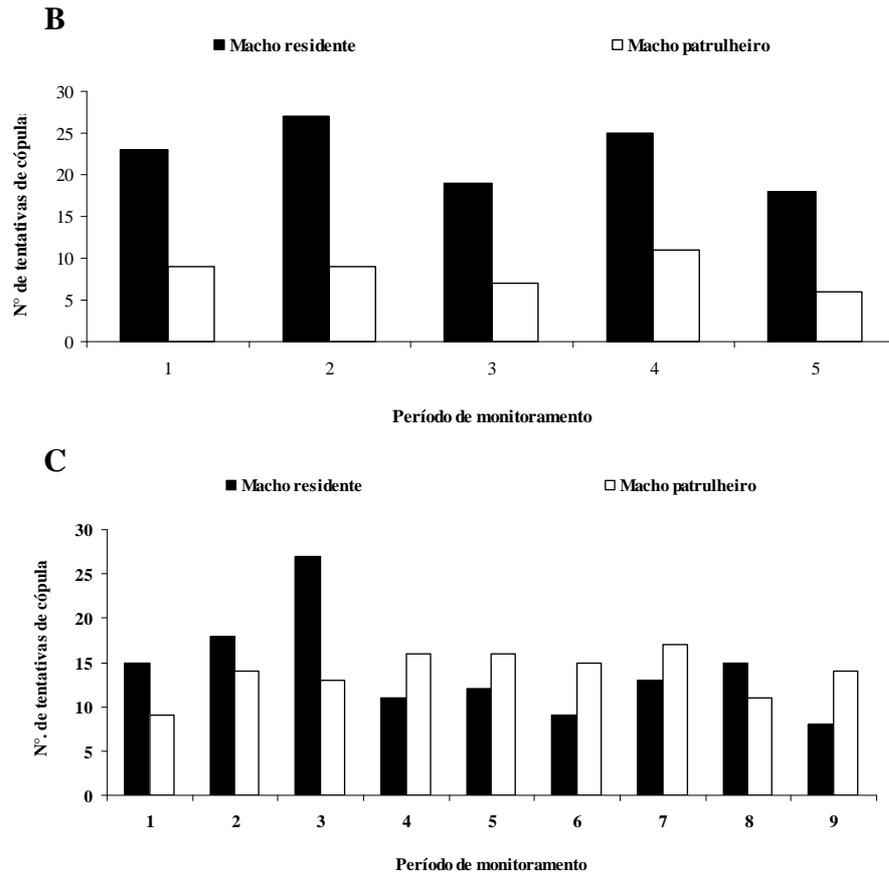
**Figura 1.10** Correlação da frequência do sucesso copulatório acumulado e o tempo investido de *Sphex ingens* Smith 1856 (Hymenoptera, Sphecidae) em relação a 86 amostras analisadas ( $r = -0,886$ ,  $t = -16,919$ ,  $Gl = n - 2$ ,  $p < 0,001$ ).

Padrões copulatórios filmados e tabulados em planilhas com base em todas as tentativas de cópulas, no número de cópulas bem sucedidas e nas razões sexuais médias monitoradas em cada período descreveram flutuações diferenciais entre machos. As tentativas

de cópulas monitoradas na 2ª quinzena de janeiro de 2010 por machos residentes e patrulheiros compreenderam respectivamente,  $7,14 \pm 2,41$  e  $13,85 \pm 2,60$  e foram significativamente diferentes ( $t=3,767$ ,  $Gl=n-1$ ,  $p<0,01$ ) (Figura 1.11A), concomitantemente, o número médio de cópulas bem sucedidas diferiu significativamente ( $t=4,035$ ,  $Gl=n-1$ ,  $p<0,01$ ) entre machos residentes ( $2,70 \pm 1,40$ ) e patrulheiros ( $7,60 \pm 2,10$ ). A razão sexual média foi 3,75 machos para cada fêmea. Durante o período monitorado a subpopulação encontrava-se no término da estação reprodutiva, visto ao pequeno número de indivíduos ativos, grande concentração de indivíduos mortos nas áreas circunvizinhas ao sítio de nidificação, e principalmente, por não mais serem avistados em fevereiro de 2010. Análises durante o período demonstraram que machos residentes apresentaram menor densidade e foram registrados continuamente patrulhando outras arenas de nidificação em períodos (horários) de escassez de fêmeas, ao contrário dos machos patrulheiros que apresentaram maior densidade durante o período.

As tentativas de cópulas entre machos residentes ( $22,40 \pm 8,84$ ) e patrulheiros ( $8,40 \pm 1,94$ ) monitoradas na 1ª quinzena de janeiro de 2011 foram significativamente diferentes ( $t=12,780$ ,  $Gl=n-1$ ,  $p<0,01$ ) (Figura 1.11B). Também houve diferenças significativas ( $t=7,732$ ,  $Gl=n-1$ ,  $p<0,01$ ) entre o número médio de cópulas bem-sucedidas para machos residentes ( $12,00 \pm 2,30$ ) e patrulheiros ( $2,00 \pm 1,90$ ). O número de machos e fêmeas compreendeu respectivamente,  $41,00 \pm 1,51$  e  $10,01 \pm 0,91$ , sendo a proporção sexual de 4,10 machos para cada fêmea durante o período monitorado. A semelhança dos valores médios nas tentativas de cópulas obtidas por machos residentes ( $14,22 \pm 5,71$ ) e patrulheiros ( $13,88 \pm 2,57$ ) não resultou em diferenças significativas na 2ª quinzena de janeiro de 2011 ( $t=0,142$ ,  $Gl=n-1$ ,  $p<0,01$ ) (Figura 1.11C), da mesma forma que o número de cópulas bem sucedidas ( $t=0,463$ ,  $Gl=n-1$ ,  $p<0,01$ ) entre machos residentes ( $5,60 \pm 2,20$ ) e patrulheiros ( $5,10 \pm 1,40$ ). A razão sexual média foi 4,60 machos para cada fêmea durante o período.





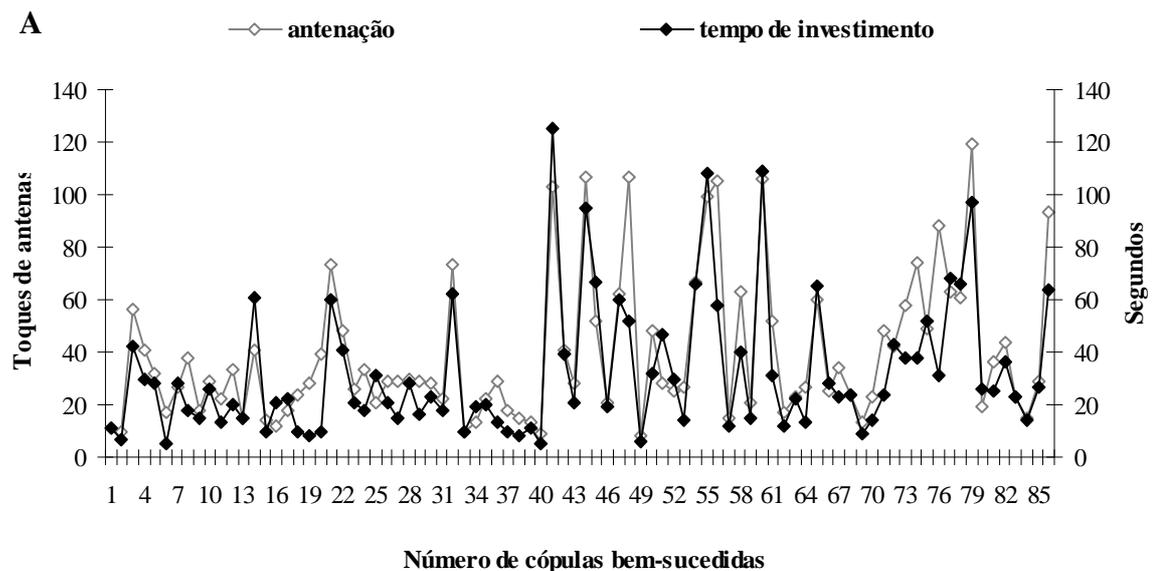
**Figura 1.11** Tentativas de cópulas exercidas por machos residentes e patrulheiros da espécie *Spheg ingens* Smith 1856 (Hymenoptera, Sphecidae). A – tentativas de cópulas monitoradas na 2ª quinzena de janeiro de 2010 a partir de uma amostra de 147 tentativas; B - tentativas de cópulas monitoradas na 1ª quinzena de janeiro de 2011 a partir de uma amostra de 154 tentativas; C - tentativas de cópulas monitoradas na 2ª quinzena de janeiro de 2011 a partir de uma amostra de 253 tentativas.

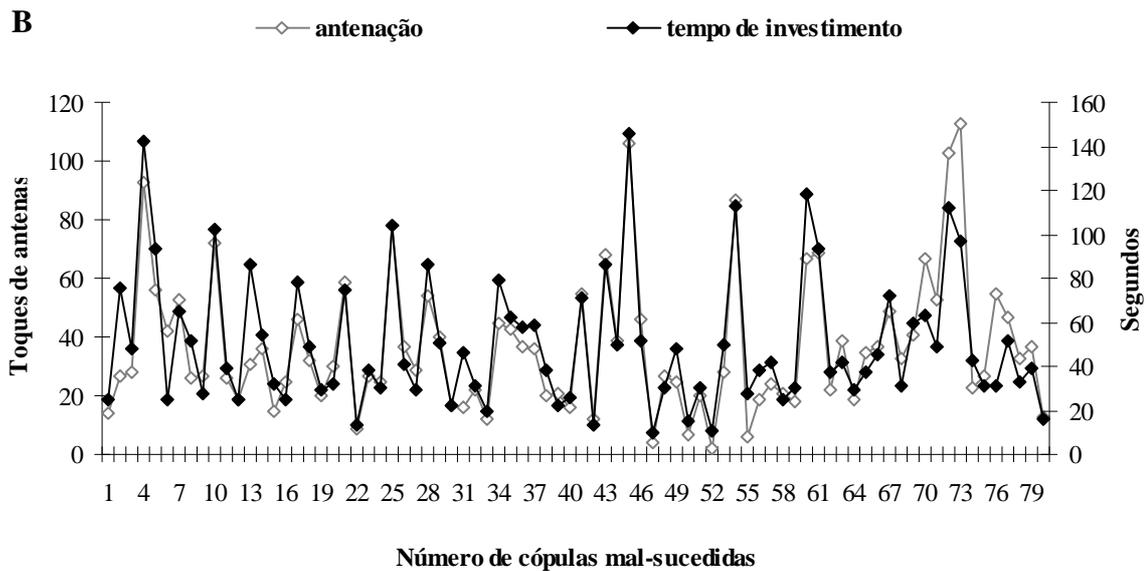
### 3.3 PADRÕES DE ANTENAÇÃO E SUAS RELAÇÕES TEMPORAIS

Atividades de antenação foram registradas em todas as tentativas copulatórias analisadas para a espécie *S. ingens* e representaram o comportamento estado com maior frequência para os machos, independentemente da frequência de transição probabilística descrita pela Cadeia de Markov. A representatividade imediata do comportamento, possivelmente descreve um dos poucos comportamentos gestuais visíveis e mensuráveis *in natura* compreendidos nas etapas de pré-cópula e cópula. Um único tipo de movimento de antena foi observado nos machos antes e durante intromissão da genitália, implicando em contato direto através de uma série rítmica de vibrações, com ambas as antenas deslocando-se

alternadamente ou simultaneamente para cima e para baixo batendo na cabeça e antenas das fêmeas.

Foram consideradas para análise a ocorrência total 6344 toques de antenas exibidos por 200 tentativas copulatórias com base na intromissão da genitália (cópulas completas), onde machos interagiram sexualmente com as fêmeas, independentemente do sucesso ou insucesso. A média do número de toques de antenas e o tempo de corte investido compreenderam para as cópulas bem sucedidas  $39,38 \pm 27,41$  e  $32,30 \pm 25,55$ s (Figura 1.12A), enquanto que  $36,06 \pm 23,66$  e  $50,66 \pm 30,22$ s para cópulas mal-sucedidas (Figura 1.12B), sendo estas variáveis respectivamente correlacionadas ( $r_s=0,838$ ,  $t=14,127$ ,  $p<0,001$  e  $r_s=0,847$ ,  $t=14,083$ ,  $p<0,001$ ). Entretanto, o número de toques de antenas entre cópulas bem sucedidas e mal-sucedidas não diferiu estatisticamente ( $t=0,607$ ,  $Gl=n-1$ ,  $p<0,01$ ) ao contrário do tempo de corte investido entre as respectivas cópulas ( $t=4,236$ ,  $Gl=n-1$ ,  $p<0,01$ ).





**Figura 1.12** Flutuação do número de toques de antenas em relação ao tempo investido líquido para os machos de *Sphex ingens* Smith 1856 (Hymenoptera, Sphecidae): A – cópulas bem-sucedidas durante a cópula ( $r_s=0,838$ ,  $t=14,127$ ,  $p<0,001$ ), B – cópulas mal-sucedidas ( $r_s=0,847$ ,  $t=14,083$ ,  $p<0,001$ ).

### 3.4 PADROES MORFOMÉTRICOS ENTRE OS GRUPOS

Todos os caracteres mensurados entre as fêmeas, machos residentes e machos patrulheiros foram homocedáticos (Kolmogorov-Smirnov:  $p>0,05$ ). Comparativamente, as médias registradas pelos caracteres morfológicos analisados demonstraram que os machos residentes foram relativamente maiores em relação aos machos patrulheiros e fêmeas com exceção dos caracteres  $CT_2$ ,  $CT_4$ ,  $Cts_1$  e  $Cts_2$ . Respectivamente, os machos patrulheiros foram relativamente maiores que as fêmeas, enquanto as fêmeas apresentaram médias de caracteres morfológicos menores do que os grupos de machos, excetuando os caracteres  $DMAI$ ,  $LM$ ,  $CM$ ,  $CMt$ ,  $Ct_1$ ,  $Ct_4$ ,  $LAA$ ,  $Cts_1$ ,  $Lts_1$ ,  $Cts_2$ ,  $Cts_3$ .

Os resultados gerados pela análise de variância demonstraram que não existiu diferença entre 63 combinações de caracteres (*ranks*) entre os sexos ou em relação ao *status* dos machos (residentes ou patrulheiros). Por outro lado, foram observadas diferenças significativas em 106 combinações de caracteres respectivamente aos grupos analisados, sendo 5 na cabeça, 10 no mesosoma, 26 no metasoma, 64 nos apêndices, e finalmente a combinação de comprimento margem anterior e largura da asa. Excetuando os caracteres mensurados das asas, de forma isolada os caracteres mais expressivos entre os grupos estudados com um maior número de combinações foram  $DMAI$ ,  $LO$ ,  $LM$ ,  $CMt$ ,  $ABT_1$  e  $Cts_2$ ,

enquanto os caracteres que apresentaram menor número de combinações significativas foram CC, LP, AG, Cts<sub>1</sub>, Lfe<sub>2</sub> e Cti<sub>2</sub> (Tabela 1.3).

**Tabela 1.3** Resultados da análise de variância para os caracteres morfológicos mensurados em relação aos três grupos avaliados de *Sphex ingens* Smith 1856 (Hymenoptera, Sphecidae).

Estrutura corporal específica	± Dp			Fr Gl=n-1	Friedman			
	Fêmea (n=11)	Macho(R) (n=10)	Macho(P) (n=16)		Ranks	p	Padrões	
Cabeça	LC	9,13±0,84	10,45±0,54	9,37±0,66	100,88	1 LC; CC	ns	a
	CC	9,08±0,92	9,70±0,41	9,13±0,63		5 LC; CC; LO; DMAI	< 0,05	b, c, d
	DMAI	4,06±0,42	4,37±0,16	4,01±0,22				
	LO	2,53±0,29	3,06±0,34	2,67±0,30				
Mesosoma	LP	4,19±1,09	5,34±0,56	4,38±0,60	214,33	7 LP; LM; CM; Cme; CMt; AME; CP	ns	a
	LM	5,91±0,66	6,05±0,40	5,63±0,51		10 LP; LM; CM; Cme; CMt; AME; CP	< 0,05	b, c, d
	CM	5,90±0,62	6,27±0,21	5,79±0,32				
	Cme	2,05±0,29	2,27±0,18	2,09±0,20				
	CMt	0,68±0,14	0,72±0,09	0,65±0,08				
	AME	10,15±0,81	11,25±0,64	10,49±0,75				
	CP	9,32±1,15	10,18±0,91	9,68±0,68				
Metasoma	AG	7,03±0,62	8,00±0,46	7,42±0,60	312,62	15 AG; CT <sub>1</sub> ; AAT <sub>1</sub> ; ABT <sub>1</sub> ; CT <sub>2</sub> ; LT <sub>2</sub> ; CT <sub>3</sub> ; LT <sub>3</sub> ; CT <sub>4</sub> ; LT <sub>4</sub>	ns	a
	CT <sub>1</sub>	7,85±0,75	8,42±0,41	7,62±0,89		26 AG; CT <sub>1</sub> ; AAT <sub>1</sub> ; ABT <sub>1</sub> ; CT <sub>2</sub> ; LT <sub>2</sub> ; CT <sub>3</sub> ; LT <sub>3</sub> ; CT <sub>4</sub> ; LT <sub>4</sub>	< 0,05	b, c, d
	AAT <sub>1</sub>	5,31±0,77	6,07±0,36	5,79±0,46				
	ABT <sub>1</sub>	1,39±0,17	1,73±0,22	1,53±0,21				
	CT <sub>2</sub>	5,42±0,55	5,58±0,30	5,67±0,40				
	LT <sub>2</sub>	7,78±0,73	8,80±0,56	8,19±0,51				
	CT <sub>3</sub>	3,87±0,44	4,20±0,41	3,86±0,26				
	LT <sub>3</sub>	8,32±0,76	9,25±0,34	8,85±0,57				
	CT <sub>4</sub>	3,37±0,70	3,27±0,33	3,28±0,55				
LT <sub>4</sub>	7,51±0,70	8,50±0,73	8,22±0,56					
Asa	CMA	34,28±2,73	37,38±1,76	35,40±1,65	37,00	1 CMA; LAA	< 0,05	b, c, d
	LAA	8,84±0,82	9,20±0,49	8,66±0,53				
Apêndices	Cfe <sub>1</sub>	7,27±0,67	7,89±0,26	7,47±0,61	511,05	40 Cfe <sub>1</sub> ; Lfe <sub>1</sub> ; Cti <sub>1</sub> ; Cts <sub>1</sub> ; Lts <sub>1</sub> ; Cfe <sub>2</sub> ; Lfe <sub>2</sub> ; Cti <sub>2</sub> ; Cts <sub>2</sub> ; Lts <sub>2</sub> ; Cfe <sub>3</sub> ; Lfe <sub>3</sub> ; Cti <sub>3</sub> ; Cts <sub>3</sub> ; Lts <sub>3</sub>	ns	a
	Lfe <sub>1</sub>	2,13±0,28	2,95±0,23	2,54±0,37		64 Cfe <sub>1</sub> ; Lfe <sub>1</sub> ; Cti <sub>1</sub> ; Cts <sub>1</sub> ; Lts <sub>1</sub> ; Cfe <sub>2</sub> ; Lfe <sub>2</sub> ; Cti <sub>2</sub> ; Cts <sub>2</sub> ; Lts <sub>2</sub> ; Cfe <sub>3</sub> ; Lfe <sub>3</sub> ; Cti <sub>3</sub> ; Cts <sub>3</sub> ; Lts <sub>3</sub>	< 0,05	b, c, d
	Cti <sub>1</sub>	6,66±0,61	7,10±0,53	6,74±0,54				
	Cts <sub>1</sub>	10,67±0,90	10,61±0,61	10,25±0,75				
	Lts <sub>1</sub>	0,84±0,08	0,89±0,16	0,82±0,06				
	Cfe <sub>2</sub>	8,06±0,65	8,80±0,49	8,31±0,62				
	Lfe <sub>2</sub>	2,22±0,21	2,91±0,22	2,55±0,29				
	Cti <sub>2</sub>	7,90±0,68	8,45±0,50	8,11±0,51				
	Cts <sub>2</sub>	13,30±0,74	13,22±0,89	12,61±0,79				
	Lts <sub>2</sub>	0,67±0,06	0,82±0,18	0,69±0,08				
	Cfe <sub>3</sub>	9,90±0,75	11,51±0,54	10,64±0,94				
	Lfe <sub>3</sub>	2,26±0,30	3,65±0,31	3,12±0,59				
	Cti <sub>3</sub>	11,06±0,99	12,38±0,53	11,46±0,74				
Cts <sub>3</sub>	16,54±1,11	16,72±0,93	16,42±0,81					
Lts <sub>3</sub>	0,68±0,04	0,73±0,05	0,71±0,09					

a – sem distinção entre os grupos (fêmeas, machos residentes e machos patrulheiros)

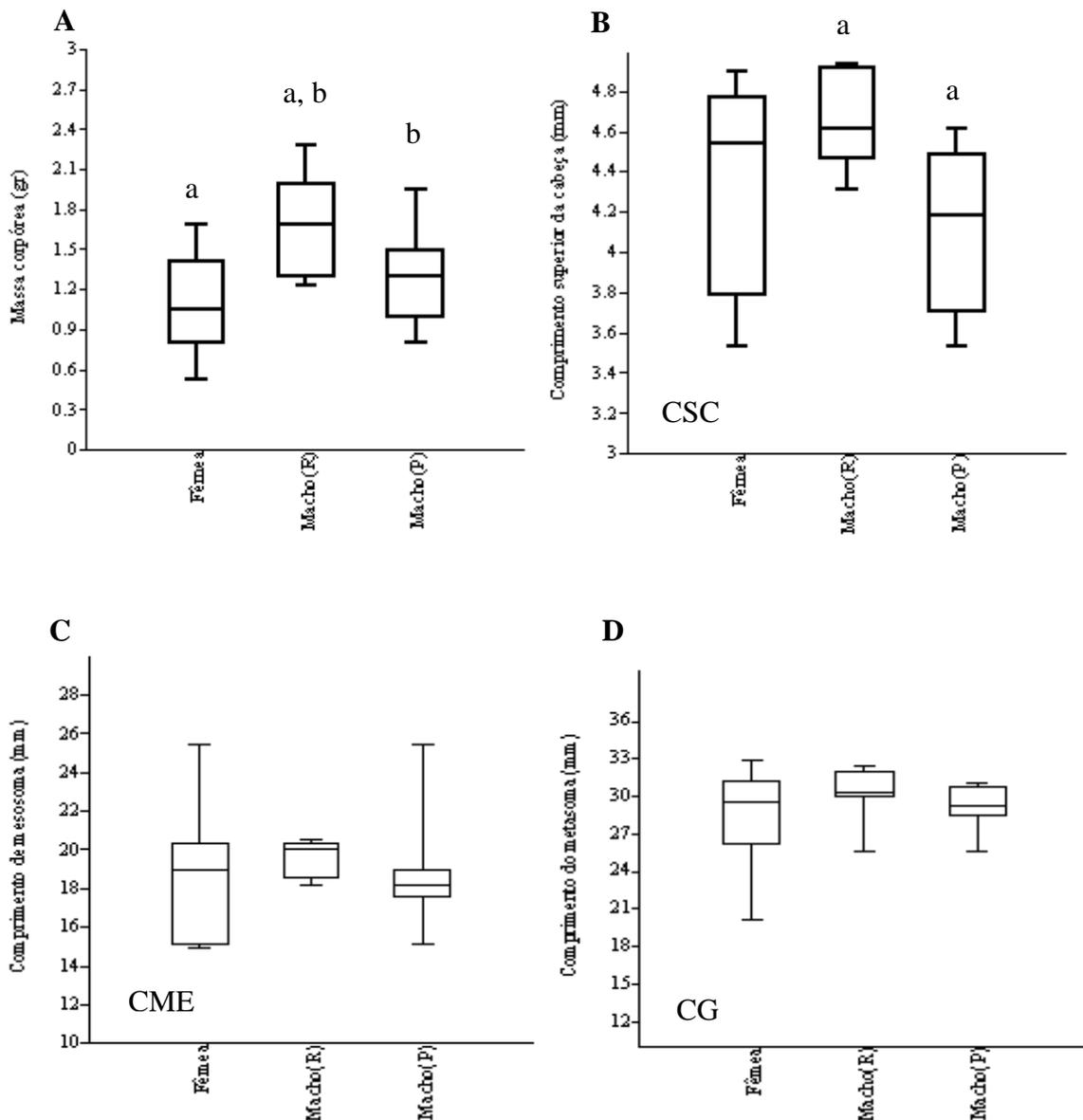
b – diferenças significativas para os *ranks* ( $p < 0,05$ ) entre fêmeas e machos residentes

c – diferenças significativas para os *ranks* ( $p < 0,05$ ) entre fêmeas e machos patrulheiros

d – diferenças significativas para os *ranks* ( $p < 0,05$ ) entre machos residentes e machos patrulheiros

Os caracteres estruturais gerais dos tagmas corporais, CSC, CME e CG submetidos à ACP demonstraram que nos espécimes avaliados apenas o primeiro componente da análise apresentou *eigenvalue* maior do que 1 (1,94) explicando 64,5% das variações morfométricas correspondentes as variações do tamanho corporal (primeiro componente principal), sendo que os demais 35,1% refletem as distorções na forma dos organismos. A variação da massa corporal e o comprimento total entre as fêmeas, os machos residentes e os machos patrulheiros corresponderam respectivamente a  $1,11 \pm 0,37\text{g}$  e  $51,53 \pm 6,57\text{mm}$ ;  $1,70 \pm 0,42\text{g}$  e  $54,37 \pm 3,04\text{mm}$ ; e,  $1,29 \pm 0,35\text{g}$  e  $51,85 \pm 3,43\text{mm}$ . A correlação da massa corporal com o comprimento total foi significativa entre os grupos, e descreveu para as fêmeas  $r=0,678$ ,  $t=2,774$ ,  $\text{Gl}=n-2$ , enquanto para os machos residentes e patrulheiros, respectivamente,  $r=0,764$ ,  $t=3,355$ ,  $\text{Gl}=n-2$  e  $r=0,563$ ,  $t=2,549$ ,  $\text{Gl}=n-2$ .

Não encontraram diferenças significativas entre os grupos analisados e os caracteres CME e CG, respectivamente,  $H=5,169$ ,  $\text{Gl}=n-1$ ,  $p=0,074$  e  $H=2,944$ ,  $\text{Gl}=n-1$ ,  $p=0,229$  (Figura 1.13C, D). O caracter CSC foi significativamente diferente apenas entre macho residentes e patrulheiros ( $H_{8,325}=12,487$ ,  $\text{Gl}=n-1$ ,  $p^{<0,01}=0,004$ ), enquanto a massa corporal foi significativamente diferente entre fêmeas e machos residentes ( $H_{7,796}=12,709$ ,  $\text{Gl}=n-1$ ,  $p^{<0,01}=0,007$ ) e entre machos residentes e machos patrulheiros ( $H_{7,796}=9,300$ ,  $\text{Gl}=n-1$ ,  $p^{<0,05}=0,033$ ) (Figura 1.13A, B).



**Figura 1.13** Variação intra-sexual dos caracteres estruturais gerais e da massa corporal de *Sphecx ingens* Smith 1856 (Hymenoptera, Sphecidae), com base em uma amostra de 37 indivíduos: 11 fêmeas, 10 machos residentes, 16 machos patrulheiros. (A) Massa corpórea; (B) CSC – comprimento superior da cabeça; (C) CME – comprimento do mesosoma; (D) CG – comprimento do metasoma/gáster. Diferenças significativas entre as médias dos grupos são representadas por letras (a e b).

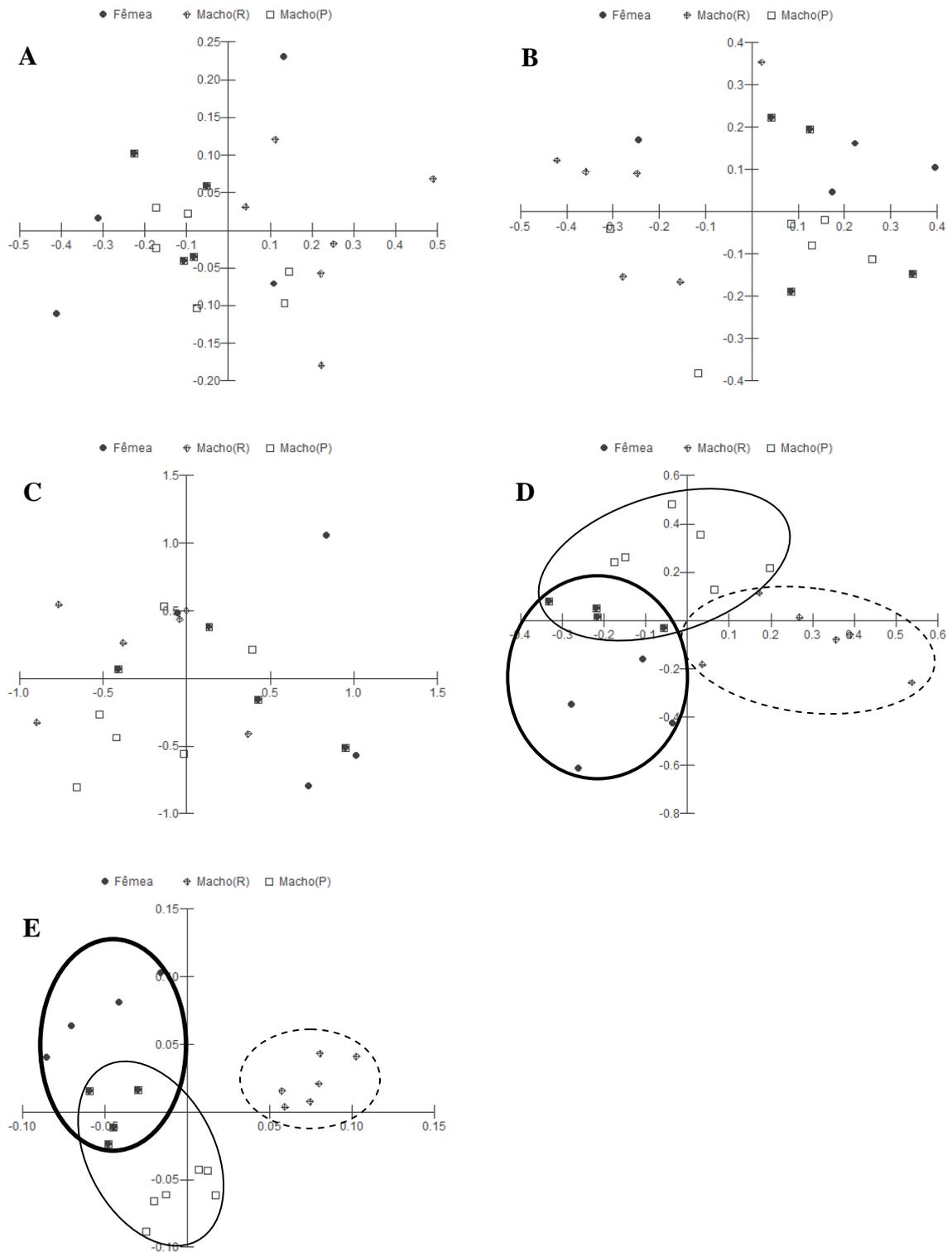
Análises multivariadas aplicadas para explorar os dados, como o teste multivariado de Penrose/Mahalanobis (o método Penrose considera para cálculo os dados sobre médias, variâncias e covariâncias, enquanto o método Mahalanobis considera ainda as correlações entre as variáveis além dos valores numéricos utilizados por Penrose) medem a distância do quanto os grupos se aproximam ou se distanciam em termos numéricos.

As análises por Penrose e Mahalanobis, em geral, reforçaram a tendência de similaridade entre os caracteres morfológicos específicos que determinaram as menores distâncias na cabeça, mesosoma e metasoma das fêmeas e machos patrulheiros, uma vez que, as maiores distâncias foram encontradas na cabeça, mesosoma, asas e apêndices das fêmeas e machos residentes entre os respectivos caracteres. Entretanto, os caracteres morfológicos específicos das asas determinaram a menor distância por Penrose entre fêmeas e machos patrulheiros, enquanto padrões semelhantes foram registrados nos apêndices por Mahalanobis, respectivamente, em relação à distância e entre os grupos. As análises de Penrose e Mahalanobis compartilharam através dos caracteres mensurados no metasoma a maior distância para machos residentes e patrulheiros. Por outro lado, nos apêndices e nas asas foram determinadas as menores distâncias para os machos residentes e patrulheiros, respectivamente pelas análises. Entre as fêmeas e machos residentes foi encontrada a maior distância em Penrose nos caracteres que constituem os apêndices, enquanto nas fêmeas e machos patrulheiros a maior distância foi encontrada nas asas por Mahalanobis. (Tabela 1.4). De maneira geral, a análise multivariada Penrose/Mahalanobis sugere a existência de assimetria diferencial intersexual e intra-sexual representado pela seqüência decrescente: machos residentes, machos patrulheiros e fêmeas.

**Tabela 1.4** Distâncias generalizadas dos caracteres morfológicos específicos de *Sphex ingens* 1856 Smith (Hymenoptera, Sphecidae) presentes na cabeça, mesosoma, metasoma, asas e apêndices. Grupos – (F) fêmea; M(R) macho residente; M(P) macho patrulheiro.

Estruturas corporais	Penrose				Mahalanobis			
	<Dist.	Grupos	>Dist.	Grupos	<Dist.	Grupos	>Dist.	Grupos
Cabeça	0.0126	F e M(P)	0.0577	F e M(R)	0.3205	F e M(P)	0.7809	F e M(R)
Mesosoma	0.0170	F e M(P)	0.0655	F e M(R)	1.0554	F e M(P)	2.7933	F e M(R)
Metasoma	0.0554	F e M(P)	0.0756	M(R) e M(P)	3.9178	F e M(P)	7.7857	M(R) e M(P)
Asas	0.0146	F e M(P)	0.0385	F e M(R)	0.0292	M(R) e M(P)	1.4629	F e M(P)
Apêndices	0.0735	M(R) e M(P)	0.2877	F e M(R)	8.3935	F e M(P)	33.0499	F e M(R)

Apesar da existência de diferenças morfométricas significativas a partir da análise de variância encontradas nos caracteres estruturais específicos mensurados na cabeça, mesosoma e asas das fêmeas, machos residentes e machos patrulheiros, a análise discriminante demonstrou que estes caracteres pouco influenciam na diferenciação dos grupos (Figura 1.14A, B e C), ao contrário dos caracteres do metasoma e dos apêndices que predizem a existência de padrões mais distintos entre os grupos (Figura 1.14D e E).



**Figura 1.14** Scatterplots discriminantes gerados a partir dos caracteres morfológicos específicos mensurados entre as fêmeas, machos residentes e patrulheiros da espécie *Spheg ingens* Smith 1856 (Hymenoptera, Sphecidae). (A) cabeça; (B) mesosoma; (C) asas; (D) metasoma; (E) apêndices.

## 4. DISCUSSÃO

### 4.1 REPERTÓRIO COMPORTAMENTAL DE ACASALAMENTO E COMPARAÇÕES INTERSEXUAIS DOS ATOS COMPORTAMENTAIS

Em *Sphex ingens*, muito embora machos e fêmeas possam apresentar atividades comuns durante todo acasalamento, a frequência e a variedade dos atos comportamentais presentes entre determinadas etapas refletem investimento energético diferencial para ambos os sexos e, em especial para as fêmeas, meios para selecionar seus parceiros. Historicamente, a descrição dos eventos de acasalamento em himenópteros remonta cronologias diferentes, caracterizados por abordagens com esforço de trabalho e métodos científicos de grande variação entre as etapas, conseqüentemente, dificultando comparações mais refinadas dos resultados.

Ainda que seja reconhecida a existência de similaridades comportamentais interespecíficas entre os atos sexuais descritos para algumas espécies de himenópteros: *Mormoniella vitripennis* Walk (Barass 1960, 1961), *Campoletis sonorensis* Cameron (Vinson 1976) *Brachymeria intermedia* Nees (Leonard e Ringo 1978), *Apanteles glomeratus* Linnaeus (Tagawa et al. 1985), *Ascogaster reticulatus* Watanabe (Kainoh 1986), *Editha magnifica* Perty (Martins 1993), *Nasonia vitripennis* Walker, *N. longicornis*, *N. giralti* (Assem e Werren 1994) e *Rubrica nasuta* Christ (Pimenta e Martins 1999), os detalhes comportamentais de *S. ingens* como a variação dos atos, sua seqüência, o tempo e a frequência divergem de outras espécies de vespas caracterizando uma condição espécie-específica.

Comportamentos de conflitos e rejeições registrados na espécie *S. ingens* foram considerados comuns e presentes em todas as etapas que envolvem o comportamento sexual entre machos e fêmeas. Para Cordero e Eberhard (2003) embates pré-copulatórios entre machos e fêmeas sinalizam a existência de conflito sexual entre os sexos, seleção intersexual, favorecendo os machos mais manipuladores em cópulas coercivas. A resistência das fêmeas ao comportamento antagonista dos machos selecionaria indivíduos de acordo com sua capacidade de manipulação individual (sinalizando vigor e aptidão) em se prender na fêmea enquanto ela tenta livrar-se dele (Allen e Simmons 1996). Em *S. ingens* a cópula coerciva é um comportamento alternativo adaptativo dos machos à constante agressividade das fêmeas, do contrário, as fêmeas utilizam a agressividade para selecionar seus parceiros.

Para as fêmeas de *S. ingens*, o maior número de tentativas copulatórias em relação à etapa de construção do ninho *stricto* (escavação do túnel ou câmaras de provisão) reflete um maior investimento energético tornando-as mais presentes e em evidência nas suas respectivas arenas e ninhos, o que também justifica a maior tendência a rejeitar o parceiro e permanecer no ninho após uma cópula bem-sucedida. Evans et al. (1976), Jang et al. (1996) e Melo (2000), consensualmente, afirmam que grande parte do tempo e energia das fêmeas da família Sphecidae é investido com o cuidado maternal na forma de construção e provisão dos ninhos durante a sua vida reprodutiva.

#### 4.2 PADRÕES COPULATÓRIOS GERAIS E COMPARAÇÕES COMPORTAMENTAIS DE CÓPULA ENTRE MACHOS RESIDENTES E PATRULHEIROS

Os machos de *S. ingens* mostraram-se capazes de copular repetidamente com as fêmeas no local de nidificação sob qualquer etapa de edificação do ninho, apresentando uma intensa atividade copulatória diária durante fotoperíodo resultando em um investimento temporal relevante para todo o comportamento sexual. Para muitas espécies de insetos, a ocorrência de múltiplas cópulas sugerem deficiências fisiológicas no sistema reprodutor masculino (Martins et al. 2004), redução da espermateca da fêmea (Moreira, 2007) ou que uma ou poucas cópulas não sejam suficientes para que as fêmeas obtenham esperma para a produção do número máximo de descendentes em um evento reprodutivo (Ridley 1990). Genaro (1998) relatou que a prática de cópula em *Sphex jamaicensis* Drury ocorre em qualquer fase de edificação do ninho.

As diferenças de tempos de cópula entre machos residentes e patrulheiros de *S. ingens* podem refletir também estratégias competitivas diferentes para ambos os padrões, uma vez que, para obter cópulas bem-sucedidas os machos momentaneamente permanecem presos as fêmeas, assim em períodos com alta densidade de machos residenciais (início e pico da estação reprodutiva) é vantajoso para os machos patrulheiros reduzirem o tempo de cópula em função da exposição aos riscos de injúrias. Por outro lado, o maior tempo de cópula investido por machos residentes pode ser uma estratégia análoga a competição de redução do tempo de exposição da fêmea para outro macho prevista por Martins (1991) para a espécie *Editha magnifica*.

A cronologia diária de sucessão de machos de *S. ingens* nos sítios de nidificação se iniciava com a chegada dos primeiros indivíduos ao amanhecer, de forma que sobrevôos paralelos ao solo alternados com pausas rápidas para andar e inspecionar o substrato das

arenas de nidificação foram constantemente realizados até o estabelecimento. À medida que outros machos surgiram houve distribuição e o estabelecimento em outras arenas de nidificação circunvizinhas ou competição por arenas já ocupadas. Paralelamente, as tendências observadas através das tentativas de cópulas nos períodos monitorados refletem estratégias comportamentais diferenciais entre machos de *S. ingens* caracterizados por forte influência do sistema de acasalamento, enquanto a flutuação diferencial de indivíduos ao longo da estação reprodutiva (início, pico e término) atrelada às razões sexuais enviesadas e a alta competitividade entre os machos demarcam forças adicionais na segregação dos padrões residência e patrulha.

Alcock (1975) e Martins (1991, 1993) destacaram que a flutuação de indivíduos ao longo da estação reprodutiva pode orientar adoção de estratégias alternativas entre machos resultando na mudança de um padrão residente em patrulheiro. Buys (2009) citou que machos de *S. ingens* se mantêm próximos aos ninhos ativos para garantir cópulas, sendo este padrão também recorrente para *S. latreillei* Lapeletier 1831 (Chiappa et al. 1996). Alcock (1975) previu que o comportamento territorial dos machos de Sphecidae é resultado da forma com que as fêmeas receptivas são agrupadas no espaço, ou seja, os machos estabelecem o seu território entre fêmeas nidificantes ou que coletam materiais para os ninhos (Alcock et al. 1978). O crabronídeo *Editha magnifica* apresenta comportamento de alternância entre patrulhamento e residência sugerindo que este aspecto é um reflexo do tipo de sistema de acasalamento, competição por acasalamentos, baixa fecundidade das fêmeas ou competição espermática (Martins 1991, 1993).

Mesmo considerando o crescente número de estudos sobre o comportamento de territorialismo ou guarda de ninhos e/ou fêmeas reportados para alguns táxons: *Philanthus* (Alcock 1974, 1975; O'Neill 1979; Evans 1982; O'Neill 1983; Gwynne 1980), *Trypoxylon* (Coville e Coville 1980; Brockmann e Grafen 1989; Peruquetti 2003), *Oxybelus* (Hook e Matthews 1980) e *Pison* (Antropov 1990), ainda podemos considerar insuficiente e paradoxal entre os esfeciformes. Em espécies cujas fêmeas são promíscuas, a disputa pela fecundação continua dentro do trato reprodutivo através da competição espermática (Parker 1970) e/ou da escolha críptica da fêmea (*cryptic female choice*: Eberhard 1996), mecanismos que constituem a seleção sexual pós-copulatória, assim o territorialismo, e principalmente o macho-guarda, podem estar voltados à maior garantia de paternidade através do fenômeno de precedência espermática (Brockmann 1992, Alcock 1994, Simmons 2001). Controvertidamente, os resultados de análise moleculares sobre o grau de parentesco intranidal e machos guardas das espécies *Trypoxylon (Tripargilum) rogenhoferi* Kohl e *T.*

*albitarse* Fabricius da obtidos por Peruquetti (2003) demonstrou que a paternidade dos machos guardas pode ser confirmada em alguns casos, mas não em outros, e sugeriu que esta ambigüidade pode ter diversas causas, como: acasalamentos múltiplos por algumas fêmeas, troca de ninho e mais de uma fêmea ovipositando em um mesmo ninho.

#### 4.3 EXISTE CORTE PARA *Sphex ingens*?

Muitos estudos (Barass 1960, 1961; Mathews 1975; Vinson 1976; Leonard e Ringo 1978; Tagawa et al. 1985; Kainoh 1986; Martins 1993; Assem e Werren 1994; Pimenta e Martins 1999) reportam que a corte e cópula de muitos himenópteros consistem em movimentos de asas, patas, antenas e peças bucais dos machos, sendo a seqüência destes movimentos variável dependendo da espécie e repetido pela fêmea apta ao ato copulatório (Mayr 1973; Assem 1986), desta forma sugerindo a existência de estímulos visuais categorizados por uma corte gestual pré-nupcial que antecede a monta e avalia o grau de receptividade feminino, e conseqüentemente determinam o sucesso reprodutivo entre as espécies. No presente estudo, não existiram evidências sobre uma corte gestual pré-nupcial que anteceda a tentativa de cópula para a espécie *S. ingens*. A ausência destes comportamentos possivelmente remeta a influência indireta do acasalamento promíscuo e direta do grau de agressividade das fêmeas como forma de contrabalançar os gastos energéticos inerentes de exibições de corte mais elaboradas e a forma como as cópulas se sucedem (coercivas). Ou seja, o maior investimento energético dos machos, neste caso, estaria atrelado à eficiência da contenção e manipulação das fêmeas ao sucesso copulatório e o número de cópulas bem-sucedidas.

A energia despendida na comunicação intersexual de *S. ingens* por antenação ou vibração alar não sustenta que estes atos comportamentais representem a corte como condição de sucesso copulatório, mas como intercâmbio de estímulos para reconhecimento coespecífico como sugerido por Mayr (1973). Aproximadamente, nos últimos cinquenta anos, muitos autores demonstraram que os comportamentos de vibração alar e antenação podem expressar diversas funções no comportamento sexual entre os himenópteros, como: exploração sensorial e estímulos táteis para indução da receptividade feminina (Miller e Tsao 1974; Beani e Turillazzi 1988) mecanismos de auxílio na orientação das fêmeas e sinais de excitação (Vinson 1976, 1978), ou liberação de substâncias por glândulas dos antenômeros masculinos (Bin et al. 1999; Romani et al. 2003, 2005). Por outro lado, é possível que para *S. ingens* a condição química (feromônios) seja a única expressão da receptividade das fêmeas, uma vez

que foram observados machos tentando copular com as presas deixadas pelas fêmeas na entrada dos ninhos, assim corroborando com estudos sob condições laboratoriais para outras espécies (Barass 1960, 1961; Mathews 1975; Vinson 1976).

#### 4.4 TAMANHO CORPORAL INFLUENCIA NA ESCOLHA DA FÊMEA EM *Sphex ingens*? POR QUE HÁ A MANUTENÇÃO DO PADRÃO PATRULHEIRO?

As análises morfométricas ganharam grande destaque nos últimos trinta e cinco anos no cenário nacional através de estudos com aplicabilidade na diferenciação de castas de vespas sociais (Machado 1977; Hofling e Machado 1985; Shima et al. 2000; Shima et al. 2003; Noll e Zucchi 2002; Noll et al. 2004; Sakagami et al. 1996; Mateus et al. 2004; Noda et al. 2003; Noda 2005), onde os autores vêm observando aspectos da morfometria relacionados à sua fisiologia, ciclos coloniais, comportamento reprodutivo, coloração do corpo e evolução.

Diferenças no tamanho de caracteres entre os machos refletem o grau de territorialismo para *S. ingens*, uma vez que ao longo da estação reprodutiva é comum observar o rodízio de machos residentes e patrulheiros nas arenas de nidificação. Todos machos são territoriais, distribuindo-se e protegendo arenas com qualidades diferentes até perderem a posse dos territórios, de forma que estas diferenças de tamanho são determinantes para segregação e sucessão de *status* entre grupos de machos residentes e patrulheiros. Assim, estes padrões comportamentais são acompanhados por diferenças de tamanho e especializações morfológicas funcionais, sendo o tamanho do macho residente um aspecto muito importante nos processos de competição intrasexual. Apesar dos estudos de Evans (1966) afirmar que na família Nissoninae somente machos maiores são territoriais, este padrão não foi comprovado em outros esfeciformes (*Bembecinus* sp. e *Editha magnifica*: Martins 1991; *Rubrica nasuta*: Pimenta e Martins 1999; *Trypoxylon*: Peruquetti 2003).

Os machos residentes de *S. ingens* possuíram um maior número de tentativas no pico da estação reprodutiva, e provavelmente também tenham no início da estação reprodutiva, conseqüentemente podem maximizar seu sucesso protegendo vários ninhos simultaneamente, mas que por outro lado reduzem seu tempo de vida, uma vez que os combates são tão constantes quanto intensos e o risco de injúrias sérias é muito alto. A manutenção evolutiva de machos patrulheiros pode estar relacionada à duração de sua vida na estação reprodutiva, visto que embora obtenham um menor acesso as fêmeas em determinados períodos encontram-se menos expostos a injúrias e, possivelmente tenham um aumento de sucesso no final da estação reprodutiva fomentado pela continua sucessão de *status* nas arenas de

nidificação, uma vez que limitações anato-morfológicas limitariam o pleno exercício do territorialismo por toda estação reprodutiva. Em espécies cujos machos lutam ou defendem territórios para ter acesso às companheiras, machos com tamanhos diferenciados podem ter maior vantagem adaptativa (Alcock 1991; Cowan 1991; Coelho e Holliday 2001), mas não reprodutivas (Alcock 1994; Peruquetti 2003).

Entre os caracteres morfológicos que apresentaram diferenças significativas, a largura do fêmur é o aspecto mais marcante entre os machos com relação às fêmeas, enquanto a massa corporal e o comprimento dos apêndices destaca-se com grande relevância nos machos residentes e patrulheiros. Respectivamente, a largura diferencial dos fêmures dos machos justificam a capacidade de apresamento da fêmea em um dos momentos mais críticos nas tentativas de cópula (a imobilização) independentemente do *status* (residente ou patrulheiro). Observações oportunas relativas aos embates de machos apontaram que o comprimento dos apêndices também pode estar relacionado adaptativamente a defesa, visto que em combates no solo quando um dos oponentes encontra-se sobre outro, apêndices são responsáveis por manter uma distância de segurança quando esticados em relação à mandíbula do atacante (dados não publicados). A massa corpórea entre os grupos de machos não refletiram apenas uma correlação com comprimento total, mas uma vantagem adaptativa aos machos residentes, uma vez que a maioria dos combates iniciados são aéreos e de forma recorrente machos colidem entre as arenas de nidificação derrubando seus oponentes ao solo. A frequência de colisões apontou que machos residentes apresentam um alto percentual de eficiência em relação à coespecíficos de menor tamanho e massa corpórea (dados não publicados).

## 5. CONCLUSÕES

Os padrões copulatórios exibidos por *S. ingens* claramente demonstraram a existência traços comportamentais que remontam aspectos consistentes da pressão da seleção sexual na espécie, reforçando hipóteses clássicas que mesmo apresentando um sistema de acasalamento promíscuo, os machos de *S. ingens* competem ativamente pelas fêmeas, enquanto que as fêmeas escolhem seus parceiros (mesmo considerando a coercividade um critério de seleção antagônico a corte). As estratégias reprodutivas adotadas pelos machos caracterizam não somente uma morfologia diferenciada, mas também momentos distintos ao longo da estação reprodutiva, assim a relação do territorialismo ou patrulhamento para *S. ingens* representa um

status temporário ao longo da estação reprodutiva, uma vez que todos machos são residentes em potencial, distribuindo-se e protegendo arenas com qualidades diferentes até serem desempossados. A diferença de tamanho corporal entre os grupos, principalmente, entre os machos representa um reflexo adicional da seleção sexual para a espécie em relação ao domínio territorial, uma vez que a habilidade de manipulação das fêmeas durante a cópula é mais relevante.

## 6. REFERENCIAS

- ALCOCK, J. 1974 The behaviour of *Philanthus crabroniformis* (Hymenoptera: Sphecidae). **J Zool.**, 33: 173-246.
- ALCOCK, J. 1975. Territorial behavior by males of *Philanthus multimaculatus* (Hymenoptera: Sphecidae) with a review of territoriality in male Sphecids. **Anim. Behav.**, 23: 889-895.
- ALCOCK, J. 1991. Adaptive mate guarding by males of *Ontholestes cingulatus* (Coleoptera: Staphylinidae). **Journal of Insect Behavior.**, 4: 763-771.
- ALCOCK, J. 1994. Postinsemination associations between males and females in insects: the mateguarding hypothesis. **Annu. Rev. Ecol. Syst.**, 39: 1-21.
- ALCOCK, J.; KEMP, D. J. 2005. The scramble competition mating system of the sphecid wasp *Palmodes praestans* (Kohl). **Journal of Natural History.**, 39(30): 2809-2814.
- ALCOCK, J.; BARROWS, E. M.; GORDH, G.; HUBBARD, L. J.; KIRKENDALL, L.; PYLE, D. W.; PONDEER, T. L.; ZALOM, F. G. 1978. The ecology and evolution of male reproductive behaviour in the bees and wasps. **Zool. J. Linn. Soc.**, 1: 25-61
- ALLEN, G. F.; SIMMONS, L. W. 1996. Coercive mating, fluctuating asymmetry and male mating success in the dung fly *Sepsis cynipsea*. **Animal Behavior.**, 52: 737-741.
- ALTMANN, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. **Behaviour.** 49: 227-267.
- AMARANTE, S. T. P. 2002. A synonymic catalog of the Neotropical Crabronidae and Sphecidae (Hymenoptera: Apoidea). **Arq. Zool. São Paulo**, 37(1): 1-139.
- AMARANTE, S. T. P. 2005a. Sphecidae. In: BRANDÃO, C. R. F.; CANCELLO, E. M. (eds) Invertebrados Terrestres. Biodiversidade do Estado de São Paulo. Síntese do conhecimento ao final do século XX. (Joly, C. A.; Bicudo, C, E. M. orgs). São Paulo, FAPESP.

- AMARANTE, S. T. P. 2005b. Addendum and corrections to a synonymic catalogo of Neotropical Crabronidae and Sphecidae. **Pap. Avuls Zool.**, 45(1): 1-18.
- ANTROPOV, A. V. 1990. Another nest-guarding male of *Pison*. **Sphecos**, 20: 20.
- ARNQVIST, G.; ROWE, L. 2002. Antagonistic coevolution between the sexes in a group of insects. **Nature**, 415: 787-789.
- ASSEM, J. V. D. 1986. Mating behavior in parasitic wasps. p. 125-157. In J.D. Waage & G. Greathead, (ed.). *Insect parasitoids*. Academic, New York.
- ASSEM, J. V. D.; WERREN, J. H. 1994. A comparison of the courtship and mating behavior of tree species of *Nasonia* (Hymenoptera: Pteromalidae). **J. Insect Behav.**, 7: 53-66.
- BARASS, R. 1960. The courtship behavior of *Mormoniella vitripennis* Walk. (Hymenoptera: Pteromalidae). **Behaviour**, 15: 185-209.
- BARASS, R. 1961. A quantitative study of the behavior of the male *Mormoniella vitripennis* (Walker) (Hymenoptera: Pteromalidae) – towards two constant stimulus situations. **Behaviour**, 18: 288-311.
- BEANI, L.; TURILLAZZI, S. 1988. Alternative mating tactics in males of *Polistes dominulus* (Hymenoptera: Vespidae). **Behav. Ecol. Sociobiol.**, 22: 257–264.
- BECK, M. L.; PRUETT, J. S. 2002. Fluctuating asymmetry, sexual selection, and survivalship in male dark-winger damselflies. **Ethology**, 108: 779-791.
- BIN, F.; WAECKERS, F.; ROMANI, R.; ISIDORO, N. 1999. Tyloids in *Pimpla turionellae* (L.) are release structures of male antennal glands involved in courtship behaviour (Hymenoptera: Ichneumonidae). **Int. J. Insect Morphol. Embryol.**, 28: 61–68.
- BOHART, R. M.; MENKE, A. S. 1976. **Sphecid Wasps of the World**. University of California Press, Berkeley.
- BORGIA, G. 1979. Sexual selection and the evolution of mating systems. p. 19-80. In S. M. Blum & N. A. Blum (eds.). *Sexual selection and reproductive competition in insects*. New York, Academic Press.
- BROCKMANN, H. J. 1992. Male behavior, courtship and nesting *Trypoxylon (Trypargilum) monteverdeae* (Hymenoptera: Sphecidae). **J. Kan. Entomol. Soc.**, 65: 66-84.
- BROCKMANN, H. J., GRAFEN, A. 1989. Mate conflict and male behaviour in a solitary wasp, *Trypoxylon (Trypargilum) politum* (Hymenoptera: Sphecidae). **Anim. Behav.**, 37: 232-255.
- BUYS, S. C. 2009. Sphecidae (Hymenoptera: Apoidea) of Rio de Janeiro State (Southeastern Brazil): inventory of species and notes on biology and distribution. **Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro**, 67(3-4): 275-282.

- CHIAPPA, E.; ALFARO, C.; TORO, H. 1996. Comportamiento de nidificación de *Sphex latreillei* Lepeletier (Hymenoptera: Sphecidae). **Acta Entomológica Chilena**, 20: 83-97.
- COELHO, J. R.; HOLLIDAY, C. W. 2001. Effects of size and flight performance on intermale mate competition in the cicada killer, *Sphecius speciosus* Drury (Hymenoptera: Sphecidae). **Journal of Insect Behavior**, 14(3): 345-351.
- CORDERO, C.; EBERHARD, G. 2003. Female choice of sexually antagonistic male adaptations: a critical review of some current research. **J. Evol. Biol.**, 16: 1-6.
- COVILLE, R. E.; COVILLE, P. L. 1980. Nesting biology and male behavior of *Trypargilum tecnocitlan* in Costa Rica (Hymenoptera: Sphecidae). **Ann. Entomol. Soc. Am.**, 73: 110-119.
- COWAN, D. P. 1991. The solitary and presocial Vespidae, p. 33-73. *In*: K. G. ROSS & R. W. MATTHEWS (eds.). **The social biology of wasps**. Ithaca, Cornell University Press. 678 p.
- EBERHARD, W. G. 1996. **Female control: sexual selection by cryptic female choice**. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 501p.
- EMLEN, S. T.; ORING, L. W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. **Science**, 197: 215-223.
- EVANS, H. E. 1982. Nesting and territorial behavior of *Philanthus barbatus* Smith (Hymenoptera, Sphecidae). **J. Kansas Entomol. Soc.**, 55: 571-576
- EVANS, H. E. 1966. **The comparative ethology and evolution of the sand wasps**. Harvard Univ. Press, Cambridge (Mass.).
- 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.; O'NEILL, K. M. 1978. Alternative mating strategies in digger wasp *Philanthus zebratus* Cresson. **PNAS**, 75: 1901-1903
- FEEMA – Fundação Estadual de Engenharia e Meio Ambiente. 2008. Disponível em: <<http://www.inea.rj.gov.br/index/index.asp>>. Acessado em 8 de novembro de 2008.
- GENARO, J. A. 1998. Comportamiento de *Sphex jamaicensis* durante la nidificación y notas sobre *S. mandibulares* y *S. cubensis* (Hymenoptera: Sphecidae). **Caribbean Journal of Science**, 34(3-4): 238-242.
- GOTTMAN, J. M.; ROY, A .K. 1990. **Sequential Analysis: a guide for behavioral researchers**. Cambridge University Press, New York.
- GWYNNE, D. T. 1980. Female defense polygyny in the bumblebee wolf, *Philanthus bicinctus* (Hymenoptera, Sphecidae). **Behav Ecol. Sociobiol.**, 7:213-225.

- HOFLING, J. C.; MACHADO, V. L. L. 1985. Análise populacional de colônias de *Polybia ignobilis* (Haliday, 1836) (HYMENOPTERA, VESPIDAE). **Revista Brasileira de Entomologia**, 29(2):271-84.
- HOOK, A. W.; MATHEWS, R. W. 1980. Nesting biology of *Oxybelus sericeus* with a discussion of nest guarding by males sphecid wasps (Hymenoptera). **Psyche**, 87: 21-37.
- IBASE - Instituto Brasileiro de Análise Sociais e Econômicas. 1993. **Angra dos Reis: Gestão Democrática e Apropriação do Solo Urbano**. Volumes I e II. Rio de Janeiro. Dezembro/1993.
- 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.
- KAINOH, Y. 1986. Mating behavior of *Ascogaster reticulatus* Watanabe (Hymenoptera: Braconidae), an egg-larval parasitoid of the smaller tea tortrix moth, *Adoxophyes* sp. (Lepidoptera: Tortricidae) I. Diel patterns of emergence and mating, and some conditions for mating. **Appl. Ent. Zool.**, 21: 1-7.
- KROISS, J.; LECHNER, K.; STROHM, E. 2010. Male territoriality and mating system in the European beewolf *Philanthus triangulum* F. (Hymenoptera: Crabronidae): evidence for a “hotspot” lek polygyny. **J. Ethol.**, 28: 295-304.
- LEONARD, S. H.; RINGO, J. M. 1978. Analysis of male courtship patterns and mating behavior of *Brachymeria intermedia*. **Ann. Entomol. Soc. Amer.**, 71: 817-826.
- MACHADO, V. L. L. 1977. Estudos biológicos de *Polybia occidentalis occidentalis* (Olivier, 1791) (Hym. – Vespidae). **An. Soc. Entomol. Brasil**, 6(1): 7-24, 1977
- MAGURRAN, A. E. 2004. **Measuring biological diversity**. Blackwell Publishing. 248p.
- MANDARIM-DE-LACERDA, C. A. (1995). **Métodos quantitativos em morfologia**. Editora da Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro. 121p.
- MARTINS, G. F.; SERRÃO, J. E.; FURIERI, K. S. 2004. Notes on the spermateca of Vespidae and Sphecidae (Hymenoptera). **Sociobiology**, 45: 1-9.
- MARTINS, P.; BATESON, P. 1993. **Measuring behavior**. Cambridge University Press. Cambridge. 222p.
- MARTINS, R. P. 1991. **Biologia e comportamento de comunidades de vespas escavadoras (Hymenoptera: Aculeata)**. 123p. Tese (Doutorado). Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP. Campinas-SP.
- MARTINS, R. P. 1993. The biology of *Editha magnifica* (Perty, 1834) (Hymenoptera: Sphecidae). **Tropical Zoology**, 6(1): 109-123.

- MATEUS, S.; NOLL, F. B.; ZUCCHI, R. 2004. Caste flexibility and variation according to the colony cycle in the swarm-founding wasps, *Parachartergus fraternus* (Gribodo) (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini). **Journal of the Kansas Entomological Society**, 77(4): 470-483.
- MATHEWS, R. W. 1975. Courtship in parasitic wasps. *In: Evolutionary strategies of parasitic insects and mites*. P. W. Price (ed.). New York. Plenum Press. 67-86.
- MAYR, E. 1973. **Animal species and evolution**. Massachusetts, Harvard University Press. 797p.
- MELO, G. A. R. 1999. Phylogenetic relationships and classification of the major lineages of Apoidea (Hymenoptera), with emphasis on the crabronid wasps. **Sci. Pap. Nat. Hist. Mus. Univ. Kans.**, 14: 1-55.
- MELO, G. A. R. 2000. Comportamento social em vespas da família Sphecidae (Hymenoptera, Apoidea). pp. 85-130. *In: MARTINS, R. P.; LEWINSOHN, T. M.; BARBEIROS, M. S. (eds). Ecologia e comportamento de insetos*. Rio de Janeiro. Série *Oecologia Brasiliensis*. vol. VIII. PPGE-UFRJ.
- MILLER, M. C.; TSAO, C. H. 1974. Significance of wing vibration in male *Nasonia vitripennis* (Hym.: Pteromalidae) during courtship. **Ann. Ent. Soc. Am.**, 67: 772-774.
- MOREIRA, P. A. M. 2007. **Morfologia do sistema reprodutor masculino e aspectos do comportamento reprodutivo de *Trypoxylon (Trypargilum)* (Hymenoptera: Cabronidae)**. 48P. Dissertação (Mestrado). Universidade Federal de Viçosa – UFV. Viçosa-MG.
- NODA, S. C. M. 2005. **Determinação e diferenciação de castas em *Mischocyttarus (Mischocyttarus) drewseni* Sausurre, 1857 (Hymenoptera, Vespidae) de acordo com a perspectiva nutricional e aspectos relacionados**. 119p. Tese (Doutorado). Universidade Estadual Paulista – UNESP. Rio Claro-SP.
- NODA, S. C. M.; SHIMA, S.; NOLL, F. B. 2003. Morphological and physiological caste differences in *Synoeca cyanea* (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini) according to the ontogenetic development of the colonies. **Sociobiology**, 41(3): 547-570.
- NOLL, F. B.; ZUCCHI, R. 2002. Castes and the influence of the colony cycle in swarm-founding polistine wasps (Hymenoptera: Vespidae; Epiponini). **Insects Sociaux**, 49: 62-74.
- NOLL, F. B.; WENZEL, J. W.; ZUCCHI, R. 2004. Evolution of caste in neotropical swarmfounding wasps (Hymenoptera: Vespidae; Epiponini). **American Museum Novitates**, 3467: 24p.
- O'NEILL, K. M. 1979. Territorial behavior in males of *Philanthus psyche* (Hymenoptera: Sphecidae). **Psyche**, 86: 19-43.
- O'NEILL, K. M. 1983. Territoriality, body size, and spacing in males of the beewolf *Philanthus basilaris* (Hymenoptera; Sphecidae). **Behaviour**. 86: 295-321.

- OLIVEIRA, R. R.; COELHO NETTO, A. L. 2001. Captura de nutrientes atmosféricos pela vegetação na Ilha Grande, RJ. **Pesquisa Botânica**, 51: 31-49.
- OLIVEIRA, R. R.. 2002. Ação antrópica e resultantes sobre a estrutura e composição da Mata Atlântica na Ilha Grande, RJ. **Rodriguesia**, 53(82): 33-58.
- PARKER, G. A. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. **Biological Reviews** 45: 525.
- PERUQUETTI, R. C. 2003. **Aspectos da biologia, estrutura populacional e parentesco intranidal em vespas do gênero *Trypoxylon* (Hymenoptera: Sphecidae)**. 73p. Tese (Doutorado). Universidade Federal de São Carlos - UFSCar. São Carlos-SP.
- PIMENTA, H. R.; MARTINS, R. P. 1999. The natural history of the neotropical sand wasp *Rubrica nasuta* (Christ 1791) (Hymenoptera, Sphecidae) in Brazil. **Tropical Zoology**, 12: 273-288.
- RIDLEY, M. 1990. The control and frequency of mating in insects. **Funct Ecol.**, 4: 75-84.
- ROMANI, R.; ISIDORO, N.; RIOLO, P.; FORTUNATO, A.; TURILLAZZI, S.; BEANI, L. 2005. A new role for antennation in paper wasps (Hymenoptera, Vespidae): antennal courtship and sex dimorphic glands in antennomeres. **Insectes Sociaux**, 52: 96-102.
- ROMANI, R.; ISIDORO, N.; RIOLO, P.; BIN, F. 2003. Antennal glands in male bees: structures for sexual communication by pheromones? **Apidologie**. 34: 603-610.
- SAKAGAMI, S. F.; ZUCCHI, R.; YAMANE, F. B.; CAMARGO, J. M. F. 1996. Morphological caste differences in *Agelaia vicina*, the Neotropical swarm-founding Polistine wasp with the largest colony size among social wasps (Hymenoptera: Vespidae). **Sociobiology**, 28(2):1-17.
- SANTOS, M. 2001. Fluctuating asymmetry is nongenetically related to mating success in *Drosophila buzzatii*. **Evolution**, 55: 2248-2256.
- SHIMA, S. N.; NOLL, F. B.; ZUCCHI, R. 2000. Morphological caste differences in the neotropical swarm-founding Polistine wasp, *Brachygastra lecheguana* (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae, Epiponini). **Sociobiology**, 36(1): 41-52.
- SHIMA, S. N.; NOLL, F. B.; ZUCCHI, R. 2003. Influence of the colony cycle on physiological and morphological caste variation in the perennial neotropical swarmfounding social wasp, *Protonectarina silveirae* (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini). **Sociobiology**, 42(2): 449-466.
- SHIMA, S. N.; YAMANE, S., ZUCCHI, R. 1994. Morphological caste differences in some Neotropical swarm-founding Polistine wasps I. *Apoica flavissima* (Hymenoptera, Vespidae). **Jpn. J. Ent.** 62(4): 811-822.
- SHUKER, D.; BATESON, N.; BREITSPRECHER, H.; O'DONOVAN, R.; TAYLOR, H.; BARNARD, C.; BEHNKE, J.; COILINS, S.; GILBERT, F. 2002. Mating behavior,

- sexual selection, and copulatory courtship in a promiscuous beetle. **J. Insect Behav.**, 15: 617-631.
- SILVEIRA NETO, S.; NAKANO, O.; BARBIN, D.; VILLA NOVA, N. A. 1976. **Manual de ecologia dos insetos**. Piracicaba: Ceres. 419p.
- SIMMONS, L. W. 2001. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. Princeton University Press. 434p.
- STEARNS, S. C. 1976. Life-history tactics: a review of ideas. **Q. Rev. Biol.**, 51: 3- 47.
- STEARNS, S. C. 1992. **The evolution of life histories**. Oxford Univ. Press. Oxford, U.K.
- STROHM, E.; LECHNER, K. 2000. Male size does not affect territorial behaviour and life history traits in a sphecid wasp. **Anim Behav.**, 59: 183–191
- TAGAWA, J.; ASANO, S.; OHTSUBO, T.; KAMOMAE, M.; GOTOH, T. 1985. Influence of age on the mating behavior of the braconid wasp, *Apanteles glomeratus* L. **Appl. Ent. Zool.**, 20: 227-230.
- THORNHILL, R., ALCOCK, J. 1983. **The evolution of insect mating systems**. Cambridge, Harvard University Press. 547p.
- VELOSO, H. P.; RANGEL, F.O. A.; LIMA, J. C. A. 1991. **Classificação da Vegetação Brasileira, Adaptada a um Sistema Universal**. IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais. 124p.
- VINSON, S. B. 1976. Host selection by insect parasitoids. **Ann. Rev. Entomol.**, 21: 109-133.
- VINSON, S. B. 1978. Courtship behavior and source of sexual pheromone from *Cardiochiles nigriceps*. **Ann. Ent. Soc. Am.**, 71(6): 832-837.
- ZAR, J. H. 2010. **Biostatistical analyses**. ed<sup>th</sup>. 5. Pearson, 944p.
- ZIM, M. N. S. 1982. **Biologia de *Pseudeucoila brasiliensis* (Hymenoptera: Cynipidae) microhimenoptero parasito de *Drosophila***. 72p. Dissertação (Mestrado). Universidade de São Paulo – USP. São Paulo-SP.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

As análises realizadas permitiram conhecer de forma inédita a totalidade do comportamento sexual do espécime fundamentado nas etapas do acasalamento; atos comportamentais; padrões de seleção feminino; competição, estratégias (residência e patrulha) ou adaptações (assimetria morfométrica na segregação de padrões) adotadas pelos machos, de forma a servir como pré-requisito para o entendimento pleno do comportamento reprodutivo e dinâmica de nidificação, além de proporcionar suporte para previsões e observações pontuais realizadas para outras algumas de esfeciformes ao longo dos últimos anos por outros estudos.

Dentre os diversos aspectos marcantes exibido por *Sphex ingens*, a maneira como as fêmeas selecionam seus parceiros (por cópulas coercivas) é no mínimo um padrão de seleção sexual antagônico as formas mais clássicas da literatura, em termos de exibição de atributos e cortejo, muito embora não seja exclusivo entre os insetos, é raro em vespas solitárias, principalmente entre os esfecídeos. É imprescindível reconhecer também que, muito embora a flutuação de recursos e diferenças morfométricas direcionem estratégias adaptativas entre os machos, alguns aspectos em relação aos padrões residente e patrulha ainda necessitam de maiores esclarecimentos, uma vez que, a formação destes padrões pode ser consequência genética, alocação diferencial de recursos para as larvas ou diferenças de idade entre indivíduos, enquanto as cópulas múltiplas também podem ser reflexo de fisiologia reprodutiva diferenciada para a espécie, como baixa fertilidade dos machos, baixa taxa de fecundidade ou redução da espermateca feminina.

Enfim, os resultados apresentados contribuem para uma maior compreensão sobre a aspectos da ecologia e comportamento de *Sphex ingens* e tornam a espécie um bom modelo para estudos sobre ecologia comportamental. Contudo, algumas perguntas não respondidas por este estudo merecem esclarecimentos e futuras investigações, assim como outros aspectos básicos da sua biologia, ecologia e comportamento, uma vez que este estudo representa o início de uma longa jornada para a espécie.

## REFERÊNCIAS

- ALCOCK, J. 1975. Territorial behavior by males of *Philantus multimaculatus* (Hymenoptera: Sphecidae) with a review of territoriality in male Sphecids. **Anim. Behav.**, 23: 889-895.
- ALCOCK, J.; BARROWS, E. M.; GORDH, G.; HUBBARD, L. J.; KIRKENDALL, L.; PYLE, D. W.; PONDEER, T. L.; ZALOM, F. G. 1978. The ecology and evolution of male reproductive behaviour in the bees and wasps. **Zool. J. Linn. Soc.**, 1: 25-61
- ALCOCK, J. 1980. Natural selection and the mating systems of solitary bees. **American Scientist**, 68:146-153.
- ALLEN, G. F.; SIMMONS, L. W. 1996. Coercive mating, fluctuating asymmetry and male mating success in the dung fly *Sepsis cynipsea*. **Animal Behavior.**, 52: 737-741.
- AMARANTE, S. T. P. 1991. **Biologia e comportamento reprodutivo de *Trypoxylon (Trypargilum) albitarse* F. (Hymenoptera: Sphecidae)**. Dissertação (Mestrado) – Universidade de São Paulo – USP, São Paulo-SP.
- AMARANTE, S. T. P. 1993. Collecting in northeastern Brasil. Universidade de São Paulo. **Sphecoc**, 25: 16-20.
- AMARANTE, S. T. P. 1994. The Sphecidae in the collection of Hymenoptera of the Museu de Zoologia. Universidade de São Paulo. **Sphecoc**, 28: 22-24.
- AMARANTE, S. T. P. 2002. A synonymic catalog of the Neotropical Crabronidae and Sphecidae (Hymenoptera: Apoidea). **Arq. Zool. São Paulo**, 37(1): 1-139.
- AMARANTE, S. T. P. 2005a. Sphecidae. In: BRANDÃO, C. R. F.; CANCELLO, E. M. (eds) *Invertebrados Terrestres. Biodiversidade do Estado de São Paulo. Síntese do conhecimento ao final do século XX.* (Joly, C. A.; Bicudo, C, E. M. orgs). São Paulo, FAPESP.
- AMARANTE, S. T. P. 2005b. Addendum and corrections to a synonymic catalogo of Neotropical Crabronidae and Sphecidae. **Pap. Avuls Zool.**, 45(1): 1-18.
- ANDERSSON, M. 1994. **Sexual selection**. Princeton, Princeton University Press, 599 p.
- ARNQVIST, G.; ROWE, L. 2002. Antagonistic coevolution between the sexes in a group of insects. **Nature**, 415: 787-789.
- ASSEM, J. V. D.; WERREN, J. H. 1994. A comparison of the courtship and mating behavior of tree species of *Nasonia* (Hymenoptera: Pteromalidae). **J. Insect Behav.**, 7: 53-66.
- AUSTIN, A.; DOWTON, M. 2000. **Hymenoptera: Evolution, Biodiversity, and Biological Control**. CSIRO, Canberra.

- BARASS, R. 1960. The courtship behavior of *Mormoniella vitripennis* Walk. (Hymenoptera: Pteromalidae). **Behaviour**, 15: 185-209.
- BARASS, R. 1961. A quantitative study of the behavior of the male *Mormoniella vitripennis* (Walker) (Hymenoptera: Pteromalidae) – towards two constant stimulus situations. **Behaviour**, 18: 288-311.
- BECK, M. L.; PRUETT, J. S. 2002. Fluctuating asymmetry, sexual selection, and survivalship in male dark-winger damselflies. **Ethology**, 108: 779-791.
- BIK, J.; DEL-CLARO, K. 2011. Ant-plant interaction in the Neotropical savanna: direct beneficial effects of extrafloral nectar on ant colony fitness. **Popul Ecol.**, 53: 327–332.
- BOHART, R. M.; MENKE, A. S. 1976. **Sphecid Wasps of the World**. University of California Press, Berkeley.
- BORROR, D. J.; TRIPLEHORN, C. A.; JOHNSON, N. H. 2004. **Introduction to the study of the insects**. 7 ed. Saunders College Publishing. Orlando. 888 p.
- BROCKMANN, H. J., GRAFEN, A. 1989. Mate conflict and male behaviour in a solitary wasp, *Trypoxylon (Trypargilum) politum* (Hymenoptera: Sphecidae). **Anim. Behav.**, 37: 232-255.
- BROTHERS, D. J. 1999. Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). **Zoologica Scripta**, 28: 233-249.
- BUYS, S. C. 2005. Nesting behaviour and larval biology of *Sphex opacus* Dalhombom (Linnaeus) (Hymenoptera: Sphecidae) from Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, 23(2): 709-711.
- BUYS, S. C. 2006a. Nesting behaviour and larval biology of *Prionyx fervens* (Linnaeus) (Hymenoptera: Sphecidae) from Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, 23(2): 311-313.
- BUYS, S. C. 2006b. Observations on the biology and description of the last instar larva of *Penepodium latro* (Kohl, 1902) (Hymenoptera: Sphecidae). **Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro**, 64(2): 121-124.
- BUYS, S. C. 2009. Sphecidae (Hymenoptera: Apoidea) of Rio de Janeiro State (Southeastern Brazil): inventory of species and notes on biology and distribution. **Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro**, 67(3-4): 275-282.
- BUYS, S. C. 2010. Insecta, Hymenoptera, Sphecidae, *Prionyx pumilio* (Taschenberg, 1869): Distribution extension. **Check List**, 6(1): 1.
- CAMILLO, E.; GARÓFALO, C. A.; SERRANO, J. C. 1996. Biologia de *Podium denticulatum* Smith em ninhos artificiais. **Anais da Sociedade Entomologica do Brasil**, 25(3): 439-450.
- CHOE, J. C.; CRESPI, B. J. 1997. **Mating systems in insects and arachnids**. Cambridge. Cambridge University Press.

- CORDERO, C.; EBERHARD, G. 2003. Female choice of sexually antagonistic male adaptations: a critical review of some current research. **J. Evol. Biol.**, 16: 1-6.
- COVILLE, R. E.; COVILLE, P. L. 1980. Nesting biology and male behavior of *Trypargilum tecnocitlan* in Costa Rica (Hymenoptera: Sphecidae). **Ann. Entomol. Soc. Am.**, 73: 110-119.
- CREAN, C. S.; DUNN, D. W.; DAY, T. H.; GILBURN, A. S. 2000. Female mate choice for large males in several species of seaweed fly (Diptera: Coelopidae). **Anim. Behav.**, 1: 121-126.
- DAY, T. 2000. Sexual selection and the evolution of costly female preferences: spatial effects. **Evolution**, 54: 715-730.
- DEL-CLARO, K. 2004. Multitrophic relationships, conditional mutualisms, and the study of interaction biodiversity in tropical savannas. **Neotropical Entomology**, 33(6): 665-672.
- EMLEN, S. T.; ORING, L. W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. **Science**, 197: 215-223.
- EVANS, H. E. 1982. Nesting and territorial behavior of *Philanthus barbatus* Smith (Hymenoptera, Sphecidae). **J. Kansas Entomol. Soc.**, 55: 571-576.
- FOWLER, H. G.; BUENO, O. C.; SADATSUNE, T.; MONTELLI, A. C. 1993. Ants as potential vectors of pathogens in hospitals in the State of São Paulo, Brasil. **Internacional Journal of Tropical Insect Science**, 14: 367-370.
- GAIMARI, S. D.; MARTINS, R. P. 1996. Nesting behavior and nest distributions of *Ammophila gracilis* Lepeletier (Hymenoptera: Sphecidae) in Brazil. **Journal of Hymenoptera Research**, 5: 240-248.
- GALLO, D.; NAKANO, O.; SILVEIRA NETO, S.; CARVALHO, R. P. L.; BAPTISTA, G. C.; BERTI FILHO, E.; PARRA, J. R. P.; ZUCCHI, R. S.; ALVES, S. B.; VENDRAMIN, J. D.; MARCHINI, L. C.; LOPES, J. R. S.; OMOTO, C. 2002. **Entomologia Agrícola**. São Paulo: FEALQ. 920p.
- GARCIA, M. V. B.; ADIS, J. 1993. On the biology of *Penepodium goryanum* (Lepeletier) in wooden trap-nests (Hymenoptera, Sphecidae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington**, 94(4): 547-553.
- GRAVRILETS, S.; ARNQVIST, G.; FRIBERG, U. 2001. The evolution of female mate choice by sexual conflict. **Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.** 268: 531-539.
- GWYNNE, D. T. 1980. Female defense polygyny in the bumblebee wolf, *Philanthus bicinctus* (Hymenoptera, Sphecidae). **Behav Ecol. Sociobiol.**, 7: 213-225.
- HANSON, P. E.; GAULD, I. D. 1995. **The order Hymenoptera**. In: HANSON, P. E., GAULD, I. D. (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press. New York. 893p.

- HANSON, P. E.; GAULD, I. D. 2006. **Hymenoptera de la region Neotropical**. The American Entomological Institute, Gainesville. 994p.
- HANSON, P.; MENKE, A. S. 2006. Las avispas apoideas: Ampulicidae, Sphecidae, Crabronidae. pp. 694-733. *In*: HANSON, P.E.; GAULD, I. D. (eds.). Hymenoptera de la Región Neotropical. Memoirs of the American Entomological Institute. 77: 1-994.
- IWASA, Y.; POMIANKOWSKO, A.; NEE, S. 1991. The evolution of costly mate preferences. II. The handicap principle. **Evolution**, 45: 1431-1442.
- IWASA, Y.; POMIANKOWSKO, A. 1999. Good parent and good genes models of handicap evolution. **J. Theor. Biol.**, 200: 97-109.
- KIRKPATRICK, M. 1982. Sexual selection and the evolution of female choice. **Evolution**, 36: 1-12.
- KIRKPATRICK, M.; RYAN, M. J. 1991. The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. **Nature**, 350: 33-38.
- LANDE, R. 1981. Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. **Proc. Natl. Acad. Sci USA**, 78: 3721-3725.
- LaSALLE, J.; GAULD, I. D. 1993. Hymenoptera: their diversity, and their impact on the diversity of other organisms. *In*: LaSALLE, J.; GAULD, I. D. (eds.). Hymenoptera and Diversity. C. A. B. Internacional. UK.
- MARTINS, R. P. 1991. **Biologia e comportamento de comunidades de vespas escavadoras (Hymenoptera: Aculeata)**. 123p. Tese (Doutorado). Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP. Campinas-SP.
- MARTINS, R. P. 1993. The biology of *Editha magnifica* (Perty, 1834) (Hymenoptera: Sphecidae). **Tropical Zoology**, 6(1): 109-123.
- MAYNARD SMITH, J. 1987. **Sexual selection – a classification of models**. p. 9-20. In J. W. Bradbury & M. B. Anderson (eds.), Sexual selection. Testing the Alternatives. J. Wiley, Chichester.
- MELO, G. A. R. 1999. Phylogenetic relationships and classification of the major lineages of Apoidea (Hymenoptera), with emphasis on the crabronid wasps. **Sci. Pap. Nat. Hist. Mus. Univ. Kans.**, 14: 1-55.
- O'NEILL, K. M. 1979. Territorial behavior in males of *Philanthus psyche* (Hymenoptera: Sphecidae). **Psyche**, 86: 19-43.
- O'NEILL, K. M. 1983. Territoriality, body size, and spacing in males of the beewolf *Philanthus basilaris* (Hymenoptera; Sphecidae). **Behaviour**. 86: 295-321.
- PARKER, G. A. 1978. Evolution of competitive mating searching. **Annual Review of Entomology**, 23: 173-196.
- PARKER, G. A. 1979. Sexual selection and sexual conflict. p. 123-166. *In*: M. S. Blum & N. A. Blum (eds.), Sexual selection and reproductive competition in insects. Academic Press, New York.

- PERUQUETTI, R. C. 2003. **Aspectos da biologia, estrutura populacional e parentesco intranidal em vespas do gênero *Trypoxylon* (Hymenoptera: Sphecidae)**. 73p. Tese (Doutorado). Universidade Federal de São Carlos - UFSCar. São Carlos-SP.
- PILIACKAS, J. M.; MEIRA, F. V.; SUHOGUSOFF, V. G.; ROSSI, P. G.; BADIO, A. A. 2007. Estudo sobre a capacidade reprodutiva da população de *Sphex ingens* SMITH (Hymenoptera, Sphecidae) em período reprodutivo no Parque Estadual da Ilha Anchieta, Ubatuba, SP, Brasil. **Publicações Avulsas do Instituto Pau Brasil de História Natural**, 10(2): 73-80.
- PIMENTA, H. R.; MARTINS, R. P. 1999. The natural history of the neotropical sand wasp *Rubrica nasuta* (Christ 1791) (Hymenoptera, Sphecidae) in Brazil. **Tropical Zoology**, 12: 273-288.
- POMIANKOWSKI, A.; IWASA, Y.; NEE, S. 1991. The evolution of costil mate preferentes I. Fisher and biased mutation. *Evolution*, **45**: 1422-1430.
- PRICE, T.; SCHULUTER, D.; HECKMAN, N. E. 1993. Sexual selection when the female directly benefits. *Biol. J. Linn. Soc.* **48**: 187-211.
- PULAWSKI, W. J. 2011. Catalog of Sphecidae *sensu lato*. Disponível em: <[http://www.calacademy.org/research/entomology/Entomology\\_Resources/Hymenoptera/sphecidae/Genera\\_and\\_species\\_PDF/introduction.htm](http://www.calacademy.org/research/entomology/Entomology_Resources/Hymenoptera/sphecidae/Genera_and_species_PDF/introduction.htm)>. Acessado em 7 de junho de 2011.
- RIBEIRO, F. 2006. **Comportamento de nidificação de *Podium denticulatum* Smith 1956 (Hymenoptera: Sphecidae) em ninhos-armadilhas**. 72 f. Dissertação (Mestrado) – Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto – USP, Ribeirão Preto-SP.
- RUTOWSKI, R. L. 1991. The evolution of male mate-locating behavior in butterflies. **American Naturalist**, 138: 1121-1139.
- SANTOS, M. 2001. Fluctuating asymmetry is nongenetically related to mating success in *Drosophila buzzatii*. **Evolution**, 55: 2248-2256.
- SHUKER, D.; BATESON, N.; BREITSPRECHER, H.; O'DONOVAN, R.; TAYLOR, H.; BARNARD, C.; BEHNKE, J.; COILINS, S.; GILBERT, F. 2002. Mating behavior, sexual selection, and copulatory courtship in a promiscuous beetle. **J. Insect Behav.**, 15: 617-631.
- SHUSTER, S. M.; WADE, M. J. 2003. **Mating Systems and Strategies**. Princeton: Princeton University Press.
- SILVA, J. F. 2008. **Vespas solitárias (Hymenoptera: Aculeata) nidificando em ninhos-armadilha na Estação Ecológica de Ribeirão Preto, Mata Santa Teresa, Ribeirão Preto, SP**. 55 f. Dissertação (Mestrado) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto – USP, Ribeirão Preto-SP.
- SOARES, L. A.; ZANETTE, L. R. S.; PIMENTA, H. R.; GOLCALVES, A.; MARTINS, R. P. 2001. Nesting biology of *Isodontia costipennis* (Spinola) (Hymenoptera: Sphecidae). **Journal of Hymenoptera Research**, 10(2): 245-250.

- THORNHILL, R.; ALCOCK, J. 1983. **The evolution of insect mating systems**. Cambridge, Harvard University Press. 547p.
- TRIPLEHORN, C. A.; JONHSON, N. F. 2011. **Estudo dos insetos**. 1. ed. Editora Cengage Learning. 816p.
- TRIVERS, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. *In*: Sexual Selection and the Descent of Man 1871-1971 (Ed. by B. Campbell), pp. 136-179. Chicago: Aldine.
- VIANA, B. F.; MELO, A. M. C.; DRUMOND, P. D. 2006. Variação na estrutura do habitat afetando a composição de abelhas e vespas solitárias em remanescentes florestais urbanos de mata atlântica no nordeste do Brasil. **Sitientibus Série Ciências Biológicas**, 6(4): 282.
- WILSON, E. O. 1963. The social biology of ants. **Annu Ver. Entomol.**, 8: 345-368.
- WILSON, E. O. 1971. **The insect societies**. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- WOIKI, T. D. 2009. **Estrutura da comunidade de vespas e abelhas solitárias em um fragmento urbano de Floresta Ombrófila Mista**. 41 f. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Paraná – UFPR, Curitiba-PR.