

Ocupação diferencial do habitat por vespas do gênero *Trypoxylon* (*Trypargilum*) Latreille (Hymenoptera, Crabronidae)

Mariana Marchi Santoni¹, Antonio Domingos Brescovit² & Marco Antonio Del Lama¹

¹Laboratório de Genética Evolutiva de Himenópteros, Departamento de Genética e Evolução, Universidade Federal de São Carlos. Rodovia Washington Luis (SP-310), km 235, 13565-905 São Carlos-São Paulo, Brasil. mmsantoni@gmail.com; dmdl@ufscar.br

²Laboratório de Artrópodes, Instituto Butantan, Av. Vital Brasil, 1500, Butantã, 05503-900 São Paulo-SP, Brasil. anyphaenidae@butantan.gov.br

ABSTRACT. Differential occupation of the habitat by *Trypoxylon* (*Trypargilum*) Latreille wasps (Hymenoptera, Crabronidae). Wasps of the genus *Trypoxylon* are solitary and females mass-provision their nests with paralyzed spiders. Some species use successfully trap-nests for nesting foundation, making easier their sampling and study. This paper reports data about nesting biology of four species of *Trypoxylon* (*Trypargilum*) - *T. rogenhoferi*, *T. lactitarse*, *T. aurifrons* and *T. nitidum*. These species were sampled by trap-nests during three years in Araras and two years in São Carlos and Rifaina (São Paulo). These areas were subdivided into sampling sites. A total of 2,698 nests of solitary hymenopterans were collected and most of them (2,268) were founded by *Trypoxylon* species. Nesting activity was higher in the warm, rainy season (October-March). The trap-nests used by the different species showed significantly different dimensions. Araneidae was the spider family mainly used for provision, but a species-specific provisioning was observed. The most important parasitoid of the four species was *Melittobia*, but adult chrysidids, ichneumonids, chalcidids and sarcophagids also attacked their nests. In the three areas, the different species of *Trypoxylon* coexist temporally but each of them built their nests frequently in a specific site. This result may suggest differential occupation of the habitat. This habitat partition of an apparently homogeneous area may be a result of an “apparent competition” shaped by shared natural enemies.

KEYWORDS. Apparent competition; Araneidae; habitat partition; parasitoid; trap-nest.

RESUMO. Ocupação diferencial do habitat por vespas do gênero *Trypoxylon* (*Trypargilum*) Latreille (Hymenoptera, Crabronidae). Vespas do gênero *Trypoxylon* apresentam comportamento solitário e aprovisionam seus ninhos de forma massiva com aranhas paralisadas. Algumas espécies utilizam cavidades preexistentes para nidificação, o que facilita sua amostragem e estudo. Neste trabalho, dados sobre a biologia de nidificação de quatro espécies de *Trypoxylon* (*Trypargilum*) - *T. rogenhoferi*, *T. lactitarse*, *T. aurifrons* e *T. nitidum* - são apresentados. As espécies foram amostradas por meio de ninhos-armadilha durante três anos em Araras e dois anos em Rifaina e São Carlos (São Paulo). As localidades de estudo foram subdivididas em sítios de amostragem. Foram obtidos 2.698 ninhos de himenópteros solitários, dos quais 2.268 foram fundados por espécies de *Trypoxylon*. Intensa atividade de nidificação foi observada principalmente na estação quente e chuvosa (outubro-março). Os ninhos-armadilha utilizados para nidificação pelas diferentes espécies apresentaram dimensões significativamente diferentes. A família de aranhas mais utilizada para aprovisionamento foi Araneidae; no entanto, as espécies de vespas diferiram quanto às espécies forrageadas. O principal parasitóide das quatro espécies foi *Melittobia*, mas indivíduos das famílias Chrysididae, Ichneumonidae, Chalcididae e Sarcophagidae também foram verificados. Observou-se que as espécies de *Trypoxylon* coexistem temporalmente e que nas três localidades cada espécie nidificou com maior frequência em um sítio particular, sugerindo uma ocupação diferencial do habitat. A partição do habitat aparentemente homogêneo pode ser resultado de “competição aparente” mediada por inimigos naturais comuns.

PALAVRAS-CHAVE. Araneidae; competição aparente; ninho-armadilha; parasitóide; partição de habitat.

A Ordem Hymenoptera agrupa espécies de abelhas, vespas e formigas que apresentam diferentes níveis de organização social. Cerca de 90% das espécies de vespas apresentam comportamento solitário, caracterizado pela independência das fêmeas na construção e aprovisionamento das células de cria (O'Neill 2001). Algumas espécies constroem seus ninhos em cavidades preexistentes, como os representantes das famílias Vespidae, Pompilidae, Sphecidae e Crabronidae (Gauld & Bolton 1996).

Trypoxylon Latreille, 1796 é o gênero mais diverso dentro da família Crabronidae. Apresenta ampla distribuição geográfica, mas sua maior diversidade está na região Neotropical. São vespas solitárias e a fêmea exibe cuidado maternal na forma de construção e aprovisionamento dos

ninhos, onde os imaturos se desenvolvem até o estágio adulto (Coville 1982).

O subgênero *Trypargilum* Richards, 1934, restrito ao Novo Mundo (Hanson & Menke 1996), é constituído de vespas solitárias cujas fêmeas aprovisionam seus ninhos com aranhas paralisadas. Neste grupo, os machos apresentam o comportamento de macho-guarda, permanecendo junto ao ninho durante sua construção.

Estas vespas usualmente nidificam com sucesso em cavidades artificiais (Coville 1982) e a utilização de ninhos-armadilha facilita sua amostragem, produzindo dados sobre abundância, riqueza e sazonalidade (Camillo *et al.* 1995; Loyola & Martins 2006; Morato & Martins 2006), arquitetura intranidal, utilização de presas e inimigos naturais (Buschini *et al.* 2006;

Buschini & Wolff 2006; Camillo 1999; Camillo *et al.* 1993, 1994, Camillo & Brescovit 1999; Camillo & Brescovit 2000; Coville & Coville 1980; Garcia & Adis 1995; Santoni & Del Lama 2007), comportamento do macho-guarda (Coville & Coville 1980; Brockmann & Grafen 1992) e investimento parental (Peruquetti & Del Lama 2003).

Este trabalho descreve dados relativos à biologia de nidificação de vespas do subgênero *Trypargilum* em ninhos-armadilha dispostos em três localidades do estado de São Paulo. Aspectos como diversidade, abundância sazonal, estrutura de ninhos, presas utilizadas para aprovisionamento, mortalidade e parasitismo são relatados. Uma possível razão para a utilização diferencial dos sítios de nidificação pelas espécies é discutida.

MATERIAL E MÉTODOS

Áreas de Estudo. Este estudo foi conduzido em três áreas localizadas no estado de São Paulo: o *campus* de Araras da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar) (22°18'S, 47°22'W, 629 m), o *campus* da UFSCar em São Carlos (22°01'S, 47°53'W, 850 m) e a Fazenda Rio Branco, localizada no município de Rifaina (20°04'S, 47°25'W, 575 m). Estas áreas apresentam clima Cwa (sistema de Köppen), caracterizado por duas estações bem definidas: uma quente e chuvosa (outubro-março), com pluviosidade elevada e temperaturas acima de 22°C e outra fria e seca (abril-setembro), com baixa precipitação e temperatura abaixo de 18°C.

As coletas em Araras ocorreram entre dezembro de 2003 a março de 2007 em sete sítios; em São Carlos, entre novembro de 2004 a novembro de 2006 em três sítios e em Rifaina, de julho de 2004 a março de 2007 em seis sítios. Em Araras, todos os sítios estavam localizados no interior de construções antigas, próximos a corpos d'água, com vegetação de entorno muito modificada (cana-de-açúcar e/ou pastagem, com alguns traços de vegetação natural de cerrado). Em São Carlos, os sítios de nidificação localizavam-se no interior de construções do *campus* situadas em área de vegetação introduzida (pastagem) ou típica (cerrado). Em Rifaina, os sítios estavam localizados em construções antigas próximas a uma vegetação natural que está sendo alterada pela introdução da cana-de-açúcar. No entanto, dentro de cada área de nidificação (Araras, São Carlos e Rifaina), os sítios escolhidos apresentavam aparente homogeneidade de condições ambientais como temperatura, umidade e luminosidade. Estes sítios estavam distantes entre si de 70 a 380 m em Araras, de 30 a 101 m em São Carlos e de 42 a 244 m em Rifaina. No período, foram realizadas 32 coletas em Araras, 14 em São Carlos e 19 em Rifaina.

Os dados meteorológicos do período foram obtidos nos sites da UFSCar *campus* Araras (www.ufscar.br), do Centro de Pesquisa de Pecuária do Sudeste da EMBRAPA (www.cppse.embrapa.br) e do Centro de Pesquisas Meteorológicas e Climáticas Aplicadas à Agricultura da UNICAMP (orion.cpa.unicamp.br).

Amostragem. As espécies foram amostradas utilizando ninhos-armadilha construídos de bambus secos seccionados

a cada nó. Estes bambus apresentavam comprimento (8 a 62 cm) e diâmetro interno (3 a 20 mm) variados, eram agrupados em pacotes de 8 a 12 tubos de dimensões similares e horizontalmente dispostos nos sítios das áreas de estudo. Tomou-se o cuidado de dispor quantidades semelhantes de ninhos-armadilha de variadas dimensões em cada sítio. A cada coleta, foram oferecidos cerca de 1.000 ninhos-armadilha em Araras, 300 em São Carlos e 500 em Rifaina, os quais foram inspecionados a cada 35 dias, aproximadamente.

Todos os tubos utilizados pelas vespas foram substituídos por novos e transferidos para o Laboratório de Genética Evolutiva de Himenópteros (LGEH), onde foram abertos. A maioria dos ninhos que se encontrava em fase de ovo e/ou larva era novamente fechada até que o estágio de pupa fosse atingido. As pupas foram individualmente dispostas em frascos de vidro, identificados com número e posição no ninho e mantidos em local isolado, à temperatura ambiente, até a emergência dos adultos, momento em que a espécie era identificada.

Dados coletados. Todos os ninhos-armadilha utilizados pelas espécies de *Trypoxylon* tiveram comprimento e diâmetro aferidos. Cada ninho foi tratado como dado independente, já que a construção dos ninhos não foi monitorada. Características da arquitetura intranidal, tais como paredes de fechamento e de fundo, e presença de parasitóides foram anotadas. Estes parasitóides foram identificados após sua emergência. As aranhas utilizadas para o aprovisionamento foram retiradas de ninhos com células de cria em estágio de ovo e armazenadas em álcool 70% para posterior identificação por especialista. Todas as aranhas coletadas foram depositadas na coleção do Instituto Butantan (Curador: A. D. Brescovit).

Análises estatísticas. As análises estatísticas foram realizadas de acordo com Zar (1999), considerando nível de significância de 5%, utilizando o programa BioEstat 4.0 (Ayres *et al.* 2005). Média (\bar{x}) e Desvio Padrão (\pm) são apresentados sempre que necessário. Os valores de comprimento e diâmetro dos ninhos-armadilha utilizados pelas fêmeas das espécies de *Trypoxylon* das três localidades foram agrupados. O número de células foi estimado considerando somente os ninhos completamente fechados (parede de fechamento).

A correlação de Pearson foi utilizada para verificar associação entre número de ninhos e número total de células em relação às condições sazonais (temperatura média mensal e pluviosidade total referentes a cada período). Análises de Variância (ANOVA) e teste de Mann-Whitney foram utilizados para comparar os comprimentos e diâmetros dos ninhos-armadilha utilizados por cada espécie. Teste de χ^2 foi utilizado para comparar taxas de mortalidade e parasitismo em cada espécie em cada localidade e para diferentes espécies na mesma localidade.

RESULTADOS

Riqueza e Abundância. Foram fundados 2.698 ninhos por himenópteros solitários nas três áreas, sendo 96% por espécies de vespas das famílias Crabronidae, Sphecidae e Vespidae e

4% por espécies de abelhas das famílias Megachilidae e Apidae. Foram coletados 1.403 ninhos em Araras, 241 em São Carlos e 1.054 ninhos em Rifaina. As taxas de ocupação dos tubos (ninhos fundados em relação aos ninhos oferecidos) nas três áreas foram 5%, 6% e 12%, respectivamente.

Espécies de *Trypoxylon* (*Trypargilum*) produziram 2.268 ninhos, ou seja, cerca de 84% dos ninhos amostrados. Foi verificada emergência de adultos em 1.322 ninhos (58%) fundados por cinco espécies de *Trypargilum* do grupo *nitidum* (Coville, 1982): *Trypoxylon rogenhoferi* Kohl, 1884, *T. lactitarse* Saussure 1867, *T. aurifrons* Shuckard, 1837, *T. nitidum* Smith, 1856 e uma espécie não identificada, *Trypoxylon* sp. Os outros ninhos ou não apresentaram emergência (31%) ou os adultos já haviam emergido no momento da coleta no campo (11%).

Ninhos de *Trypoxylon rogenhoferi* e *T. aurifrons* foram coletados nas três áreas, *T. nitidum* em Araras e São Carlos, e *T. lactitarse* e *Trypoxylon* sp. foram encontrados apenas em Araras. Esta localidade apresentou o maior número de espécies de *Trypoxylon* e Rifaina, maior abundância de ninhos (Tab. I).

Dado o baixo número de ninhos fundados por *Trypoxylon* sp, não foi possível obter dados consistentes sobre a biologia da nidificação nesta espécie.

Distribuição sazonal e espacial. As espécies de *Trypoxylon* nidificaram durante todo o período de amostragem, mas com maior frequência na estação quente e chuvosa nas três localidades (Fig. 1). O número de ninhos de *T. rogenhoferi*, *T. lactitarse*, *T. aurifrons* e *T. nitidum* apresentou correlação significativa com a temperatura média mensal (Tab. II).

Em Araras, ao longo de três anos, foi possível observar uma diminuição do número de ninhos fundados por cada uma das espécies estudadas (Fig. 1a). Quarenta e cinco por cento dos ninhos foram coletados entre dezembro/2003 a novembro/2004, 36% entre dezembro/2004 a novembro/2005 e 19% entre dezembro/2005 a março/2007. Em São Carlos e Rifaina, também foi observada uma diminuição do número de ninhos fundados ao longo do período (Fig. 1b e 1c, respectivamente).

Foi observada uma ocupação preferencial dos sítios, pois cada espécie nidificou com maior frequência em um sítio particular. Este comportamento foi observado nas três localidades (Fig. 2). Nestas, a predominância de uma espécie em cada sítio foi verificada desde as primeiras coletas. Em Araras, os sítios 1 e 4 foram ocupados quase exclusivamente por *T. lactitarse* e *T. rogenhoferi*, respectivamente, enquanto que os sítios 2 e 3 foram ocupados por *T. nitidum* e *T. aurifrons*, respectivamente (Fig. 2). Para estes últimos sítios, a ocupação predominante de uma espécie foi observada considerando todas as coletas, embora uma pequena variação nas proporções de espécies durante os meses de amostragem tenha sido verificada.

Arquitetura dos Ninhos. As espécies de *Trypoxylon* utilizaram ninhos-armadilha de diferentes comprimentos ($F = 33,34$; $P = 0,00$) e diâmetros ($F = 143,80$; $P = 0,00$), mas foi observada alguma sobreposição (Tab. III). O teste de Mann-Whitney revelou que valores médios de comprimento e diâmetro do tubo são significativamente diferentes para

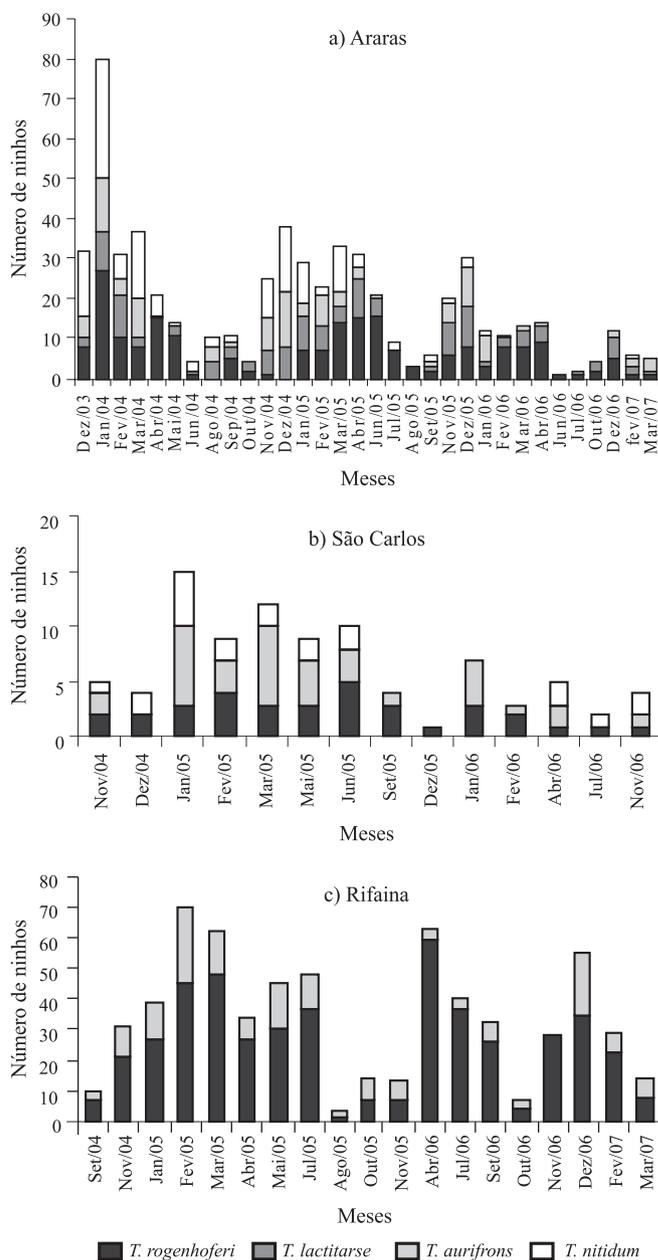


Fig. 1. Número de ninhos fundados por espécies de *Trypoxylon* em cada amostragem em três localidades do estado de São Paulo.

algumas comparações (Tab. III). Apenas para *T. rogenhoferi* os diâmetros dos tubos utilizados nas três localidades foram significativamente diferentes ($F = 7,45$; $P = 0,04$).

Desconsiderando *Trypoxylon* sp. (devido ao baixo número de ninhos obtidos), a arquitetura intranidal foi semelhante para as espécies estudadas: os ninhos apresentaram parede de fundo (deposição de barro no fundo do tubo) e parede de fechamento (parede de barro construída na extremidade do tubo). As células foram construídas em séries lineares, divididas por paredes de barro (paredes de partição). Foram observadas ainda células de fundo (célula vazia no fundo do tubo) e células vestibulares (célula vazia entre a parede de fechamento e a última célula provisionada) (Tab. IV).

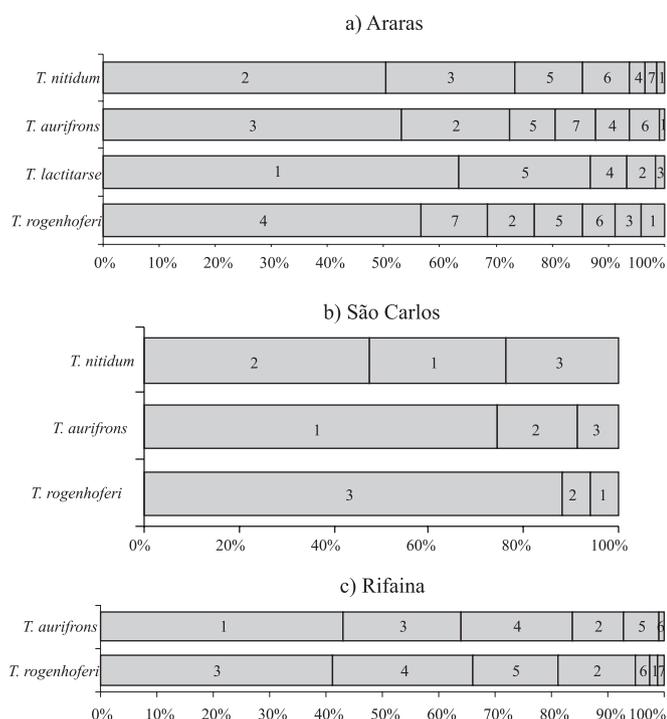


Fig. 2. Percentagem do número de ninhos fundados por espécies de *Trypoxylon* em diferentes sítios de nidificação de três localidades do estado de São Paulo (cada sítio de nidificação é representado pelo número no interior da barra).

Presas coletadas. Foram amostradas 1.809 aranhas, pertencentes a 11 famílias - Araneidae (93,6%), Tetragnathidae (4,5%), Salticidae (0,8%) e Anyphaenidae (0,5%). As famílias Lycosidae, Mimetidae, Nephilidae, Oxyopidae, Philodromidae, Scytodidae e Uloboridae representaram, juntas, 0,6% das presas.

Mil e trinta aranhas foram provenientes de 38 ninhos de *T. rogenhoferi*, 12 ninhos de *T. lactitarse*, 15 de *T. aurifrons* e 15 de *T. nitidum*. A alta porcentagem de imaturos amostrados (779 aranhas) dificultou a identificação das espécies, pois os indivíduos nesta fase não apresentam as estruturas da genitália definitivamente formadas. As aranhas das famílias Mimetidae, Nephilidae, Scytodidae e Uloboridae foram coletadas em ninhos de *Trypoxylon* que não apresentaram emergência de adultos e, conseqüentemente, não foi possível associá-las às espécies de *Trypoxylon* que as utilizaram como presas.

As espécies analisadas utilizaram aranhas de diferentes gêneros e/ou espécies (Tab. V). Nas três localidades, *T. rogenhoferi* apresentou preferência por aranhas do gênero *Alpaida*. *T. lactitarse*, uma espécie mais generalista, capturou principalmente *Eustala* sp. *T. aurifrons* e *T. nitidum* capturaram preferencialmente *Eustala fuscovittata* e *Eustala* sp., respectivamente.

Mortalidade e inimigos naturais. Foram amostradas 4.431 células de *T. rogenhoferi*, 826 de *T. lactitarse*, 1.252 de *T. aurifrons* e 887 de *T. nitidum*. A maior taxa de mortalidade ocorreu no estágio de pupa para as quatro espécies (Tab. VI) e foi devida, principalmente, a causas não determinadas.

Melittobia (Hymenoptera, Eulophidae) foi o principal parasitóide das espécies de *Trypoxylon*. Além deste, vespas das famílias Ichneumonidae, Chalcididae e Chrysididae e moscas da família Sarcophagidae também foram observadas (Tab. VI).

Como esperado, as taxas de emergência e parasitismo mantiveram-se constantes ao longo das coletas em Araras e Rifaina em relação ao número de células produzidas pelas espécies estudadas.

DISCUSSÃO

A maior diversidade dos ninhos-armadilha oferecida justifica a maior taxa de ocupação verificada neste trabalho quando comparada à de outros estudos (Loyola & Martins 2006; Aguiar & Garófalo 2004).

Muitos fatores podem afetar as taxas de nidificação por espécies de himenópteros solitários que utilizam cavidades preexistentes, como a oferta de cavidades, matéria-prima para construção e disponibilidade de recursos para provisionamento, entre outros (Roubik 1989). Cada uma das áreas está particularmente estruturada de acordo com a disponibilidade destes fatores e estas diferenças contribuem para justificar as diferenças na composição local de espécies. A maior riqueza de espécies em Araras se deve a especificidades do ambiente local e não apenas à disponibilidade de cavidades durante um maior período de amostragem, pois a oferta excessiva de ninhos-armadilha e o tempo de amostragem nas outras áreas não devem ter sido limitantes para que outras espécies nidificassem nestes sítios; por outro lado, a maior abundância verificada em Rifaina pode ser reflexo de uma comunidade estruturada há mais tempo.

Nossos achados confirmam a influência da sazonalidade, possivelmente associada à temperatura média mensal, sobre a biologia de nidificação das espécies neotropicais e demonstram a ocorrência temporalmente sincrônica destas espécies, principalmente na estação quente e úmida. Taxas elevadas de nidificação na estação quente e chuvosa foram igualmente relatadas nos estudos realizados por Camillo *et al.* (1995), Assis & Camillo (1997) e Loyola & Martins (2006) em *T. rogenhoferi* (Camillo *et al.* 1994) e *T. lactitarse* (Camillo *et al.* 1993; Buschini *et al.* 2006) e *T. opacum* (Buschini & Wolff 2006).

A não reposição dos indivíduos emergidos aos seus sítios de origem explica a diminuição do número de fundações ao longo do período amostrado, embora os sítios permanecessem disponíveis para novas fundações. As novas fundações foram

Tabela I. Número de ninhos fundados por espécies de *Trypoxylon* em três localidades do estado de São Paulo.

Localidades	<i>T. rogenhoferi</i>	<i>T. lactitarse</i>	<i>T. aurifrons</i>	<i>T. nitidum</i>	<i>T. opacum</i>	Total
Araras	212	120	118	141	12	603
Rifaina	478		151			629
São Carlos	35		34	21		90
Total	725	120	303	162	12	1322

Tabela II. Correlação (r) entre o número de ninhos fundados pelas espécies de *Trypoxylon* e a temperatura média mensal ou a precipitação total no período de coletas.

	<i>T. rogenhoferi</i>	<i>T. lactitarse</i>	<i>T. aurifrons</i>	<i>T. nitidum</i>
Temperatura	0,42*	0,48*	0,43*	0,49*
Precipitação	0,10	0,06	0,11	0,21

* P<0,05

produzidas por fêmeas e machos da mesma espécie, mantendo a ocupação sítio-preferencial observada. Análises genéticas do material estocado utilizando marcadores poderosos (genes mitocondriais e microssatélites) permitirão evidenciar se os novos ninhos foram fundados por fêmeas remanescentes ou se houve entrada de material genético novo ao longo do tempo.

As espécies de *Trypoxylon* estudadas demonstraram preferência pelo diâmetro da cavidade de nidificação, confirmando dados de outros autores (Assis & Camillo 1997; Budrine *et al.* 2004; Buschini *et al.* 2006, Buschini & Wolff 2006; Coville 1982, Coville & Coville 1980; Garcia & Adis 1995). Estes estudos demonstraram que o diâmetro escolhido oscila entre um limite inferior, determinado pelo tamanho do corpo da vespa e da presa utilizada (Garcia & Adis 1995) e um limite superior, definido pela espessura das paredes de barro, visto que paredes muito finas não conferem proteção contra parasitóides (Coville & Coville 1980).

As espécies estudadas aprovacionaram seus ninhos principalmente com aranhas da família Araneidae; no entanto, elas diferiram quanto às espécies utilizadas (Coville 1982). Trabalhos prévios em *T. rogenhoferi* e *T. lactitarse* relataram igual preferência pelos gêneros e espécies de aranhas verificados neste trabalho (Buschini *et al.* 2006; Camillo & Brescovit 1999, 2000; Camillo *et al.* 1994; Garcia & Adis 1995). O forrageamento espécie-específico também foi observado em *T. tenocitlan* (Coville & Coville 1980) e *T. antropovi* (Camillo 1999).

Embora tenha sido descrito que as espécies de aranhas capturadas por uma determinada espécie possam variar entre as áreas estudadas e as épocas de nidificação (Camillo & Brescovit 1999), estudos conduzidos em diferentes áreas e épocas relataram que estas vespas apresentam preferência relativamente constante pelas espécies de presas forrageadas (Buschini & Wolff 2006; Buschini *et al.* 2006; Camillo 1999, Camillo *et al.* 1994; Garcia & Adis 1995).

O parasitismo nas espécies de *Trypoxylon* causou cerca de 23% das mortes, porém não foi a principal causa de mortalidade, como observado em outras espécies de

Tabela III. Comprimento (cm) e diâmetro (mm) dos ninhos-armadilha utilizados pelas espécies de *Trypoxylon*. Teste de Mann-Whitney (U); * P>0.05. Letras iguais indicam médias semelhantes.

	Comprimento			Diâmetro		
	Min	Max	$\bar{X} \pm SD$	Min	Max	$\bar{X} \pm SD$
<i>T. rogenhoferi</i>	10,5	61,5	27,8±8,5 ^a	5,1	19,2	9,0±2,0 ^d
<i>T. lactitarse</i>	8,6	44,0	21,8±5,8 ^b	4,5	17,5	9,2±2,3 ^d
<i>T. aurifrons</i>	11,7	46,7	24,0±6,6 ^c	3,1	16,6	6,7±1,7 ^e
<i>T. nitidum</i>	14,4	46,7	24,3±5,4 ^c	3,5	11,4	6,5±1,6 ^e

Tabela IV. Arquitetura dos ninhos fundados por espécies de *Trypoxylon* em ninhos-armadilha em três localidades do estado de São Paulo (A = amplitude de variação; N = número de observações).

Estrutura do ninho	<i>T. rogenhoferi</i>	<i>T. lactitarse</i>	<i>T. aurifrons</i>	<i>T. nitidum</i>
Ninhos com mais de uma parede de fundo	3	-	2	-
Ninhos com mais de uma parede de fechamento	55	2	7	10
Número de células por ninho (ninhs completos)	A=1-17 7±3 N=471	A=4-15 8±2 N=79	A=1-12 5±2 N=215	A=2-13 6±2 N=87
Comprimento do ninho (cm)	A=7-36 18,6±8 N=37	A=7-14,2 10,1±3 N=4	A=5-21,2 12,4±4 N=28	A=1-24,9 6,3±7 N=25
Comprimento da célula de fundo (cm)	A=0,5-4,0 1,9±1 N=82	-	A=0,6-4,0 1,2±1 N=2	-
Comprimento da célula vestibular (cm)	A=0,7-5,0 1,5±1 N=287	A=1,0-2,8 1,7±1 N=268	A=1,0-6,5 2,2±1 N=35	A=0,8-3,3 1,6±1 N=12
Comprimento da célula de macho (cm)	A=1,2-2,6 1,7±0,4 N=56	A=1,4-2,5 1,8±0,3 N=19	A=0,7-3,3 1,6±0,5 N=92	A=0,9-2,5 1,6±0,5 N=34
Comprimento da célula de fêmea (cm)	A=1,2-2,5 1,7±0,3 N=67	A=1,4-2,5 1,5±0,3 N=7	A=1,0-4,8 1,9±0,7 N=86	A=0,8-3,2 1,4±0,5 N=46

Trypoxylon (Camillo *et al.* 1993; Camillo *et al.* 1994; Camillo & Brescovit 1999; Garcia & Adis 1995).

Como o principal inimigo natural das espécies aqui estudadas, a emergência de *Melittobia* foi descrita também em outros estudos realizados em *T. rogenhoferi* (Camillo *et al.* 1994; Loyola & Martins 2006), *T. lactitarse* (Camillo *et al.* 1993; Loyola & Martins 2006), *T. politum* (Molunby 1995) e *T. antropovi* (Camillo 1999).

Adultos de Ichneumonidae emergiram dos ninhos amostrados, como observado em ninhos de *T. lactitarse* (Assis & Camillo 1997; Buschini *et al.* 2006), *T. rogenhoferi* (Assis & Camillo 1997; Camillo *et al.* 1994), *T. tenocitlan* (Coville & Coville 1980) e *T. opacum* (Buschini & Wolff 2006). Adultos da família Chrysididae também emergiram de ninhos de *T. tenocitlan* (Coville & Coville 1980), *T. lactitarse* (Assis & Camillo 1997; Buschini *et al.* 2006; Camillo *et al.* 1993), *T. rogenhoferi* (Assis & Camillo 1997; Camillo *et al.* 1994; Garcia & Adis 1995), *T. opacum* (Buschini & Wolff 2006) e *T. aestivale* (Camillo 1999). Buschini *et al.* (2006) e Buschini & Wolff (2006) verificaram que moscas da família Sarcophagidae emergiram de ninhos de *T. lactitarse* e *T. opacum*, respectivamente. Os nossos dados e os da literatura indicam, portanto, que as espécies de *Trypoxylon* analisadas neste trabalho têm inimigos naturais comuns.

Ocupação diferencial do habitat. A nidificação pelas espécies de *Trypoxylon* apresentou um padrão sítio-preferencial, caracterizado pela presença predominante de uma espécie em um sítio específico. Para as quatro espécies, esta

Tabela V. Número de aranhas amostradas em ninhos fundados por espécies de *Trypoxylon* em três localidades do estado de São Paulo: a = Araras, r = Rifaina e s = São Carlos.

Classificação	T.	T.	T.	T.
	<i>rogenhoferi</i>	<i>lactitarse</i>	<i>aurifrons</i>	<i>nitidum</i>
Araneidae	182 ^a , 373 ^r , 44 ^s	99	85 ^a , 35 ^r , 30 ^s	112 ^a , 49 ^s
<i>Acacesia</i> sp	1 ^a		1 ^r	
<i>Alpaida</i> sp1	1 ^r			4 ^a
<i>Alpaida</i> sp2	1 ^r			
<i>Alpaida</i> spp	76 ^a , 79 ^r , 43 ^s			
<i>Alpaida veniliae</i> ¹	42 ^a , 20 ^r	7		
<i>Araneus</i> spp		1	1 ^a , 3 ^r	
<i>Argiope argentata</i> ²			3 ^r , 1 ^s	
<i>Eustala</i> spp	3 ^a	12	3 ^a	11 ^a , 3 ^s
<i>Eustala</i> sp1				1 ^a
<i>Eustala</i> sp2				1 ^a
<i>Eustala fuscovittata</i> ³	1 ^r			
<i>Eustala</i> gr.				
<i>fuscovittata</i>	1 ^a		19 ^a	
<i>Larinia</i> sp	9 ^s			
<i>Mecynogea</i> sp			1 ^r	
<i>Metazygia</i> sp	2 ^a		4 ^a	2 ^a
<i>Ocrepeira</i> sp	5 ^a , 10 ^r , 1 ^s			
<i>Wagneriana</i> sp				1 ^a
Anyphaenidae		1		2 ^s
<i>Anyphaenoides</i>				
<i>clavipes</i> ⁴		1		
<i>Osoriella tahela</i> ⁵				1 ^s
<i>Umuara</i> sp				1 ^s
Lycosidae		1		
Oxyopidae				1 ^s
Philodromidae				2 ^s
<i>Paracleocnemis</i> sp				1 ^s
Salticidae				1 ^a , 4 ^s
<i>Lyssomanes</i> sp				2 ^s
Tetragnathidae	1 ^a	7	1 ^s	
<i>Leucauge</i> sp			1 ^s	
<i>Tetragnatha</i>	1 ^a			

predominância foi observada nas diferentes coletas. Em Araras, *T. aurifrons* e *T. nitidum* apresentaram uma ligeira variação na preferência pelos sítios de nidificação ao longo das coletas e tal resultado pode ser devido à grande proximidade destes sítios (50m).

A preferência por sítios de nidificação ganha relevância ao se considerar que, nas três áreas de estudo, os sítios escolhidos são próximos entre si e, aparentemente, apresentam níveis de temperatura, luminosidade e umidade relativa semelhantes. Em dois dos sítios de nidificação em Araras, foi observada uma baixa taxa de nidificação pelas espécies de *Trypoxylon*. Um destes sítios diferenciava-se dos demais por estar em edificação baixa, mais à sombra e nas proximidades de um curso de água. Nos três anos de coleta realizados em Araras, este sítio foi ocupado quase exclusivamente por *Podium denticulatum* F. Smith, 1856 (Sphecidae) (dados não publicados). O segundo sítio referido se caracterizava por ser uma construção aberta, onde foram capturadas espécies de eumeníneos. Vale ressaltar que estas espécies apresentam inimigos comuns com as

espécies de *Trypoxylon* aqui analisadas (Assis & Camillo 1997).

O padrão de distribuição dos animais tem sido interpretado principalmente como (1) o sub-produto de diferenças fisiológicas, morfológicas e bionômicas, (2) o resultado de diferentes histórias evolutivas ou (3) o resultado de competição interespecífica, seguida de subsequente especialização para um habitat ótimo (Storch & Frynta 2000).

As alternativas (1) e (2) parecem não ser relevantes para explicar a ocupação diferencial do habitat pelas espécies de *Trypoxylon*, dada a proximidade filogenética das mesmas. Alternativamente, a competição interespecífica pode ser uma explicação para a segregação espacial verificada.

A teoria da competição prediz que a sobreposição de exigências entre espécies em um habitat deve ser minimizada pela segregação temporal ou espacial das mesmas. Dessa forma, preferências por diferentes habitats são comumente explicadas como resultado da especialização ao habitat em que o sucesso reprodutivo de uma espécie não é reduzido pela competição com outras espécies (Begon *et al.* 2006).

A coexistência temporal destas espécies de *Trypoxylon* que parecem apresentar demandas similares sugere que a partição do habitat pode ser interpretada como resultado de competição interespecífica, seguida de posterior especialização para habitats ótimos (Rosenzweig 1981), como demonstrado em comunidades de himenópteros por Dietrich & Wehner (2002).

No entanto, as espécies estudadas aparentemente não apresentam sobreposição de recursos para nidificação e forrageamento, visto que utilizam ninhos-armadilhas de diferentes dimensões e aprovencionam seus ninhos com diferentes espécies de aranhas. Esta suposição é corroborada por Camillo & Brescovit (2000), que reportaram baixa sobreposição de nichos entre *T. rogenhoferi* e *T. lactitarse* em razão destas espécies não competirem em termos de provisão.

A ocorrência de 'competição aparente' pode ser uma explicação alternativa para esta ocupação diferencial do habitat. Holt (1977) propôs este termo para indicar a redução da densidade populacional de uma espécie quando a densidade de uma segunda espécie aumenta, sendo esta interação mediada pelo aumento numérico de uma terceira espécie de um nível trófico superior. De acordo com este autor, o compartilhamento de inimigos naturais, como observado nas espécies de *Trypoxylon*, pode estruturar uma comunidade da mesma forma que a competição por recursos o faz. Como resultado, espécies que compartilham inimigos naturais devem evoluir para ocupar em simpatria diferentes áreas livres destes inimigos (Jeffries & Lawton 1984).

Padrões de distribuição em mosaico têm sido largamente documentados em comunidades de insetos herbívoros (Rott & Godfray 2000). Morris *et al.* (2001, 2004) e van Veen *et al.* (2005) postulam que, assim como neste grupo, a partição do habitat observada em outras comunidades de insetos pode ser explicada por competição aparente devida ao compartilhamento de parasitóides.

Tabela VI. Número de células, taxas de emergência e mortalidade em espécies de *Trypoxylon* de três localidades do estado de São Paulo. o = ovo, l = larva, p = pupa.

Localidade	<i>T. rogenhoferi</i>	<i>T. lactitarse</i>	<i>T. aurifrons</i>	<i>T. nitidum</i>
Araras				
Células	1481	848	602	803
Emergência	831 (56%)	475 (56%)	264 (44%)	505 (63%)
Mortalidade	114°, 21 ^l , 515 ^p	106°, 6 ^l , 261 ^p	36°, 10 ^l , 292 ^p	51°, 24 ^l , 223 ^p
Parasitóide	207 (14%)	143 (17%)	128 (21%)	129 (16%)
<i>Melittobia</i>	192	100	125	113
Ichneumonidae	9	40	1	9
Chrysididae	1	3	2	7
Sarcophagidae	5	0	0	0
Causas desconhecidas	443 (30%)	230 (27%)	210 (35%)	169 (21%)
Rifaina				
Células	3007		583	
Emergência	1975 (66%)		351 (60%)	
Mortalidade	260°, 80 ^l , 692 ^p		34°, 8 ^l , 190 ^p	
Parasitóide	255 (8%)		80 (14%)	
<i>Melittobia</i>	218		61	
Ichneumonidae	10		1	
Sarcophagidae	25		6	
Chrysididae	0		12	
Chalcididae	0		0	
Formicidae	2		0	
Causas desconhecidas	777 (26%)		152 (26%)	
São Carlos				
Células	185		142	84
Emergência	100 (54%)		81 (57%)	37 (44%)
Mortalidade	24°, 2 ^l , 59 ^p		17°, 1 ^l , 43 ^p	11°, 36 ^p
Parasitóide	28 (15%)		17 (12%)	12 (14%)
<i>Melittobia</i>	26		15	11
Ichneumonidae	2			
Chrysididae			2	1
Causas desconhecidas	57 (31%)		44 (31%)	35 (42%)

Se a competição aparente é uma alternativa aceitável para a nidificação em mosaico das espécies de *Trypoxylon*, o reconhecimento dos sítios mais vantajosos e a partição do habitat por estas espécies pode ser resultado de aquisições de dicas cognitivas do habitat (Storch & Frynta 2000), dentre as quais: (i) a presença dos primeiros colonizadores de cada espécie, demonstrando a qualidade do sítio, como observado por Mönkkönen *et al* (1997,1999); (ii) a ocorrência de parasitismo em sítio já colonizado por uma espécie, servindo como dica para que outra espécie evite a divisão dos custos do parasitismo.

Neste trabalho, dados sobre a biologia de nidificação de quatro espécies de *Trypoxylon* em três localidades do estado de São Paulo foram relatados. Embora apresentem muitos aspectos semelhantes da biologia de nidificação, as espécies parecem não competir por importantes recursos (substrato

para nidificação e presas). Alternativamente, a ocupação diferencial do habitat aparentemente homogêneo pelas espécies de *Trypoxylon* foi justificada pela competição aparente mediada pelos inimigos naturais comuns.

A demonstração de que a competição aparente produz padrões de dominância de diferentes espécies em diferentes sítios de nidificação, como sugerida pelos nossos dados, é relevante do ponto de vista teórico e prático. As propostas de manejo de espécies usualmente sugerem o enriquecimento de habitats com elementos que possam ser objeto de competição ou que, de alguma forma, limitem o crescimento das populações-alvo. Entretanto, se este enriquecimento potencializar o estabelecimento da competição aparente e segregar as espécies em sítios específicos do habitat, o risco de extinções locais pode aumentar, tendo em vista a fragmentação crescente do habitat.

Dadas a abundância e a capacidade de nidificação das espécies neotropicais de *Trypoxylon* em ninhos-armadilha, este grupo de vespas permite testar se a competição aparente gera partição do habitat e verificar os efeitos desta partição nas taxas de extinção local, contribuindo para o conhecimento dos fatores que devem ser considerados ao se delinear estratégias conservacionistas.

Agradecimentos. Ao Dr. Adhemar Rodrigues Alves, dono da Fazenda Rio Branco (Rifaina – SP), ao Dr. Sérgio Túlio Pires Amarante e José Carlos Serrano pela identificação das espécies de *Trypoxylon*, a Rogério Oliveira Souza pela ajuda nas coletas e à Dra. Maria José de Oliveira Campos pela leitura do manuscrito e sugestões. Às agências financiadoras CNPQ (ADB) e FAPESP.

REFERÊNCIAS

- Aguiar, C. M. L. & C. A. Garófalo. 2004. Nesting biology of *Centris (Hemisiella) tarsata* (Hymenoptera, Apidae, Centridini). **Revista Brasileira de Zoologia** 21: 477–486.
- Assis, J. M. F. & E. Camillo. 1997. Diversidade, sazonalidade e aspectos biológicos de vespas solitárias (Hymenoptera: Sphecidae: Vespidae) em ninhos armadilhas na região de Ituiutaba, MG. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** 26: 335–347.
- Ayres, M.; M. Ayres Jr.; D. L. Ayres & A. S. Santos. 2005. **BioEstat 4.0: Aplicações Estatísticas nas Áreas das Ciências Biológicas e Médicas**. Belém, Sociedade Civil Mamirauá, xii + 324 p.
- Begon, M.; J. L. Harper & C. R. Townsend. 2006. **Ecology: individuals, populations and communities**. (2nd Ed.). Oxford. Blackwell. xii + 738 p.
- Brockmann, H. J. & A. Grafen. 1992. Sex ratios and life-history patterns of a solitary wasp, *Trypoxylon (Trypargilum) politum* (Hymenoptera: Sphecidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology** 30: 7–27.
- Budriene, A.; E. Budrys & Z. Nevonitire. 2004. Solitary Hymenoptera Aculeata inhabiting trap-nests in Lithuania: nesting cavity choice and niche overlap. **Latvijas Entomologs** 41: 19–31.
- Buschini, M. L. T. & L. L. Wolff. 2006. Notes on the biology of *Trypoxylon (Trypargilum) opacum* Brèthes (Hymenoptera; Crabronidae) in Southern Brazil. **Brazilian Journal of Biology** 66: 915–926.
- Buschini, M. L. T.; L. L. Wolff & F. Niesing. 2006. Nesting biology of *Trypoxylon (Trypargilum) lactitarse* (Hymenoptera; Crabronidae) in trap-nests in southern Brazil. **Brazilian Journal of Biology** 66: 161–171.
- Camillo, E. 1999. Bionomics of *Trypoxylon (Trypargilum) antropiva*

- and *Trypoxylon (Trypargilum) aestivale* (Hymenoptera: Sphecidae). **Iheringia** **87**: 29–36.
- Camillo, E. & A. D. Brescovit. 1999. Aspectos biológicos de *Trypoxylon (Trypargilum) lactitarse* Saussure e *Trypoxylon (Trypargilum) rogenhoferi* Kohl (Hymenoptera: Sphecidae) em ninhos-armadilha, com especial referência a suas presas. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** **28**: 251–262.
- Camillo, E. & A. D. Brescovit. 2000. Spider prey (Araneae) of *Trypoxylon (Trypargilum) rogenhoferi* (Hymenoptera: Sphecidae) in southeastern Brazil. **Revista de Biologia Tropical** **48**: 647–656.
- Camillo, E.; C. A. Garófalo & J. C. Serrano. 1994. Observações sobre a biologia de *Trypoxylon (Trypargilum) rogenhoferi* Kohl (Hymenoptera: Sphecidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** **23**: 299–310.
- Camillo, E.; C. A. Garófalo; G. Muccillo & J. C. Serrano. 1993. Biological observation on *Trypoxylon (Trypargilum) lactitarse* Saussure in Southeastern Brazil (Hymenoptera, Sphecidae). **Revista Brasileira de Entomologia** **37**: 769–778.
- Camillo, E.; C. A. Garófalo; Serrano, J. C. & G. Muccillo. 1995. Diversidade e abundância sazonal de abelhas e vespas solitárias em ninhos-armadilha (Hymenoptera, Apocrita, Aculeata). **Revista Brasileira de Entomologia** **39**: 459–470.
- Coville, R. E. 1982. **Wasps of the genus *Trypoxylon* subgenus *Trypargilum* in North America**. Berkeley. University of California Press. v+147 p.
- Coville, R. E. & P. L. Coville. 1980. Nesting biology and male behavior of *Trypoxylon (Trypargilum) tenocitlan* in Costa Rica (Hymenoptera: Sphecidae). **Annals of the Entomological Society of America** **73**: 110–119.
- Dietrich, B. & R. Wehner. 2003. Sympatry and allopatry in two desert ant sister species: how do *Cataglyphis bicolor* and *C. savignyi* coexist? **Oecologia** **136**: 63–72.
- Garcia, M. V. B. & J. Adis. 1995. Comportamento de nidificação de *Trypoxylon (Trypargilum) rogenhoferi* Kohl (Hymenoptera, Sphecidae) em uma floresta inundável de várzea na Amazônia Central. **Amazoniana** **13**: 259–282.
- Gauld, I. D. & B. Bolton (Eds.). 1996. **The Hymenoptera**. (2nd Ed.). New York. Oxford University Press. xi+332 p.
- Hanson, P. E. & A. S. Menke. 1996. The Sphecid Wasps (Sphecidae), p. 621–649. In: P. E. Hanson & I. D. Gauld (eds.). **The Hymenoptera of Costa Rica**. New York. Oxford University Press. Xiii+920 p.
- Holt, R. D. 1977. Community modules, p. 333–349. In: A. C. Gange & V. K. Brown (eds.). **Multitrophic interactions in terrestrial systems**. Oxford. Blackwell Science. x+446 p.
- Jeffries M. J. & J. H. Lawton. 1984. Enemy free space and the structure of ecological communities. **Biological Journal of the Linnean Society** **23**: 269–286.
- Loyola, R. D. & R. P. Martins. 2006. Trap-nest occupation by solitary wasps and bees (Hymenoptera: Aculeata) in a forest urban remnant. **Neotropical Entomology** **35**: 41–48.
- Molunby, A. 1995. Dynamics of parasitism in the organ-pipe wasp, *Trypoxylon politum*: effects of spatial scale on parasitoid functional response. **Ecological Entomology** **20**: 159–168.
- Mönkkönen M.; P. Helle; G. J. Niemi & K. Montgomery. 1997. Heterospecific attraction affects community structure and migrant abundances in northern breeding bird communities. **Canadian Journal of Zoology** **75**: 2077–2083.
- Mönkkönen M.; R. Härdling; J. T. Forsman & J. Tuomi. 1999. Evolution of heterospecific attraction: using other species as cues in habitat selection. **Evolutionary Ecology** **13**: 91–104.
- Morato, E. F. & R. P. Martins. 2006. An overview of proximate factors affecting the nesting behavior of solitary wasps and bees (Hymenoptera: Aculeata) in preexisting cavities in wood. **Neotropical Entomology** **35**: 285–298.
- Morris, R. J.; C. B. Müller & H. C. J. Godfray. 2001. Field experiments testing for apparent competition between primary parasitoids mediated by secondary parasitoids. **Journal of Animal Ecology** **70**: 301–309.
- Morris, R. J.; O. T. Lewis & H. C. J. Godfray. 2004. Experimental evidence for apparent competition in a tropical forest food web. **Nature** **428**: 310–313
- O'Neill, K. M. 2001. **Solitary Wasps: Behavior and Natural History**. Ithaca. Cornell University Press. Xii+406 p.
- Peruquetti, R. C. & M. A. Del Lama. 2003. Alocação sexual e seleção sexo-dependente para tamanho de corpo em *Trypoxylon rogenhoferi* Kohl (Hymenoptera, Sphecidae). **Revista Brasileira de Entomologia** **47**: 581–588.
- Rosenzweig, M. L. 1981. A theory of habitat selection. **Ecology** **62**: 327–335.
- Rott, A. S. & H. C. J. Godfray. 2000. The structure of a leafminer–parasitoid community. **Journal of Animal Ecology** **69**: 274–289.
- Roubik, D. W. 1989. **Ecology and Natural History of Tropical Bees**. Cambridge. Cambridge University Press. x+514 p.
- Santoni, M. S. & M. A. Del Lama. 2007. Nesting biology of the trap-nesting Neotropical wasp *Trypoxylon (Trypargilum) aurifrons* Shuckard (Hymenoptera, Crabronidae). **Revista Brasileira de Entomologia** **51**: 369–376.
- Storch D. & D. Frynta. 2000. Evolution of habitat selection: stochastic acquisition of cognitive clues? **Evolutionary Ecology** **13**: 591–600.
- van Veen, F. J. F.; P. D. van Holland & H. C. J. Godfray. 2005. Stable coexistence in experimental insect communities due to density-mediated and trait-mediated indirect effects. **Annual Review of Entomology** **51**: 187–208
- Zar, J. H. 1999. **Biostatistical Analysis**. (4th Ed.). Upper Saddle. Prentice Hall. xi+929 p.