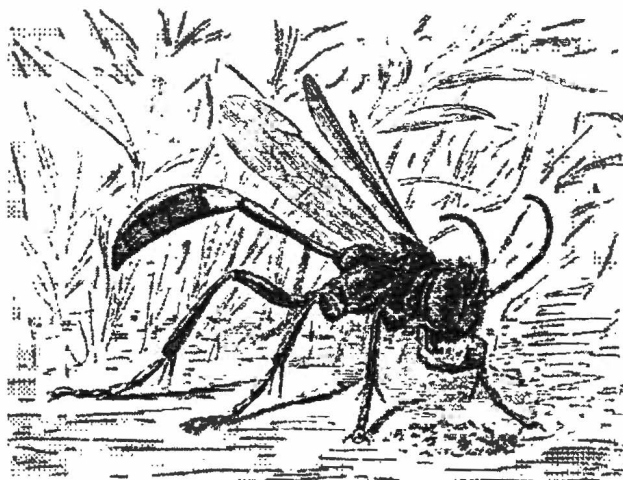


**Estudos comparados sobre morfologia
de imaturos e comportamento de Sphecinae
(Insecta: Hymenoptera: Sphecidae)**

Sandor Christiano Buys



Rio de Janeiro, RJ

Abril de 2004

Sandor Christiano Buys

Estudos comparados sobre morfologia de imaturos e comportamento de Sphecinae (Insecta: Hymenoptera: Sphecidae)

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia do Museu Nacional / Universidade Federal do Rio de Janeiro em abril de 2004, sob a orientação do Prof. Dr. Jorge Nessimian, como parte dos requisitos necessários para a obtenção do título de doutor em zoologia.

Figura da capa: desenho de *Ammophila umaria* Dahlbom, 1843 retirada do livro de PECKHAM & PECKHAM (1905). Esta figura ilustra uma fêmea compactando a terra colocada sobre o ninho para fechá-lo. Para isto ela utiliza uma pedra que é segura com as mandíbulas. Este comportamento, que foi descrito pela primeira vez por PECKHAM (1898), foi interpretado como “uso de uma ferramenta” e causou muitas discussões, durante as primeiras décadas do século XX, sobre a existência de inteligência em vespas.

FICHA CATALOGRÁFICA

Buys, Sandor Christiano

Estudos comparados sobre morfologia de imaturos e comportamento de Sphecinae (Insecta: Hymenoptera: Sphecidae). Rio de Janeiro, RJ, Universidade Federal do Rio de Janeiro, 2004.

x + 134 p.

Tese de doutorado em Zoologia.

1 – Hymenoptera, 2 – Sphecidae, 3 – morfologia, 4 – comportamento, 5 – filogenia, 6 – tese.

I – Universidade Federal do Rio de Janeiro.

II – Título.

RESUMO

Este trabalho consiste de um conjunto de estudos sobre morfologia de larvas e comportamento de Sphecinae estruturado em cinco capítulos com objetivos semi-independentes. Os dois primeiros são introdutórios e os demais divididos em introdução, métodos, resultados e discussão.

Capítulo 1 - Introdução geral. A subfamília Sphecinae é composta por 19 gêneros e aproximadamente 700 espécies amplamente distribuídas pelo mundo. Este grupo apresenta padrões comportamentais muito complexos e diversos. O objetivo do presente trabalho é estudar comparativamente a morfologia de imaturos e o comportamento de nidificação de espécies de Sphecinae, de modo a contribuir para o entendimento da filogenia do grupo e discutir hipóteses relacionadas à evolução de padrões comportamentais.

Capítulo 2 – Revisão bibliográfica. São apresentados dois catálogos bibliográficos, um sobre morfologia de imaturos de Crabronidae e Sphecidae, no qual são listadas 299 espécies, e outro sobre biologia de Sphecinae, no qual são listadas 70 espécies.

Capítulo 3 – Sistemática e filogenia de Sphecinae baseadas na morfologia de imaturos e casulos. Um estudo sobre sistemática dos Sphecinae baseado na morfologia de imaturos e casulos é apresentado. São descritas as larvas de último estágio das seguintes espécies: *Penepodium dubium* (Taschenberg, 1869); *P. latro* (Kohl, 1902); *Podium denticulatum* Smith, 1856; *P. fumigatum* (Perty, 1833); *P. aureosericeum* Kohl, 1902; *Sceliphron fistularium* (Dahlbom, 1843); *S. asiaticum* Linnaeus, (1758); *Sphex opacus* Dahlbom, 1845; *S. dorsalis* Lepeletier, 1845; *Isodontia* sp.; *Prionyx thomae* (Fabricius, 1775); *P. fervens* (Linnaeus, 1758); *Ammophila* sp.1 e *Ammophila* sp.2. *Podium denticulatum* foi descrito nos cinco estádios larvais. Os casulos das seguintes espécies foram descritos: *Podium denticulatum*; *P. fumigatum*; *P. aureosericeum*; *Sceliphron fistularium*; *S. asiaticum*; *Sphex opacus*; *Isodontia* sp.; *Prionyx thomae*; *P. fervens*; *Ammophila* sp.1; *Ammophila* sp.2; *Eremnophila binodis* (Fabricius, 1798). Foi formulada uma chave para gêneros e agrupamentos supra-genéricos de Sphecinae baseada nas larvas de último estágio, casulo e aspectos biológicos. É apresentada uma descrição da subfamília e diagnoses das tribos e subtribos baseadas nos imaturos. Foram levantados 29 caracteres de larva, dois caracteres de ovo e quatro caracteres de casulo que foram submetidos a uma análise cladística. Devido a faltar muitos dados de ovo e casulo na matriz de caracteres, foram feitas separadamente duas análises, uma com caracteres larvais e outra combinando caracteres das larvas, ovos e casulos. A análise de parcimônia baseada apenas em caracteres larvais gerou 24 árvores com igual parcimônia máxima (comprimento = 45; índice de consistência = 0,73; índice de retenção = 0,89; índice de consistência reescalado = 0,65) e a análise combinada de caracteres de larva, ovo e casulo gerou 384 árvores com igual parcimônia

máxima (comprimento = 52; índice de consistência = 0,75; índice de retenção = 0,89; índice de consistência reescalado = 0,65). A topologia de ambas as análises é idêntica. A filogenia baseada em morfologia de imaturos é inteiramente congruente com a obtida a partir de adultos. Sphecinae, Sceliphriini, Sceliphrina, Sphecini + Ammophilini, Prionychina e Ammophilini são corroborados como linhagens monofiléticas por apomorfias das larvas e, em alguns casos, de casulos. Por outro lado, Chloriontina, Podiina e Sphecina não são sustentados por apomorfias de larvas ou casulo.

Capítulo 4 - **Comportamento e biologia de algumas espécies de Sphecinae.** O comportamento de seis espécies Sphecinae das tribos Sphecini e Ammophilini é descrito: *Sphex opacus*, *S. dorsalis*, *Prionyx thomae*, *P. fervens*, *Ammophila* sp.1 e *Eremnophila binodis*.

Capítulo 5 - **Filogenia e evolução de padrões comportamentais em Sphecinae.** Uma análise cladística dos Sphecinae baseada em caracteres comportamentais é apresentada. Foram utilizados 20 caracteres, a maioria relacionados à construção do ninho e manipulação das presas. Foram geradas 308 árvores com igual parcimônia máxima a partir da matriz de caracteres (comprimento = 34; índice de consistência = 0,73; índice de retenção = 0,86; índice de consistência reescalado = 0,63). A filogenia baseada em caracteres comportamentais é inteiramente congruente com a baseada em morfologia de adultos e morfologia de imaturos. Baseado no conhecimento sobre filogenia do grupo, são discutidas hipóteses sobre a evolução do comportamento em Sphecinae.

ABSTRACT

This thesis consists of a set of studies on larval morphology and behaviour of Sphecinae structured in five chapters with semi-independent objectives. The first two are introductory and the others are divided in introduction, methods, results, and discussion.

Chapter 1 – **General introduction.** The subfamily Sphecinae is composed of 19 genera and about 700 species widespread in the world. This group is very diverse and complex behaviourally. The objective of the present work is comparatively studying the immature morphology and the nesting behaviour of species of Sphecinae, in a way to contribute to the understanding of the phylogeny of the group and discussing about hypotheses related to the evolution of the behavioural patterns.

Chapter 2 – **Bibliographic review.** Two bibliographic catalogues are presented, one on immature morphology of Crabronidae and Sphecidae, in which 299 species are listed, and other on Sphecinae biology, in which 70 species are listed.

Chapter 3 – **Systematic and phylogeny of Sphecinae based on morphology of immature and cocoon.** A study on systematic of Sphecinae based on morphology of immature and cocoon is

presented. The last instar larvae of the following species are described: *Penepodium dubium* (Taschenberg, 1869); *P. latro* (Kohl, 1902); *Podium denticulatum* Smith, 1856; *P. fumigatum* (Perty, 1833); *P. aureosericeum* Kohl, 1902; *Sceliphron fistularium* (Dahlbom, 1843); *S. asiaticum* Linnaeus, 1758); *Sphex opacus* Dahlbom, 1845; *S. dorsalis* Lepeletier, 1845; *Isodontia* sp.; *Prionyx thomae* (Fabricius, 1775); *P. fervens* (Linnaeus, 1758); *Ammophila* sp.1; and *Ammophila* sp.2. *Podium denticulatum* was described in the five larval instars. The cocoons of the following species are described: *Podium denticulatum*; *P. fumigatum*; *P. aureosericeum*; *Sceliphron fistularium*; *S. asiaticum*; *Sphex opacus*; *Isodontia* sp.; *Prionyx thomae*; *P. fervens*; *Ammophila* sp.1; *Ammophila* sp.2; and *Eremnophila binodis* (Fabricius, 1798). A key to genera and supra-generic categories based on last instar larvae, cocoon, and biological aspects is formulated. A description of the subfamily and diagnoses of the tribes and subtribes based on larvae are presented. Twenty nine characters of larva, two characters of egg, and four characters of cocoon were selected and examined through a cladistics analyses. Due the occurrence of a lot of missing values of egg and cocoon in the characters matrix, two analyses were separately carried out, one only with larval characters and other combined characters of larva, egg, and cocoon. The analyses of parsimony based only in larval characters generates 24 equally most parsimonious trees (length = 45; consistency index = 0,73; retention index = 0,89; consistency index rescaled = 0,65) and the analyses combined characters of larva, egg, and cocoon generates 384 equally most parsimonious trees (comprimento = 52; índice de consistência = 0,75; índice de retenção = 0,89; índice de consistência reescalado = 0,65). The phylogeny based on immature morphology is entirely congruent with those based on adult morphology. Sphecinae, Sceliphriini, Sceliphrina, Sphecini + Ammophilini, Prionychina, and Ammophilini are corroborated as monophyletics lineages by apomorphies of larvae and, in some cases, of cocoons. On the other hand, Chloriontina, Podiina, and Sphecina are not corroborated by apomorphies of larva or cocoon.

Chapter 4 – Behaviour and biology of some species of Sphecinae. The behaviour of six species of Sphecinae in the tribes Sphecini and Ammophilini is described: *Sphex opacus*; *S. dorsalis*; *Prionyx thomae*; *P. fervens*; *Ammophila* sp.1; and *Eremnophila binodis*.

Chapter 5 – Phylogeny and evolution of behavioural patterns in Sphecinae. A cladistics analysis of Sphecinae based on behavioural characters is presented. Twenty characters, the most related to nest construction and prey manipulation, are used. Three hundred eight equally most parsimonious trees were generated (length = 34; consistency index = 0,73; retention index = 0,86; consistency index rescaled = 0,63). The phylogeny based on behavioural characters is entirely congruent with those based on adult and larval morphology. Based on the knowledge of the phylogeny of the group, hypothesis on the evolution of the behaviour in Sphecinae are discussed.

AGRADECIMENTOS

Cinara de Andrade Silva foi companheira em todos os momentos ao longo do desenvolvimento desta tese, inclusive em grande parte do trabalho de campo.

Jorge Nessimian foi orientador deste trabalho e me aceitou em seu laboratório, apesar de eu ser “um inseto fora d’água”.

Sérvio Túlio do Amarante prestou valiosa ajuda identificando os Sphecidae.

O trabalho de campo na Reserva Biológica de Poço das Antas contou com a indispensável carona do pessoal do laboratório de Ecologia de Mamíferos da UFRJ, especialmente nas pessoas de Fernando Fernandez e Alexandra Pires. Neste sentido, também foi importante a cooperação de “Jacozinho”, funcionário do Projeto Mico Leão Dourado.

Leonardo Andrade e Marcos Farina de Souza do Laboratório de Biomineralização do Departamento de Histologia da UFRJ ajudaram na microscopia eletrônica de varredura junto ao Instituto de Biofísica Carlos Chagas.

Carlos Alberto Garófalo da UNESP de Ribeirão Preto e Elder Morato da Universidade Federal do Acre gentilmente enviaram importante material de imaturos de *Podium*.

Asís da Universidade de Salamanca na Espanha emprestou exemplares de larvas de *Ampulex ruficollis*, *Psenulus pallipes* e *P. concolor* e deu sugestões a parte do trabalho relativa às descrições de larvas de *Podium*.

Cláudia Maria Alves dos Santos identificou os Acrididae.

Alcimar do Lago Carvalho, Márcio Félix e Nelson Ferreira Junior leram partes do trabalho e ofereceram incentivo.

Angel Miguel Monné prestou facilidades para o exame do material de Hymenoptera do Museu Nacional.

Agradeço muito especialmente aos meus companheiros de laboratório, que são citados a seguir em ordem alfabética:

Ana Asunción Huamantínco, Ana Lucia Henriques de Oliveira, André Dias dos Santos, Angela Manzolino Sanseverino, Cristiane Henriques de Oliveira, José Ricardo Inácio Ribeiro, Juliana Chaves Figueredo de Assis, Luana Fidelis da Silva, Luciana Montel, Luís Fernando Marques Dorvillé, Luiz Gustavo Vragas Salgado, Lydia Maria do Nascimento, Márcia Regina de Souza, Maria Inês da Silva dos Passos, Martina Hulda Olifiers, Pedro Werneck Carvalho, Pedro Henrique Ribeiro de Souza, Rafael Benzi Braga, Raquel de Saldanha de G. G. Carrijo, Talita Torelly Mauro, Viviani Pereira Alecrim.

CONTEÚDO

Resumo	iii
Abstract	iv
Agradecimentos	vi
Conteúdo	vii
Índice de figuras	ix
Índice de tabelas	x
PREFÁCIO	
ESTRUTURA DA TESE	1
CAPÍTULO 1	
INTRODUÇÃO	2
Objetivos gerais	2
Uma brevíssima síntese sobre sistemática das vespas esfeciformes	2
Aspectos gerais da biologia dos Sphecinae	4
CAPÍTULO 2	
REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	7
Catálogo bibliográfico sobre morfologia de imaturos de Sphecidae e Crabronidae	7
Catálogo bibliográfico sobre biologia de Sphecinae neotropicais	25
CAPÍTULO 3	
SISTEMÁTICA E FILOGENIA DE SPHECINAE BASEADAS NA MORFOLOGIA	
DE IMATUROS E CASULOS	33
Introdução	33
Metodologia	34
Resultados e discussão	38
Filogenia	38

Descrição de Sphecinae baseada na larva de último estágio	39
Tribo Sceliphirini.....	42
Tribo Stangeelini.....	57
Tribo Sphecini.....	58
Tribo Ammophilini.....	66
Anexo ao Capítulo 3 – Lista de caracteres	78

CAPÍTULO 4

COMPORTAMENTO E BIOLOGIA DE ALGUMAS ESPÉCIES DE SPHECINAE.....	80
Introdução.....	80
Metodologia	80
Resultados e discussão	82
<i>Sphex opacus</i> Dahlbom, 1845	82
<i>Sphex dorsalis</i> Lepeletier, 1845	86
<i>Prionyx thomae</i> (Fabricius, 1775)	88
<i>Prionyx fervens</i> (Linnaeus, 1758)	94
<i>Eremnophila binodis</i> (Fabricius, 1798)	97
<i>Ammophila</i> sp. 1	101

CAPÍTULO 5

FILOGENIA E EVOLUÇÃO DA PADRÕES COMPORTAMENTAIS EM SPHECINAE	105
Introdução	105
Materiais e métodos	106
Resultados e discussão	107
Anexo I ao Capítulo 5: Lista de caracteres	113
Anexo II ao Capítulo 5: Observações sobre o comportamento de nidificação de <i>Pepsis</i> sp. (Hymenoptera: Pompilidae) em cativeiro	115

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	118
---------------------------------	-----

Índice de figuras

Figura 1. Análise cladística dos Sphecinae baseada em imaturos e casulos. Topologia idêntica dos cladogramas de concenso estrito utilizando caracteres larvais (24 árvores, mais parcimoniosas; comp. = 45; i.c. = 0,73; i.r. = 89; i.c.r. = 0,65) e combinando caracteres de larvas, ovo e casulo (384 árvores mais parcimoniosas; comp. = 52; i.c. = 0,75; i.r. = 0,9; i.c.r. = 0,67). Os valores de “bootstrap” gerados a partir de cada análise são indicados na base de cada ramo. Lista de caracteres no Anexo ao Capítulo 3

71

Figura 2-8. Morfologia de espécies de Sceliphriini. (2) *Penepodium dubium*: trecho do lábio, mostrando extremidade da fiandeira e palpo labial (pl). (3-5) *Podium denticulatum*: (3) labro em vista frontal, por transparência é possível ver os espinhos da epifaringe (e) e cones sensoriais da epifaringe (cs) (c: cerda, p: pontuação); (4) porção apical da mandíbula em vista dorsal (se: serrilhação da margem do terceiro dente mandibular); (5) porção basal externa da mandíbula (p: pontuação, c: cerda). (6-8) *Sceliphron fistularium*: (6) cabeça em vista frontal (bp: banda parietal, oa: órbita antenal); (7) órbita antenal; (8) extremidades do labro (cs: cone sensorial, c: cerda, p: pontuação).

72

Figura 9-14. Morfologia de espécies de Sphecini e Ammophilini. *Prionyx thomae*: (9-10) (9) trecho do lábio em vista dorsal (pl: palpo labial, sb: sensila basicônica, c: cerda); (10) mandíbula em vista ventral; (11-12) *Prionyx fervens*: (11) ápice da maxila em vista dorsal (pm: palpo maxilar, g: gálea); (12) ápice da mandíbula em vista dorsal. (13-14) *Ammophila* sp.1: (13) epifaringe em vista frontal (sa: sencila basicônica da área sensorial, sb: sensila basicônica da banda marginal); (14) mandíbula em vista dorsal (am: articulação mandibular interna).

73

Figura 15-22. Morfologia de *Podium denticulatum* (M.E.V.). (15) Espiráculo em vista frontal, mostrando peritrema e poro; (16) espinhos da abertura do átrio para o sub-átrio; (17) trecho da cabeça em vista ventral (cs: cone sensorial do labro, sb: sensilas basicônicas do labro, mf: margem da fiandeira); (18) trecho do ápice do labro (cs: cone sensorial, sb: sencila basicônica); (19) vista interna basal da maxila; (20) trecho da maxila, mostrando área lacinal; (21) trecho do lábio em vista ventral; (22) trecho apical da fiandeira.

74

Figura 23-30. Morfologia de *Prionyx thomae* (M.E.V.). (23) Tegumento; (24) cabeça em vista frontal (ft: fôvea tentorial anterior, oa: órbita antenal); (25) órbita antenal; (26) epifaringe em vista frontal; (27) área sensorial (sb: sensila basicônica); (28) peças bucais (pm: palpo maxilar, g: gálea, pl: palpo labial, al: área lacinal); (29) espiráculo em vista frontal; (30) espinhos do espiráculo.

75

Figura 31-38. Morfologia de *Sceliphron fistularium* (M.E.V.). (31) cabeça em vista frontal (oa: órbita antenal, la: labro, ma: mandíbula, mx: maxila, f: fiandeira); (32) cabeça em vista ventral (lb: labro, ma: mandíbula, mx: maxila, la: lábio); (33) trecho da margem apical da epifaringe (cs: cone sensorial) (34) porção mediana da epifaringe (sa: sencila basicônica da área sensorial; se: sencilas basicônicas da parte superior da epifaringe); (35) ápice do palpo maxilar, mostrando sencilas basicônicas; (36) trecho da cabeça, mostrando maxila (mx) e lábio (la) em vista ventral; (37) ápice do palpo labial, mostrando sencilas basicônicas; (38) margem da fiandeira.

76

Figura 39-45. Morfologia de *Ammophila* sp.1. (39) Epifaringe (sb: sencila basicônica da banda marginal, el: espinhos laterais, em: espinhos medianos); (40) mandíbula em vista ventral; (41) trecho da mandíbula em vista dorsal (e: espinho); (42) margem da fiandeira. (43-45) Casulos de espécies de Sphecinae. (43) *Sphex opacus* (a: parede interna; b: parede central interna; c: parede central externa, d: parede externa); (44) *Prionyx thomae* (a: parede interna, b: parede externa); (45) *Ammophila* sp.1 (a: parede externa; b: parede interna; p: projeção mamiliforme anterior). 77

Figura 46. Análise cladística dos Sphecinae baseada em caracteres comportamentais. Cladograma de consenso estrito de 308 árvores mais parcimoniosas obtidas a partir de 20 caracteres comportamentais de Sphecinae (comp. = 34; i.c. = 0,73; i.r. = 86; i.c.r.= 0,63). O valor de ‘bootstrap’ é indicado na base de cada ramo. Lista de caracteres no Anexo I ao Capítulo 5. 112

Índice de tabelas

Tabela I. Famílias e superfamílias de Aculeata, baseado em BROTHERS (1975), com atualizações.	3
Tabela II. Classificação dos gêneros de Sphecinae, com indicação da área de distribuição e número de espécies reconhecidas (informações baseadas em BOHART & MENKE 1976, com atualizações).	5
Tabela. III. Matriz de caracteres de larva, ovo e casulo utilizados na análise cladística dos Sphecinae.	37
Tabela IV. Parâmetros quantitativos do comportamento de fêmeas de <i>Prionyx thomae</i> em quatro localidades do Estado do Rio de Janeiro: Restinga de Barra de Maricá (RBM), Reserva Biológica de Poço das Antas (RPA), Parque Nacional de Jurubatiba (PNJ) e Reserva Municipal de Grumari (RMG).	90
Tabela. V. Matriz de caracteres comportamentais utilizados na análise cladística dos Sphecinae.	110

Prefácio

ESTRUTURA DA TESE

Este trabalho constitui-se de um conjunto de estudos comparativos sobre morfologia de imaturos e comportamento de Sphecinae. O trabalho é organizado em cinco capítulos, sendo os dois primeiros introdutórios e os demais estruturados independentemente com introdução, métodos, resultados e discussão; apenas a bibliografia é comum a todos os capítulos e apresentada no final do trabalho. No Capítulo 1 são apresentados os objetivos gerais e alguns aspectos básicos da sistemática e da biologia dos Sphecinae. No Capítulo 2 são apresentados dois catálogos bibliográficos, um sobre biologia de espécies neotropicais de Sphecinae e outro sobre morfologia de imaturos de Sphecidae e Crabronidae. No Capítulo 3 são descritos imaturos e casulos de diversas espécies de Sphecinae e apresentado um estudo sobre sistemática e filogenia do grupo baseado nestes dados. No Capítulo 4 o comportamento de nidificação de seis espécies de Sphecinae é descrito. São feitos comentários sucintos sobre cada espécie, avaliando principalmente a generalidade de determinados padrões comportamentais que são analisados no capítulo subsequente. No Capítulo 5 é apresentada uma filogenia dos Sphecinae baseada exclusivamente em caracteres comportamentais. Uma série de hipóteses sobre a evolução de padrões comportamentais relacionados à construção dos ninhos e manipulação das presas é discutida.

Capítulo 1

INTRODUÇÃO

OBJETIVOS GERAIS

Estudar comparativamente a morfologia de imaturos e o comportamento de nidificação de espécies de Sphecinae, de modo a contribuir para o entendimento da filogenia do grupo e discutir hipóteses relacionadas à evolução de padrões comportamentais.

UMA BREVÍSSIMA SÍNTESE SOBRE SISTEMÁTICA DAS VESPAS ESFECIFORMES

Vários autores propuseram classificações para os grandes grupos de Aculeata (e.g. LECLERCQ 1954, GAULD & BOLTON 1988, GOULET & HUBER 1993, HANSON & GAULD 1995), às vezes com diferenças importantes. A classificação mais aceita atualmente está baseada no trabalho de BROTHERS (1975), posteriormente corroborado por BROTHERS & CARPENTER (1993). Neste trabalho, através de uma análise cladística, foram reconhecidas três grandes linhagens evolutivas em Aculeata, cada uma arranjada em uma superfamília (Tab. I). A família Sphecidae (*sensu* BOHART & MENKE 1976, que inclui os atuais Crabronidae, Sphecinae, Ampulicinae e Heterogynaidae) ficou junta das abelhas na superfamília Sphecoidea, cujo nome válido MICHENER (1986) mostrou ser Apoidea. Esta superfamília foi dividida em dois grupos informais: Spheciformes, contendo as vespas, e Apiformes, contendo as abelhas.

As primeiras tentativas de organização em um sistema classificatório das vespas esfeciformes foram feitas por DAHLBOM (1843-1845) e LEPELETIER (1845). KOHL (1896) propôs a primeira classificação amplamente adotada. Posteriormente, diversos autores propuseram sistemas de classificação (revisão em BOHART & MENKE 1963, 1976).

EVANS (1959, 1964) propôs uma classificação evolutiva das vespas esfeciformes baseada em características morfológicas das larvas e relacionou os caracteres considerados primitivos e derivados, embasando fortemente a descontinuidade existente entre Sphecinae + Ampulicinae e as demais subfamílias do grupo.

Tabela I. Famílias e superfamílias de Aculeata, baseado em BROTHERS (1975), com atualizações (ver texto).

Chrysidoidea	Vespoidea	Apoidea
Plumariidae	Sapygidae	Heterogynaidae
Scolebythidae	Sierolomorphidae	Sphecidae
Sclerogibidae	Bradynobaenidae	Crabronidae
Embolemidae	Rhopalosomatidae	Colletidae
Dryinidae	Pompilidae	Stenotritidae
Bethylidae	Mutillidae	Halictidae
Chrysididae	Tiphiidae	Andrenidae
	Scoliidae	Melittidae
	Vespidae	Oxaeidae
	Formicidae	Ctenoplectridae
		Megachilidae
		Anthophoridae
		Apidae

BOHART & MENKE (1976) fizeram uma grande revisão dos gêneros de vespas esfeciformes do mundo, onde propuseram filogenias de tribos e gêneros, além de apresentar e discutir detalhadamente as características que consideraram generalizadas e especializadas em muitos grupos. Neste trabalho, que foi extremamente influente, todas as vespas esfeciformes são agrupadas na família Sphecidae, sendo reconhecidas 11 subfamílias. LOMHOLDT (1982), baseado em uma análise cladística, propôs a divisão das vespas esfeciformes em duas famílias: Sphecidae, incluindo as subfamílias Ampulicinae e Sphecinae, e Larridae, incluindo as demais subfamílias reconhecidas por BOHART & MENKE (1976). A única apomorfia de Larridae que este autor encontrou foi a presença de fiandeira bifida nas larvas de último estágio, como EVANS (1959) havia proposto anteriormente. Segundo esta análise, as abelhas seriam grupo-irmão do Larridae, enquanto Sphecidae seria grupo-irmão da linhagem das abelhas + Larridae. ALEXANDER (1992) fez uma análise cladística dos Apoidea e também reconheceu o caráter parafilético das vespas esfeciformes, que para ser um grupo monofilético deveria incluir as abelhas. MENKE (1998) indicou que Crabronidae seria o nome mais adequado para o grupo Larridae como proposto por LOMHOLDT (1982). MELO (1999), através de uma análise cladística mais pormenorizada, corroborou as idéias de LOMHOLDT (1982) e propôs a divisão das vespas esfeciformes em Ampulicidae, Sphecidae e Crabronidae, além de reconhecer Heterogynaidae, que já havia sido anteriormente definido como uma família independente (NAGY 1969). AMARANTE (2002) considerou prematuro dividir Ampulicinae e Sphecinae em famílias distintas e preferiu considerá-las com subfamílias de Sphecidae.

No presente trabalho foi adotada a classificação dos Sphecidae proposta por AMARANTE (2002), onde são incorporadas as idéias recentes sobre filogenia de LOMHOLDT (1982), OHL (1996a, b) e MELO (1999). Para se referir a Sphecidae *sensu* BOHART & MENKE (1976) como um todo, foi utilizado o termo vespas esfeciformes, que inclui Sphecidae (Sphecinae + Ampulicinae), Crabronidae e Heterogynaidae. Um panorama geral dos Sphecinae, incluindo os gêneros, número de espécies e distribuição geográfica, é apresentado na Tabela II.

ASPECTOS GERAIS DA BIOLOGIA DOS SPHECINAE

Os Sphecinae habitam uma ampla variedade de habitats, ocorrendo em ambientes florestais, campestres, desérticos e mesmo naqueles com muita alteração antrópica. As vespas adultas se alimentam basicamente em flores. Além disso, é comum as fêmeas lambem fluidos de suas presas para extrair nutrientes, normalmente em locais onde existem orifícios decorrentes das aferroadas que a presa leva da vespa. Os adultos passam a noite em um estado de letargia em locais protegidos, muitas vezes densamente agregados (*e.g.* RAU 1938, 1942, RAU & RAU 1916b, WEISS 1944, LANDES & HUNT 1987).

O comportamento de nidificação é extremamente variado e complexo nos Sphecinae. Em termos gerais, a fêmea constrói um ninho que pode ser escavado no chão, construído em cavidade preexistente ou feito de barro. O ninho pode ter apenas uma célula ou várias células. A fêmea caça e paralisa insetos ou aranhas, que são utilizados para alimentar a prole. Há um certo grau de especialização por presas, por exemplo: os Sceliphrina caçam aranhas, os Podiina caçam baratas, os Ammophilini, salvo exceções, caçam larvas de Lepidoptera, os Sphecini caçam diferentes grupos de ortopteróides. As presas são estocadas no ninho, sendo que no corpo de uma delas é colocado um ovo. Usualmente, só um ovo é colocado em cada célula, o comportamento de colocar mais de um ovo por célula é conhecido apenas em espécies de *Isodontia* (*e.g.* LIN 1966, KROMBEIN 1970). A maioria das vezes, a fêmea constrói o ninho antes da caçar, mas espécies de *Prionyx* e *Podalonia* primeiro caçam a presa e depois constróem o ninho (*e.g.* JANVIER 1928, EVANS 1958a, GRISSELL 1981). Geralmente, logo depois de aprovisionar o ninho, a fêmea o fecha definitivamente, não entrando mais em contato com os imaturos. Contudo, em algumas espécies de *Ammophila* (EVANS 1959c) e em *Trigonopsis cameronii* (EBERHARD 1974) foi observado o aprovisionamento progressivo, que consiste em continuar levando presas para a larva depois da eclosão do ovo.

Tabela II. Classificação dos gêneros de Sphecinae, com indicação da área de distribuição e número de espécies reconhecidas (informações baseadas em BOHART & MENKE 1976, com atualizações).

Gênero	Nº de espécies	Distribuição
Tribo Ammophilini		
<i>Ammophila</i> W. Kirby	197	Cosmopolita.
<i>Eremnophila</i> Menke	9	Basicamente Neotropical, uma espécie alcança o Canadá.
<i>Eremochares</i> Gribodo	5	Área mediterrânea, incluindo partes da África e Ásia
<i>Hoplamophila</i> Beaumont	4	Sul da Europa, Japão e Taiwan.
<i>Parapsammophila</i> Taschenberg	21	África e partes da Ásia.
<i>Podalonia</i> Fernald	66	Cosmopolita, exceto na América do Sul.
Tribo Sceliphirini		
Subtribo Chloriontina		
<i>Chlorion</i> Latreille	20	Américas, África e Ásia.
Subtribo Podiina		
<i>Dynatus</i> Lepeletier	3	Do México central à Argentina.
<i>Penepodium</i> Menke	22	Do México central à Argentina.
<i>Podium</i> Fabricius	23	Basicamente Neotropical, duas espécies alcançam os EUA.
<i>Trigonopsis</i> Perty	16	Sul do México ao Brasil e à Bolívia.
Subtribo Sceliphrina		
<i>Chalybion</i> Dahlbom	45	Américas do Norte e Central.
<i>Sceliphron</i> Klug	35	Cosmopolita.
Tribo Sphecini		
Subtribo Prionychina		
<i>Chilosphex</i> Menke	2	Partes da Europa e Rússia.
<i>Palmodes</i> Kohl	20	Holártica.
<i>Prionyx</i> Vander Linden	59	Cosmopolita.
Subtribo Sphecina		
<i>Isodontia</i> Patton	61	Cosmopolita.
<i>Sphex</i> Linnaeus	118	Cosmopolita.
Tribo Stangeelini		
<i>Stangeela</i> Menke	1	Sul da América da Sul.

A construção do ninho é um trabalho solitário, o único registro em Sphecinae de cooperação entre fêmeas para a nidificação foi feito em *Trigonopsis cameronii* (EBERHARD 1972, 1974). Este comportamento é considerado uma das etapas iniciais para o desenvolvimento da eussocialidade. A ocorrência de distintas formas de cleptoparasitismo foi registrada em espécies de *Ammophila*, *Sphex* e *Penepodium* (revisão em ALCOCK *et al.* 1978). O cleptoparasitismo é sempre uma estratégia alternativa à construção do ninho, não sendo conhecidas espécies exclusivamente parasitas. As fêmeas usualmente são muito agressivas e espantam outros insetos das proximidades dos ninhos. Comportamento territorial de fêmeas foi observado em *Podalonia valida* (Cresson) (STEINER 1974) e em *Penepodium dubium* (Tachenberg) (BUYS 1998). Estas espécies constroem proximamente vários ninhos unicelulares no chão e protegem esta área de outras vespas. O macho nunca participa do cuidado parental, mas em alguns casos são territoriais, mantendo outros machos distantes da fêmea que copulou (*e.g.* KIMSEY 1978).

Os estádios imaturos se desenvolvem consumindo as presas, que permanecem vivas dentro do ninho. As larvas têm pouca mobilidade e não possuem olhos. Elas passam praticamente todo o tempo se alimentando (*e.g.* BUYS 1998). Depois a larva tece um casulo de seda e empupa. O intestino das larvas não é completo até o último estágio de desenvolvimento, portanto elas não defecam. As fezes são eliminadas de uma única vez, envolvidas por uma membrana, depois da construção do casulo (EVANS & WEST-EBERHARD 1970). As larvas então assumem uma forma mais frouxa, denominada pré-pupa. Nas regiões temperadas, em regra, as pré-pupas entram em diapausa durante a época mais fria do ano (EVANS & WEST-EBERHARD 1970). Nas regiões tropicais, este comportamento também foi registrado (*e.g.* GARCIA & ADIS 1993), mas não é comum. O tempo total de desenvolvimento da larva normalmente fica entre um e dois meses (*e.g.* WILLIAMS 1928, GARCIA & ADIS 1993, BUYS 1998). Depois da metamorfose, o adulto permanece dentro do casulo por algum tempo, ainda com os escleritos abdominais não imbricados, e elimina grãos de ácido úrico (*e.g.* BUYS 1998). O adulto completamente formado rompe o fecho do ninho e parte para a vida livre.

Capítulo 2

REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

Catálogo bibliográfico sobre morfologia de imaturos de Sphecidae e Crabronidae

O estudo da morfologia de imaturos tem se mostrado de grande utilidade para sistemática de Hymenoptera (*e.g.* EVANS 1959a, 1964b, ROZEN 1965, 1996, MCGINLEY 1981, 1989). Contudo, o conhecimento nesta área ainda é muito precário quando comparado ao conhecimento sobre morfologia de adultos. Esta discrepância está, pelo menos em parte, ligada à dificuldade que se tem em encontrar larvas de espécies deste grupo, que, em geral, permanecem confinadas em locais protegidos. Normalmente a coleta de larvas de Hymenoptera está associada a estudos de biologia, sendo frequentemente necessária a criação de indivíduos em laboratório.

As primeiras descrições detalhadas de larvas de vespas esfeciformes foram feitas por autores europeus, notadamente GRANDI (1925, 1927, 1928, 1934, 1954, 1961, 1962), MANEVAL (1932, 1933, 1937, 1939), MARECHAL (1927, 1929, 1936), MICHELI (1928, 1929, 1937) e SOIKA (1933, 1934). Posteriormente, Evans e seus colaboradores fizeram um amplo estudo comparativo, apresentando descrições de representantes imaturos da maioria das tribos e de grande parte dos gêneros de vespas esfeciformes (EVANS 1957, 1958a, 1958b, 1959a, b, c, 1964a, b, 1971, 1983, EVANS & LIN 1956a, b, EVANS & MATTHEWS 1968, EVANS *et al.* 1974). Mais recentemente, IIDA (1967, 1969a, b) e TSUNEKI & IIDA (1969) descreveram larvas de espécies japonesas e ASÍS com colaboradores descreveu larvas de espécies da Península Ibérica (ASÍS 1987, 1989a, b,c, 1990, 1991, 1992, 1994, 1997a, b, c, GAYUBO *et al.* 1992, 1998). Trabalhos realizados em outras regiões são escassos. Poucas espécies neotropicais, africanas ou asiáticas são conhecidas em estádios imaturos.

A seguir, as espécies de vespas esfeciformes com imaturos conhecidos são listadas junto às respectivas referências bibliográficas. Algumas vezes, comentários foram feitos sobre as referências. Quando o artigo mostra apenas uma ilustração da larva ou algum comentário breve esta característica foi ressaltada. Quando não há nenhum comentário sobre o artigo, este trata apenas da descrição da larva de último estágio.

Crabronidae

Astatinae

Astatini

Astata boops (Schränk, 1781).

MANEVAL 1939.

A. minor Kohl, 1885.

GRANDI 1927 [larva jovem; segundo o autor, provavelmente de primeiro estágio], 1961 [mesma informação publicada em 1927].

A. occidentalis Cresson, 1881.

EVANS 1958b.

A. unicolor Say, 1824.

EVANS 1958b.

Dryudella immigrans (Williams, 1946).

WILLIAMS 1946 [como *Astata immigrans*; comentários breves].

Dinetini

Dinetus pictus (Fabricius, 1793).

ASÍS *et al.* 1997b.

Bembecinae

Alyssontini

Alysson cameroni Yasumatsu & Masuda, 1933.

YASUMATSU & MASUDA 1933.

A. melleus Say, 1837.

EVANS 1957.

Bembecini

Bembecina

Bembix americana comata Parker, 1917.

EVANS 1957 [como *Bembix comata*].

B. americana spinolae Lepeletier, 1845.

EVANS 1957 [como *Bembix spinolae*].

B. amoena Handlirsch, 1893.

EVANS 1964a.

B. belfragei Cresson, 1873.

EVANS 1957.

B. cameroni Rohwer, 1912.

EVANS 1964a.

B. cinerea Handlirsch, 1893.

EVANS 1957.

B. dentilabris Handlirsch, 1893.

EVANS 1959a [como *B. u-scripta* Fox, 1895].

- B. flavescens bolivari* Handlirsch, 1893.
Asís *et al.* 1989b.
- B. hinei* Parker, 1917.
EVANS 1959a.
- B. multipicta* Smith, 1873.
EVANS 1964a.
- B. niponica niponica* (Smith, 1873).
IDA 1969b.
- B. nubilipennis* Cresson, 1872.
EVANS 1959a.
- B. occidentalis* Fox, 1893.
EVANS 1957 [como *B. occidentalis beutenmulleri* Fox, 1901].
- B. oculata* Panzer, 1801.
GRANDI 1926a, 1961.
- B. olivacea* Fabricius, 1787.
GRANDI 1928, 1961.
- B. pallidipicta* Smith 1873.
EVANS 1957 [como *Bembix pruinosa* Fox, 1895].
- B. sayi* Cresson, 1865.
EVANS 1957.
- B. sinuata* Panzer, 1804.
Asís *et al.* 1989b.
- B. texana* Cresson, 1872.
EVANS 1957.
- B. troglodytes* Handlirsch, 1893.
EVANS 1957.
- B. zonata* Klug, 1835.
Asís *et al.* 1997b.
- Bicyrtes fodiens* (Haldlirsch, 1889).
EVANS 1957.
- B. quadrifasciata* (Say, 1824).
EVANS & LIN 1957b.
- B. ventralis* (Say, 1824).
EVANS 1957.
- Editha integra* (Burmeister, 1874).
GENISE 1982.
- Microbembex ciliata* (Fabricius, 1804).
JANVIER 1928 [como *M. sulphurea* (Spinola, 1851); descrição sucinta e ilustração].
- M. monodonta* (Say, 1824).
EVANS & LIN 1957b.
- Rubrica nasuta* (Christ, 1791).
EVANS 1964a [como *Rubrica surinamensis* (De Geer, 1778)], GENISE 1982.
- Selman notatus* (Taschenberg, 1870).
GENISE 1982.

Stictia carolina (Fabricius, 1793).

EVANS & LIN 1957b, EVANS 1964a [apresenta novas observações baseadas no exame de novos exemplares].

S. flexuosa (Taschenberg, 1870).

GENISE 1982.

S. heros (Fabricius, 1804).

EVANS 1964a.

S. signata (Linnaeus, 1758).

EVANS 1964a.

S. vivida (Handlirsch, 1890).

EVANS 1959a, EVANS 1964a [faz comentários com base no reexame do material previamente estudado].

Trichostictia guttata (Taschenberg, 1870).

GENISE 1982.

Stictiella formosa (Cresson, 1872).

EVANS 1964a.

S. pulchela (Cresson, 1865).

EVANS 1964a.

S. serrata (Handlirsch, 1890).

EVANS & LIN 1957b, EVANS 1964a [apresenta novas observações].

Stictiellina

Glenostictia scitula (Fox, 1895).

EVANS 1964a.

G. pulla (Handlirsch, 1890).

EVANS & LIN 1957b [como *Stictiella pulla*], EVANS 1964a [apresenta novas observações].

Steniolia elegans Parker, 1929.

EVANS & LIN 1957b.

S. duplicata Provancher, 1888.

EVANS 1964a.

S. longirostra (Say, 1837).

EVANS 1964a.

S. nigripes Parker, 1917.

EVANS & LIN 1957b.

S. obliqua (Cresson, 1865).

EVANS 1964a.

Gorytini

Ammatomus icarioides (Turner, 1908).

EVANS 1983.

Austrogorytes bellicosus (Smith, 1862).

EVANS & MATTHEWS 1971.

Gorytes canaliculatus Packard, 1867.

EVANS 1957 [como *G. canaliculatus* e como *G. asperatus* Fox, 1895].

G. planifrons (Wesmael, 1852).

MANEVAL 1939 [como *Hoplisis planifrons*].

Hoplisoides costalis (Cresson, 1872).

EVANS 1959 [como *Psammaecius costalis*].

*H. hammatu*s (Handlirsch, 1888).

EVANS 1959 [como *Psammaecius adornatus* (Bradley, 1920)].

H. latifrons (Spinola, 1808).

MANEVAL 1937 [como *Hoplisis latifrons*], EVANS 1959a [cita como *Psammaecius latifrons*].

H. placidus nebulosus (Packard, 1867).

EVANS 1957 [como *Psammaecius nebulosus*].

H. punctuosus (Eversmann, 1849).

ASÍS *et al.* 1997c.

Harpactus elegans (Lepeletier).

ASÍS *et al.* 1990.

Ochleroptera bipunctata (Say, 1824).

EVANS 1957.

Sphecius pectoralis (Smith, 1856).

EVANS & MATTHEWS 1971.

S. speciosus (Drury, 1773).

EVANS 1957.

Heliocasusini

Heliocausus larroides (Spinola, 1851).

EVANS 1971.

Mellinini

Mellinus arvensis (Linnaeus, 1758).

MANEVAL 1939, EVANS 1959a.

Nysssonini

Epinysson opulentus Gerstaecker.

EVANS 1959a.

Nysson daeckei Viereck, 1904.

EVANS 1957.

N. dimidiatus Latreille, 1807.

MANEVAL 1939 [pré-pupa em diapausa].

Stizini

Bembecinus hungaricus formosanus (Sonan, 1928).

IIDA 1969, TSUNEKI & IIDA 1969.

B. mexicanus (Handlirsch, 1892).

EVANS 1964a.

B. neglectus (Cresson, 1872).

EVANS & LIN 1957b.

B. posterus (Sonan, 1928)

TSUNEKI & IIDA 1969.

B. quinquespinosum (Say, 1823).

EVANS 1959 [como *B. godmani godmani* (Cameron, 1890)].

B. tridens (Fabricius, 1781).

GRANDI 1930, 1961 [larva de primeiro estágio e larva madura].

Stizus continuus (Klug, 1835).

ASÍS *et al.* 1987.

S. pulcherrimus (Smith, 1856).

EVANS 1964a.

Crabroninae

Bothynostethini

Bothynostethus distinctus Fox, 1891.

KURCZEWSKI & EVANS 1972.

Crabronini

Anacrabro ocellatus Packard, 1866.

EVANS 1957.

Cabro advena Smith, 1856.

EVANS 1957, EVANS 1959a.

C. argusinus Bohart, 1976.

EVANS 1959a [como *C. argus* Packard, 1867].

C. monticola (Packard, 1867).

EVANS 1959a.

Crossocerus (Ablepharipus) podagricus (Linden, 1829).

GOIDANICH 1928 [como *Crabro (Coelocrabro) podagricus*].

C. (Blepharipus) cinxius (Dahlbom, 1838).

MICHEL 1930 [como *Crabro (Coelocrabro) cinxius*].

C. (B.) capitosus (Shuckard, 1837).

MARECHAL 1927 [como *Coelocrabro capitosus*].

C. (B.) walkeri (Shuckard, 1837).

BAUDOT 1929 [como *Coelocrabro walkeri*].

C. (B.) fergusonii Pate, 1944.

EVANS 1959a.

C. (B.) nigritus (Lepelletier & Brullé, 1834).

BAUDOT 1934 [como *C. pubescens* (Shuckard, 1837)].

C. (Crossocerus) varius Lepelletier & Brullé, 1834.

MANEVAL 1939 [como *C. (Stenocrabro) varius* Lepelletier & Brullé, 1834].

C. (Hoplocrabro) quadrimaculatus (Fabricius, 1793).

MANEVAL 1939 [como *Haplocrabro 4-maculatus*].

Ectemnius cavifrons (Thomson, 1870).

LECLERCQ 1954 [apresenta uma ilustração da cabeça].

E. continuus (Fabricius, 1804).

EVANS 1964.

E. guttatus (Linden, 1829).

MINKIEWICZ 1932 [comentários breves].

E. paucimaculatus (Packard, 1866).

EVANS 1964.

E. sexcintus Fabricius, 1775.

MANEVAL 1937 [como *Clytochrysus zonatus*, Panzer, 1797], HACHFELD 1945, EVANS 1958 [cita como *Ectemnius zonatus*].

E. stirpicola (Packard, 1866).

EVANS 1959a.

E. tumidoventris (Perkins, 1899).

WILLIAMS 1927, EVANS 1958b [faz comentários, baseado em uma lâmina deixada por F.X. Williams].

Entomognathus brevis (Linden, 1829).

GRANDI 1927.

Lindenius pygmaeus (Rossi, 1794).

GRANDI 1928b.

L. tylotis Court & Bohart, 1958.

EVANS 1959a.

Podagritus cora (Cameron, 1888).

HARRIS 2000.

P. parroti (Leclercq, 1955).

HARRIS 1998.

Moniacera asperata (Fox, 1895).

EVANS 1964a.

Rhopalum (Rhopalum) clavipes (Linnaeus, 1758).

MARECHAL 1929.

R. (Corynopus) rufigaster Packard, 1867.

EVANS 1964a [como *Euplilis*].

R. (C.) coarctatum (Scopoli, 1763)

MICHELI 1929 [como *Crabro (Rhopalum) tibialis* Fabricius, 1798], EVANS 1964a [como *Euplilis coarctatus modestus* (Rohwer, 1908)].

R. (C.) pedicellatum Packard, 1867.

PACKARD 1896 [descrição breve], EVANS 1957 [como *Euplilis pedicelatus* e como *Euplilis arapaho* Pate, 1947].

Tracheloides amu Pate, 1942.

EVANS 1964a.

T. quinquenotatus (Jurine, 1807).

GRANDI 1928 [como *T. 5-notatus*].

Larrini

Gastrocericina

Nenhuma larva descrita.

Larrina

Larra analis Fabricius, 1804.

CUSHMANN 1935, EVANS 1958b [estudou restos de uma larva retirada do casulo, material deixado por R.A. Cushman].

L. polita luzonensis Rohwer, 1919.

WILLIAMS 1919, 1928 [comentários breves]; EVANS 1958b [como *L. luzonensis*].

Liris haemorrhoidalis magnifica Kohl, 1884.

EVANS 1958b.

L. nigra (Fabricius, 1775).

GRANDI 1961 [como *Motes nigra* (Panzer), segundo o autor, larva de quarto estágio].

Miscophini

Lyroda subita (Say, 1837)

EVANS 1964b.

Miscophus bicolor Jurine, 1807.

MANEVAL 1939.

M. evansi Krombein, 1963

EVANS 1964a [como *Nitelopterus*].

M. slossonae barberi Krombein, 1954

EVANS 1964a [como *Nitelopterus*].

Nitela spinolae (Latreille, 1809).

VALKEILA 1955, JANVIER 1962.

Plenoculus davisii Fox, 1893.

EVANS 1959a.

Solierela blaisdelli (Bridwell, 1920).

EVANS 1958b, EVANS 1964a [como *S. affinis blaisdelli*; redescreveu baseado em novos exemplares].

S. compedita (Piccioli, 1869).

SOIKA 1934, MICHELI 1937 [como *S. xambeui* (André, 1896)].

S. peckmani (Ashmead, 1897).

WILLIAMS 1926.

Solierela sp.

EVANS 1958b.

Oxybelini

- Oxybelus argentatus* Curtis, 1833.
 GRANDI 1954.
- O. bipunctatus* Oliver, 1811.
 EVANS 1958b.
- O. lamellatus* Olivier, 1812.
 ASÍS *et al.* 1997.
- O. spectabilis* Gaerstaeker, 1867.
 ASÍS *et al.* 1997
- O. uniglumis* (Linnaeus, 1758).
 EVANS 1958 [como *O. quadrinotatus* Say, 1824].
- O. victor* Lepeletier, 1845.
 GRANDI 1929 [como *O. melancholicus* Chevrier, 1868].

Palarini

- Palarus variegatus* (Fabricius, 1781).
 GRANDI 1954, 1961.

Trypoxylonini

- Pison (Pison) argentatum* Shuckcard, 1838.
 EVANS 1957.
- P. (P.) atrum* (Spinola, 1808).
 EVANS 1957.
- P. (P.) strandi* Yasumatsu, 1935.
 IIDA 1969.
- Pison* sp.
 EVANS 1957.
- Pisonopsis birkmanni* Rohwer, 1909.
 EVANS 1959a.
- Trypoxylon (Trypoxylon) attenuatum* Smith, 1851.
 MARECHAL 1936, ASÍS *et al.* 1994a.
- T. aldrichi* Sandhouse, 1940.
 EVANS 1957.
- T. bicolor* Smith, 1856.
 YOSHIMOTO 1964.
- T. clavicerum exiguum* Tsuneki, 1956.
 IIDA 1969.
- T. elongatum* Smith, 1856
 WILLIAMS 1919, EVANS 1957.
- T. frigidum* Smith, 1856.
 EVANS 1957.
- T. figulus* (Linnaeus, 1758).
 SOKA 1934.
- T. johnsoni* Fox, 1891.
 EVANS 1957 [como *T. adelphiae* Sandhouse].

- T. maidli* Richards, 1934.
BUYS 2003.
- T. malaise* Gussakovskji, 1933.
IIDA 1969.
- T. (Trypargilum) arizonense* Fox, 1891.
EVANS 1957.
- T. (T.) clavatum* Say, 1837.
EVANS 1957, 1959a.
- T. (T.) collinum* Smith, 1856.
EVANS 1959a.
- T. (T.) collinum rubrocinctum* Packard, 1867.
EVANS 1957, 1959 [como *T. (T.) rubro-cinctum* Packard, 1867].
- T. (T.) johannis* Richards, 1934.
EVANS 1957, 1959a.
- T. (T.) spinosum* Cameron, 1889.
EVANS 1957.
- T. (T.) striatum* Provancher, 1888.
EVANS 1957, 1959a.
- T. (T.) texense* Saussure, 1867.
EVANS 1959a.
- T. (T.) tridentatum* Packard, 1867.
EVANS 1957, 1959a.

Tachytina

- Tachytes aurulentus* (Fabricius, 1804).
EVANS 1958b [como *T. mandibularis* Patton, 1881].
- T. crassus* Patton, 1881.
EVANS 1964a.
- T. distinctus* Smith, 1856
EVANS 1958b, [como *Larropsis distincta* e como *Tachytes elongatus* Cresson, 1872],
1964a.
- T. mergus* Fox, 1892.
EVANS 1964a.
- Tachysphex albocinctus* (Lucas, 1848).
ASÍS 1987.
- T. apicalis* Fox, 1893.
EVANS 1964a.
- T. costae* (De Stefani, 1881).
GRANDI 1961 [larva de primeiro estágio e larva madura].
- T. nitidus* (Spinola, 1805).
GRANDI 1928 [ovo e larva de quarto estágio], 1961 [mesma informação publicada anteriormente].
- T. obscuripennis* (Schenck, 1857).
GRANDI 1928 [como *T. lativalvis* (Thompson, 1870); ovo, larva de terceiro estágio],
1961 [mesma informação publicada anteriormente].

T. pompiliiformis (Panzer, 1804).

GRANDI 1928b [como *Notogonia pompiliiformis* Panzer; ovo e larva de quarto estágio], 1961 [como *T. pectinipes* (Linnaeus, 1758), mesma informação publicada anteriormente].

T. terminatus (Smith, 1856).

EVANS 1958b.

Scapheutini

Nenhuma larva descrita.

Entomosericinae

Entomosericus kaufmanni Radoszkowski, 1877.

KAZENAS & ALEXANDER 1993.

Laphyragoginae

Nenhuma larva descrita.

Pemphredoninae

Pemphredonini

Ammoplanina

Ammoplanus perrisi Giraud, 1869.

MANEVAL 1939, MICHENER 1953 [comentários breves].

Pulverro monticola Eighme, 1969.

BOHART & GRISSEL 1972.

Pemphredonina

Diodontus tristis (Linden, 1829).

MANEVAL 1939, JANVIER 1962.

D. minutus (Fabricius, 1793).

GRANDI 1934, JANVIER 1962 [como *Xylocelia minuta*].

D. franclemonti (Krombein, 1939).

EVANS 1958b [como *Xylocelia franclemonti*].

D. virginianus (Rohwer, 1917).

EVANS 1958b [como *Xylocelia virginiana*].

Diodontus spp.

EVANS 1958b [comentários sobre larvas de duas espécies não identificadas, como *Xylocelia* spp].

Passaloecus clypealis Faester, 1947.

JANVIER 1961a.

P. corniger Shuckard, 1837.

JANVIER 1961a.

- P. cuspidatus* Smith, 1856
EVANS 1958b [como *P. mandibularis* (Cresson, 1865)], EVANS 1964a [faz comentários adicionais].
- P. eremita* Kohl, 1893.
JANVIER 1961a.
- P. gracilis* (Curtis, 1834)
GRANDI 1934 [como *P. brevicornis* Morawitz, 1864], JANVIER 1961a [como *P. turionum* (Dahlbom, 1844)].
- P. insignis* (Linden, 1829).
JANVIER 1961a [como *P. roettgeni* (Verhoeff, 1890)], EVANS 1964a [como *P. ithacae* Krombein, 1938].
- P. pictus* Ribaut, 1952.
JANVIER 1961a.
- P. singularis* Dahlbom, 1844.
GRANDI 1934 [como *P. tenuis* Morawitz, 1864], JANVIER 1961a [*P. tenuis* Morawitz, 1864)].
- Pemphredon (Pemphredon) concolor* Say, 1824.
EVANS 1958b.
- P. (P.) lugens* Dahlbom, 1842.
JANVIER 1961.
- P. (P.) lugubris* (Fabricius, 1793).
GRANDI 1929 [o autor admite que pode ser uma identificação errada], JANVIER 1961 [com *P. lugubris* e como *P. luctuosus* (Shuckard, 1837)].
- P. (P.) morio* (Linden, 1829).
JANVIER 1961a.
- Pemphredon (Cemonus) lethifer* (Shuckard, 1837).
GRANDI 1961 [como *P. lethifer litoralis* Wagner, 1918], JANVIER 1961a [como *P. lethifer litoralis* Wagner, 1918], EVANS 1964a, IIDA 1969b.
- P. (C.) wesmaeli* (Morawitz, 1864).
JANVIER 1960a.
- P. (C.) inornatus* Say, 1824.
PACKARD 1896, EVANS 1958 [como *P. tenax* Fox, 1892], JANVIER 1960a [*P. shuckardi* (Morawitz, 1864)].
- P. (C.) rugifer* (Dahlbom, 1844)
GRANDI 1929, MICHELI 1930 [larva madura, como *Pemphredon (Cemonus) unicolor* (F.)], JANVIER 1960 [como *P. unicolor* (Panzer, 1798)], JANVIER 1961.
- P. (Ceratophorus) giffardi* (Rohwer, 1917).
EVANS 1958.

Spilomenina

- Microstigmus comes* Krombein, 1967.
EVANS & MATTHEWS 1968.
- M. nigrophthalmus* Melo, 1992.
BUYS 2002.
- Spilonema enslini* Blüthgen, 1953.
ENSLIN 1922.
- S. vagans* Blüthgen, 1953.
VALKEILA 1957.

Stigmina

Arpactophilus steindachneri Kohl, 1883.

EVANS 1964a.

Stigmus fratermus Say, 1824.

PACKARD 1896.

S. inordinatus Fox, 1892.

EVANS 1958b [como *Diodontus inordinatus*].

S. pendulus Panzer, 1804.

MANEVAL 1939 [como *Stigmus pendulus* Lind.]; JANVIER 1962.

S. solski Morawitz, 1864

JANVIER 1962.

Psenini

Psenina

Mimesa bicolor (Jurine, 1807).

JANVIER 1956.

Mimumesa nigra (Packard, 1867).

EVANS 1959a [como *Mimesa nigra*].

Psen ater (Oliver, 1792).

EVANS 1959a.

P. barthi Viereck, 1907.

EVANS 1959a.

Pseneo simplicicornis (Fox, 1898).

EVANS 1959a [como *Psen (Pseneo) simplicicornis*].

Pseneo sp.

EVANS 1959a.

Psenulina

Pluto albifacies (Malloch, 1933).

EVANS 1959a.

Psemulus berlandi Beaumont, 1937

ASÍS *et al.* 1997a.

P. concolor (Dahlbom, 1843).

JANVIER 1975, ASÍS *et al.* 1997a.

P. fuscipennis (Dahlbom, 1843).

GRANDI 1934, 1961, JANVIER 1962.

P. fuscipennis japonicus Tsuneki, 1959.

IIDA 1969b.

P. lubricus (Pérez, 1902).

IIDA 1969b.

P. pallipes (Panzer, 1798).

MICHELI 1930 [pré-pupa, como *Psen pallipes*], JANVIER 1962, ASÍS *et al.* 1993 [como *P. shencki* (Tournier, 1889)], EVANS 1959 [cita como *Diodontus atratus atratus* (Fabricius)].

P. pallipes parenosas (Pate, 1944).

EVANS 1959 [como *Diodontus atratus parenosas* Pate].

Xenosphecinae

Nenhuma larva descrita.

Philanthinae

Aphilanthopini

Aphilanthops frigidus (Smith, 1856).

EVANS 1957.

Clypeadon laticinctus (Cresson, 1865).

EVANS 1964a.

Clypeadon sp.

EVANS 1964a.

Cercerini

Cerceris angularis Cockerel, 1914

WILLIAMS 1919 [descrição sucinta].

C. arenaria (Linnaeus, 1758).

IIDA 1969b.

C. clypeata Dahlbom, 1844.

EVANS 1957.

C. flavofasciata floridensis Banks, 1915.

EVANS 1964a.

C. fronata Say, 1923.

EVANS 1964a.

C. fumipennis Say, 1837.

EVANS 1957, 1959a.

C. hortivaga Kohl, 1880.

IIDA 1969b.

C. nigrescens Smith, 1856.

EVANS 1957.

C. quinquefasciata (Rossi, 1792).

GRANDI 1928b [ovo, larva de primeiro e segundo estádios e pré-pupa], 1961 [mesma informação publicada anteriormente].

C. robertsonii Fox, 1893.

EVANS 1957, 1959a.

C. robertsonii emmiltosa Scullen, 1965

EVANS 1964a.

C. rubida albonotata Linden, 1829.

GRANDI 1926, 1961 [como *C. rubida* (Jurine, 1807)].

C. sabulosa (Panzer, 1799).

GRANDI 1928b [*Cerceris emarginata* Panzer, 1799], 1961 [mesma informação publicada anteriormente].

Eucerceris bitruncata Scullen, 1930.

EVANS 1964 [como *E. triciliata* Scullen, 1948].

E. flavocincta Cresson, 1865.

EVANS 1957.

Eremiasphecini

Nenhuma larva descrita.

Odontosphecini

Nenhuma larva descrita.

Philanthini

Philanthus bicinctus (Mickel, 1916).

EVANS 1964a.

P. bilunatus Cresson, 1865.

EVANS 1957.

P. gibbosus (Fabricius, 1775).

EVANS 1957.

P. politus Say, 1824.

EVANS 1957.

P. solivagus Say, 1837

EVANS 1957.

P. triangulum Fabricius, 1775.

EVANS 1957, GRANDI 1961 [larva de primeiro estágio e larva madura].

Pseudoscoliini

Pseudoscolia martinez Suarez.

ASÍS *et al.* 1991.

Sphecidae

Ampulicinae

Ampulicini

Ampulex canaliculata Say, 1823.

EVANS 1959b.

A. compressa (Fabricius, 1781).

WILLIAMS 1942 [descrição sucinta da larva madura e desenhos das mandíbulas nos cinco estádios].

- A. fasciata* Jurine, 1807.
 JANVIER 1982 [descrição sucinta].
A. ruficollis Cameron, 1888.
 GAYUB● *et al.* 1998.

Dolichurini

- Dolichurus corniculus* (Spinola, 1808).
 MANEVAL 1939 [pré-pupa em diapausa].

Sphecinae

Ammophilini

- Ammophila aberti* Haldeman, 1852.
 EVANS 1959a.
A. campestris Latreille, 1809.
 GRANDI 1926, 1961 [mesma informação publicada anteriormente].
A. clavus (Fabricius, 1775).
 TSUNEKI & IIDA 1969 [como *A. clavus formosana* Tsuneki].
A. fernaldi (Murray, 1938).
 EVANS 1964a.
A. harti (Fernald, 1931).
 EVANS & LIN 1956a.
A. juncea Cresson, 1865.
 EVANS & LIN 1956a.
A. laevicollis André, 1886.
 ASÍS 1990b.
A. placida Smith, 1856.
 EVANS 1959a.
A. procera Dahlbom, 1843.
 EVANS & LIN 1956a.
A. pruinosa Cresson, 1865.
 EVANS 1959a.
A. sabulosa infesta Smith, 1873.
 IIDA 1969.
A. urnaria Dahlbom, 1843.
 EVANS & LIN 1956a.
- Podalonia robusta* (Cresson, 1865).
 EVANS 1964a.
P. clypeata Murray, 1940.
 EVANS & LIN 1956a.
P. tydei (Guillou, 1841).
 SOIKA 1934 [como *Ammophila tydei*].
P. tydei suspiciosa (Smith, 1856).
 HARRIS 2001.

Sphecini

Prionychina

Palmodes dimidiatus (De Geer, 1773).

EVANS & LIN 1956a [como *P. daggyi* (Murray, 1851)].

Prionyx atratus (Lepelletier, 1845).

EVANS & LIN 1956a.

P. thomae (Fabricius, 1775).

EVANS & LIN 1956a.

P. viduatus (Christ, 1791).

TSUNEKI & IIDA 1969.

Sphecina

Isodontia apicalis (Smith, 1856).

EVANS & LIN 1956a [como *I. harrisi* Fernald, 1906]; EVANS 1964a [faz novas observações].

I. auripes (Fernald, 1906).

EVANS & LIN 1956a.

I. azteca (Saussure, 1867).

EVANS & LIN 1956a.

I. elegans (Smith, 1856).

EVANS 1964a.

I. harmandi Pérez, 1905.

IIDA 1967.

I. nigella Smith, 1856.

PIEL 1933 [desenhos e comentários breves], IIDA 1967.

I. splendida (Costa, 1858).

NICOLAS 1893 [comentários sobre a larva de primeiro estágio].

Sphex argentatus Fabricius, 1887.

EVANS & LIN 1956a [como *S. umbrosus* Christ, 1791, descrição sucinta baseada em uma lâmina deixada por Francis X. Williams].

S. argentatus fumosus Kohl, 1890.

IIDA 1967.

S. diabolicus flammitrichus Strand, 1913.

IIDA 1967.

S. ichneumoneous (Linnaeus, 1758).

EVANS & LIN 1956a.

S. imusitatus fukuensis Tsuneki, 1957.

IIDA 1967.

S. latreillei Lepelletier, 1831.

CHIAPPA *et al.* 1996 [descrição dos cinco estágios larvais, ovo, pupa macho e pupa fêmea].

S. pensylvanicus Linnaeus, 1763.

EVANS & LIN 1956a.

S. rufocinctus Brullé, 1833.

ASÍS *et al* 1989c.

S. tepanecus Saussure, 1867.

EVANS 1964a.

Sceliphriini

Chloriontina

Chlorion aerarium Patton, 1879.

EVANS 1964a.

Podiina

Penepodium dubium (Taschenberg, 1869).

BUYS 2001.

P. luteipenne (Fabricius, 1804).

WILLIAMS 1928a [como *Podium flavipenne* Latreille, 1809; comentários breves].

Podium luctuosum Smith, 1856.

EVANS 1964a.

P. rufipes Fabricius, 1804.

EVANS & LIN 1956a [como *Podium carolina* (Rohwer, 1902)].

Sceliphrina

Chalybion californicum (Saussure, 1867).

EVANS & LIN 1956a.

Sceliphron assimile (Dahlbom, 1843).

EVANS & LIN 1956a.

S. caementarium (Drury, 1773).

EVANS & LIN 1956a.

S. destillatorium (Illiger, 1807).

LUCAS 1877 [como *Pelopoeus pensilis* (Illiger, 1807); comentários breves], ASÍS *et al.* 1989a.

S. madraspatanum (Fabricius, 1781).

IDA 1969.

S. spirifex (Linnaeus, 1758).

GRANDI 1929, 1937, 1961 [larvas de primeiro e último estádios, fotografia do casulo].

Stangeelini

Stangeela cyaniventris (Guérin-Méneville, 1831).

JANVIER 1926 [comentários breves e ilustrações], 1928 [mesma informação publicada anteriormente].

Catálogo bibliográfico sobre biologia de Sphecinae neotropicais

A Subfamília Sphecinae é composta por vespas de ampla distribuição, muito conspícuas, de tamanho grande e que comumente ocupam áreas urbanizadas. Estas vespas apresentam padrões comportamentais extremamente complexos e diversificados que têm atraído muito o interesse de pesquisadores, especialmente etologistas, desde o século XIX (EVANS 1966). Como resultado, existe um grande acúmulo de referências bibliográficas sobre biologia de Sphecinae. A revisão de gêneros do mundo de BOHART & MENKE (1976) ainda é a melhor fonte de referências bibliográficas reunida sobre a biologia de Sphecinae e outras vespas esfeciformes. Contudo, este trabalho, pela sua grande abrangência, não poderia ser exaustivo em todos os pontos. Além disso, desde a data de sua publicação surgiram várias novas referências.

Aqui é apresentada uma lista de espécies de Sphecinae neotropicais, cuja biologia foi estudada e as respectivas referências bibliográficas. Esta lista não é exaustiva, mas a maior parte da bibliografia está incluída. Grande parte das referências traz as seguintes informações entre colchetes: país onde foi realizado o estudo; comentários sobre a identificação e taxonomia; comentários sobre o assunto abordado, muitas vezes utilizando-se códigos. Os códigos utilizados são os seguintes: biologia e desenvolvimento da larva [BL]; comportamento de nidificação [CN]; estrutura do ninho [N]; estratégia de aprovisionamento de ninho [EA]; ecologia populacional [EP]; estratégias reprodutivas alternativas (reaproveitamento de ninhos e cleptoparasitismo) [ER]; registro de parasitóides [Pa]; registro de presas [Pr]. Quando no artigo há apenas um comentário muito curto sobre determinado aspecto, foi colocado um asterisco depois do código relativo ao assunto do comentário. A revisão nomenclatural e a distribuição geográfica das espécies seguiram AMARANTE (2002). Dissertações não publicadas foram citadas em alguns poucos casos. A listagem não inclui os gêneros que não ocorrem na região neotropical (*Chilosphex* Menke, *Eremochares* Gribodo, *Hoplammophila* Beaumont, *Palmodes* Kohl, *Parapsammophila* Tachenberg e *Podalonia* Fernald).

Ammophilini

Ammophila Kirby, 1798

A. aberti Haldeman, 1852 [EUA, México, Brasil].

WILLISTON 1892 [EUA; como *Ammophila yarrowi* Cresson, 1875; CN], KELLOGG 1905 [EUA; como *Ammophila* sp., mas segundo HICKS, 1932a, Fernald examinou o material estudado por Kellogg e identificou como *Sphex aberti* (= *Ammophila*)], HICKS 1932a [EUA; como *Sphex aberti*; CN, Pr], EVANS 1959c [EUA; CN, Pr], POWELL 1964 [EUA; CN], PARKER *et al.* 1980 [EUA; CN, EA, Pr].

A. apicalis Guérin-Ménéville, 1835 [Cuba, Jamaica].

GENARO & SANCHEZ-ALONSO 1990.

A. azteca Cameron, 1888 [Canadá, EUA, México].

HICKS 1935 [EUA; como *Sphex aculeatus* Fernald, 1934; CN, “sleeping”], POWELL 1964 [EUA; como *A. pilosa* (Fernald, 1934); CN], EVANS 1963 [EUA; como *A. pilosa*; Pr], 1965 [EUA; CN, Pr, Fl]; 1970 [EUA].

A. juncea Cresson, 1865 [EUA, México].

EVANS 1959c [EUA; CN].

A. pictipennis Walsh, 1869 [EUA, México].

WALSH & RILEY 1869, RAU & RAU 1918.

A. placida Smith, 1856 [EUA, México].

ALLEN 1926 [Pa], STRANDTMANN 1945, EVANS 1959c [EUA; CN].

A. procera Dahlbom, 1843 [EUA, México, Guatemala, Costa Rica].

PERGANDE 1892 [como *A. gryphus* Smith, 1856], HARTMAN 1905 [EUA; CN, Pr], CRIDDLE 1924 [Canadá; CN, Pr], WHEELER & WHEELER 1924 [como *Sphex gryphus* Smith, 1856; CN], TILDEN 1953 [como *A. saeva* Smith, 1856], RAU 1922, 1926, RAU & RAU 1918, BOHART & KNOWLTON 1953 [EUA; como *Sphex procerus*; CN, Pr, cópula], KROMBEIN 1951, 1953 [EUA; como *Sphex procerus*; CN, Pr], 1955, 1958a, EVANS 1959c [EUA; CN, Pr], POWELL 1964 [EUA; CN].

A. zanthoptera Cameron, 1888 [EUA, México, Guatemala].

HICKS 1932b, EVANS 1959c [EUA; como *A. xanthoptera*; CN].

Eremnophila Menke, 1964

E. aureonotata (Cameron, 1888) [Canadá, EUA, México].

PECKHAM & PECKHAM 1898, RAU 1922, KROMBEIN 1958, EVANS 1959c [EUA; CN].

E. binodis (Fabricius, 1798) [Panamá, Colômbia, Guiana, Brasil, Argentina].

BUYS 1999 [Brasil; CN, Pr].

E. eximia (Lepeletier, 1845) [Colômbia, Brasil, Paraguai].

GENISE 1981b [Argentina; CN, Pr].

E. opulenta (Guérin-Ménéville, 1838) [México, Costa Rica, Colômbia, Brasil, Argentina].

RICHARDS 1937 [CN, Pr].

Sceliphринi

Chloriontina

Chlorion Latreille, 1802

- C. viridicoeruleum* Lepeletier & Serville, 1828 [Costa Rica, Panamá, Suriname, Brasil, Equador, Paraguai, Argentina].
GIRARD 1879, VARDY 1984.

Podiina

Dynatus Lepeletier, 1845

- D. nigripes* (Westwood, 1832).
KIMSEY 1978 [Panamá; CN, Pr], COOPER 1980 [Colômbia; CN, Pr].

Penepodium Menke, 1976

- P. albovilosum* (Cameron, 1888) [Guatemala, Costa Rica, Panamá, Colômbia, Brasil].
COOPER 1980 [CN*].
- P. dubium* (Taschenberg, 1869) [Brasil].
WILLIAMS 1928a [Brasil; como *Podium dubium*; CN*], BUYS 1998 [Brasil; CN, N, BL, EP, ER, Pr, Pa].
- P. fumipenne* (Taschenberg, 1869) [Brasil, Bolívia, Paraguai, Argentina].
GENISE 1981a [Argentina; CN].
- P. gorianum* (Lepeletier, 1845) [Panamá, Venezuela, Colômbia, Guiana Francesa, Suriname, Guiana, Brasil, Equador, Perú].
WILLIAMS 1928a [CN*], RICHARDS 1937 [CN*], GARCIA & ADIS 1993 [Brasil; como *Penepodium goryanum*; CN, N, BL, EP, Pr].
- P. haematogastrum* (Spinola, 1851) [Colômbia, Brasil, Perú].
WILLIAMS 1928a [Brasil, CN, N, BL].
- P. latro* (Kohl, 1902) [Brasil, Bolívia].
GARÓFALO *et al.* 2000 [Brasil; CN, Pr, Pa].
- P. luteipenne* (Fabricius, 1804) [Panamá, Venezuela, Colômbia, Guiana Francesa, Suriname, Guiana, Brasil].
WILLIAMS 1928a [como *Podium flavipenne*; CN, N, Pr].
- P. mocsaryi* (Kohl, 1902) [Colômbia, Suriname, Brasil, Equador, Perú, Argentina].
RICHARDS 1937 [CN*].

Podium Fabricius, 1804

P. denticulatum Smith, 1856 [México, Costa Rica, Guiana Francesa, Brasil].

CAMILO *et al.* 1996 [Brasil; CN, N, Pr, Pa], ASSIS & CAMILO 1997 [Brasil; padrão de ocorrência anual].

P. fulvipes Cresson, 1865 [Cuba].

GENARO & SANCHEZ 1990 [Cuba; CN*, N, Pr], GENARO 1994 [Cuba; CN, Pr, Pa].

P. rufipes Fabricius, 1804 [EUA, México, Costa Rica, Venezuela, Colômbia, Brasil, Argentina].

HOWES 1919 [CN; segundo BOHART & MENKE, 1976, provavelmente é uma identificação errada, devendo tratar-se na verdade de uma espécie de *Trypoxylon* (*Trypargilum*)], WILLIAMS 1928a, RAU 1937 [EUA; como *Podium carolina* Rohwer, 1911; CN, Pr], KROMBEIN 1958b [EUA; como *P. carolina* Rohwer, 1911; CN, BL], 1967, 1970 [EUA; CN, BL, Pr].

Trigonopsis Perty, 1833

T. cameronii (Kohl, 1902) [México, El Salvador, Guatemala, Nicarágua, Costa Rica, Panamá, Colômbia, Equador].

RAU 1933 [Panamá; CN], EBERHARD 1972 [Colômbia; CN], 1974 [Colômbia; CN, BL, ER, Pr, Pa].

T. cooperi Vardy, 1978 [Brasil, Equador].

VARDY 1978 [Equador; CN*, Pr; observações feitas por M. Cooper].

T. cyclocephalus Smith, 1873 [Colômbia, Brasil].

VARDY 1978 [Colômbia; N, Pr; observações feitas por M. Cooper].

T. howesi Vardy, 1978 [Guiana].

HOWES 1969 [CN*].

T. intermedia Saussure, 1867 [Guiana Francesa, Suriname, Guiana, Brasil].

RICHARDS 1937 [Guiana; N, Pr].

T. grylloctonus Richards, 1937 [Guiana].

RICHARDS 1937 [Guiana; CN*].

T. moraballi Richards, 1937 [Guiana].

RICHARDS 1937 [Guiana; CN*].

T. neotropica Vardy, 1978 [Brasil, Perú, Bolívia].

VARDY 1978 [CN].

T. rufiventris (Fabricius, 1804) [Trinidad e Tobago, Venezuela, Colômbia, Guiana Francesa, Suriname, Guiana, Brasil, Equador, Perú].

WILLIAMS 1928a [CN*], ARLÉ 1933 [CN, Pa], RICHARDS 1937 [CN*], HOWES 1969 [EBERHARD, 1974, p. 302 admite a possibilidade de Howes não ter estudado a mesma espécie que ARLÉ (1933) devido a estrutura de seus ninhos serem muito diferentes], VARDY 1978 [Colômbia; N, Pr; observações feitos por M. Cooper].

T. schunkei Vardy, 1978 [Colômbia, Guiana, Brasil, Perú].

VARDY 1978 [CN*].

T. succinea Vardy, 1978 [Colômbia, Equador, Perú].

VARDY 1978 [N, CN*; observações feitas por M. Cooper].

- T. violascens* (Dalla Torre, 1897) [Trinidad e Tobago, Colômbia, Guiana Francesa, Guiana, Brasil].
 RICHARDS 1935 [Pa], 1937 [Pa], VARDY 1978 [Colômbia; N, Pr; observações feitas por M. Cooper].

Sceliphrina

Chalybion Dahlbom, 1843

Subgênero *Chalybion*

- C. (C.) californicum* (Saussure, 1867) [EUA, México, Perú].
 RAU 1915a [EUA, BL*], 1928a, b, 1935a [EUA; como *C. cyaneum* Fabricius, 1775; Pr],
 IRVING & HINMAN 1935, WEISS 1944 [como *Chalybion caeruleum* (Linnaeus, 1763),
 “sleeping”, MUMA & JEFFERS 1945, WARD 1972 [EUA; “sleeping”], SCHOENLY &
 CALABRESE 1983 [“sleeping”], LANDES & HUNT 1988 [EUA; “sleeping”], LANDES *et al.*
 1987 [Pr], PRENTICE & WALKER 1991 [“sleeping”], BLACKLEDGE & PICKET 2000 [como
Chalybion caeruleum Linnaeus, 1763; comportamento de caça em cativeiro].
- C. (C.) zimmermanni* Dahlbom, 1843 [EUA, México].
 RAU 1940, 1942 [EUA; “sleeping”], WARD 1970, 1971, 1972, 1973a [EUA; BL, Pr] 1973b
 [EUA; Pr], WARD & ODE 1984, LANDES & HUNT 1988 [EUA; “sleeping”].

Sceliphron Klug, 1801

Subgênero *Sceliphron*

- S. (S.) asiaticum* (Linnaeus, 1758) [Panamá, Trinidad e Tobago, Venezuela, Colômbia, Suriname,
 Guiana, Brasil, Bolívia, Paraguai, Argentina].
 BRÉTHES 1902 [Pa], JANVIER 1923 [Chile; como *S. vindex* Lepeletier, 1845; CN], ARAVENA
 1926 [Argentina; como *Sceliphron figulus* (Dahlbom, 1843) CN], ORIFILAS & SALELLAS
 1929 [Argentina; como *S. figulus*; CN], BRUCH 1930 [Argentina; como *S. figulus*; CN],
 FOWLER 1987 [Brasil; EP], GENISE 1980 [Argentina; cópula em cativeiro], 1981e
 [Argentina; CN], FREEMAN 1982 [Trinidad; EP], FRITZ & GENISE 1980d [Argentina; CN,
 Pa, distribuição], PIZÓN & GONZÁLEZ 2000 [EP*, Pr].
- S. (S.) assimile* (Dahlbom, 1843) [EUA, México, Porto Rico, Cuba, Jamaica, Pequenas Antilhas,
 Belize, Costa Rica].
 DOW 1932 [Cuba; CN, BL, Pr], RAU 1940 [como *S. caementarium*, identificação corrigida
 para *S. assimile* por RAU, 1943], 1943 [distribuição; padrão de ocorrência anual], FREEMAN
 1973 [Jamaica; EP], 1974 [Jamaica; EP], 1977 [Jamaica; EP], 1980 [Jamaica; EP], 1981a,
 1981b, FREEMAN & JOHNSTON 1978 [Jamaica; CN, Pr], FREEMAN & ITTYEIPPE 1976,
 FREEMAN & PERNELL 1973, HUNT 1993, GENARO 1994 [Cuba].
- S. (S.) caementarium* (Drury, 1773) [Canadá, EUA, México, Porto Rico, Pequenas Antilhas, Belize,
 Costa Rica].
 PECKHAM & PECKHAM 1898, 1905, RAU 1915b, 1928a, 1928b, 1935b [Pr], 1946, RAU &
 RAU 1916a, 1918, MUMA & JEFFERS 1945, SHAFER 1949, DORRIS 1970 [Pr], DAVIS 1963,
 EBERHARD 1971 [comportamento de caça], PAETZEL 1974, LECLERCQ & CLAPAREDE 1978,

DELLA LUCIA & CHANDLER 1984, MITCHELL & HUNT 1984, CRAWFORD 1986 [EUA; Pr], FERGUSON & HUNT 1989, PIEK 1986, HAMON *et al.* 1989, CAMPADELI *et al.* 1998 [Pr], VOLKOVA *et al.* 1999 [EUA; Pr], BLACKLEDGE & PICKET 2000 [comportamento de caça em cativeiro].

S. (S.) fistularium (Dahlbom, 1843) [México, Guatemala, Nicarágua, Costa Rica, Panamá, Trinidad e Tobago, Venezuela, Colômbia, Suriname, Guiana, Brasil, Equador, Perú, Argentina].

BODKIN 1917 [Guiana Inglesa; CN, BL, Pr], RAU 1933, FRITZ & GENISE 1980 [CN, Pa, distribuição], FREEMAN 1982 [Jamaica; EP], CAMILO 2002 [Brasil; CN, EA, Pr].

S. jamaicence lucae (Saussure, 1867).

JIMENEZ *et al.* 1992 [México; Pr, Pa].

Sceliphron sp.

GONZALES-BUSTAMANTE 1993 [Perú; Pr].

Sphecini

Sphex Linnaeus, 1758

Subgênero *Sphex*

S. (S.) argentinus Taschenberg, 1869 [Bolívia, Argentina].

LLANO 1959 [Argentina; CN], GENISE 1980c [Argentina; CN, Pr].

S. (S.) caliginosus Erichson, 1848 [Costa Rica, Colômbia, Brasil, Bolívia, Argentina].

BEQUAERT 1937 [Colômbia; como *Chlorion (Ammobia) caliginosum*; CN].

S. (S.) cubensis (Fernald, 1906) [Cuba].

DOW 1932 [Cuba; como *Chlorion*; CN*, Pr], GENARO 1998 [Cuba; CN].

S. (S.) dorsalis Lepeletier, 1845 [Cuba, Jamaica, Honduras, Guatemala, Costa Rica, Panamá, Colômbia, Guiana, Guiana Francesa, Pequenas Antilhas, Brasil, Perú, Argentina].

SMITH 1862 [Panamá; CN], BONDAR 1915 [Brasil; como *S. spiniger* Kohl, 1890; Pr], DOW 1932 [Cuba; como *Chlorion (Ammobia) dubidatum* (Cresson, 1872); CN*, Pr], KROMBEIN & EVANS 1954, GENISE 1980c [Argentina, CN].

S. (S.) habemus Say, 1832 [México].

STRANDTMANN 1953 [EUA; como *Chlorion habenum*; CN*].

S. (S.) ichneumoneous Linnaeus, 1758 [Canadá, EUA, México, Costa Rica, Colômbia, Brasil, Perú, Argentina].

HEYDEN 1867 [Pr], SMITH 1869, PACKARD 1870 [Pr], KOHL 1890, PECKHAM & PECKHAM 1898, 1905, DAVIS 1911 [Pr], HANCOCK 1911, RAU & RAU 1918, REINHARD 1929, ABBOT 1931, RAU 1933, FRISCH 1937 [EUA; como *Amobia ichneumonea*; CN, Pr, Pa], FERNALD 1945 [CN], RISTICH 1953 [EUA; como *Chlorion icneumoneus*; CN, Pr], BOHART & MENKE 1963, MENDOZA 1969, BROCKMANN 1979 [CN, seleção de área de nidificação]; 1980 [CN]; 1985 [EUA; CN, EP, Pr], BROCKMANN & DAWKINS 1979, BROCKMANN *et al.* 1979, GENISE 1980b: p. 256 [comentário sobre o uso do terceiro par de pernas para espalhar a terra retirada do ninho], Coelho e Ladage 1999.

S. (S.) jamaicensis (Drury, 1773) [Bahamas, Cuba, Jamaica].

ALAYO-SOTO 1982, 1984 [Cuba; CN*, Pr, predação], GENARO 1998 [Cuba; Cn, Pr].

- S. (S.) latreillei* Lepeletier, 1831 [Chile].
 JANVIER 1926 [Chile; CN], 1928, TORO & GALLARDO 1966; TORO & MAGUNACELAYA 1980, TORO & CHIAPPA 1994, CHIAPPA 1996 [CHILE; comportamento de machos], CHIAPPA & TORO 1995 [Chile; EA], CHIAPPA *et al.* 1996a [Chile; CN].
- S. (S.) mandibularis* Cresson, 1868 [Cuba, Haiti, República Dominicana].
 Genaro 1998 [Cuba; CN].
- S. (S.) mendozamus* Brèthes, 1909 [Argentina].
 GENISE 1984.
- S. (S.) nitiventris* Spinola, 1851 [México, Costa Rica, Colômbia, Brasil, Argentina].
 POULTON 1917.
- S. (S.) pennsylvanicus* Linnaeus, 1763 [EUA, México].
 COLLINSON 1749 [ilustração da fêmea e sua presa], REINHARD 1929, FRISCH 1938 [CN, Pa, como *Amobia pennsylvanica*], RAU 1944 [EUA; CN, Pr], KROMBEIN 1955 [Pr].
- S. (S.) permagnus* (Willink, 1951) [Argentina].
 LLANO 1960.
- S. (S.) tepanecus* Saussure, 1867 [EUA, México].
 GILLASPY 1962 [EUA; CN; cópula, flor].
- S. (S.) tinctipennis* Cameron, 1888 [México, Guatemala, Costa Rica, Colômbia, Brasil].
 RICHARDS 1937.

Subgênero *Fernaldina*

- S. (F.) lucae* Saussure, 1867 [EUA, México].
 EVANS & LINSLEY 1960 ["sleeping"], LINSLEY 1962 [sleeping], CAZIER & MORTENSON 1965 [CN, Pr].

Isodontia Patton, 1881

- I. costipennis* (Spinola, 1851) [Colômbia, Brasil, Argentina].
 MAYER & SCHULTHESS 1923 [provavelmente uma identificação errada segundo BOHART & MENKE, 1976], RICHARDS 1937 [CN*, Pr].
- I. mexicana* (Saussure, 1867) [EUA, México].
 MEDLER 1965 [CN, Pr, Pa], LIN 1966, KROMBEIN 1967, 1970, SCARAMOZZINO & CURRADO 1988, SCARAMOZZINO *et al.* 1991, TUSSAC & VOISIN 1989, MANLEY & CARITHERS 1998 [Pa], O'NEILL & O'NEILL 2003 [CN, EA Pr].
- I. paranensis* (Berland, 1927) [Argentina].
 WILLINK 1951 [Argentina; Pr].

Prionyx Linden, 1827

- P. bifoveolatus* (Taschenberg, 1869) [Brasil, Argentina].
 RAU 1922 [CN, Pr], LIEBERMANN 1931 [Argentina; CN, como *Sphex caridei* Liebermann, 1931]; EVANS 1958a [como *P. striatulus* (Brèthes, 1908); revisão], GENISE 1980b; 1981c.

P. fervens (Linnaeus, 1758) [EUA, México, Costa Rica, Colômbia, Venezuela, Guiana, Brasil, Argentina].

CONIL 1878 [como *Enodia fervens*, Argentina; CN, Pr], BONDAR 1915 [Brasil; como *Sphex striatulus* Smith, 1856; CN, Pr], EVANS 1958a [como *P. striatus* (Smith), CN, Pr, flor].

P. parkeri Bohart & Menke, 1963 [EUA, México].

KOMBEIN 1964, STEINER 1981a, b.

P. chilensis (Spinola, 1851) [Brasil, Argentina].

JANVIER 1926, 1928 [CN, Pr, como *Sphex chilensis*]; EVANS 1958a.

P. thomae (Fabricius) [México, Porto Rico, Cuba, Pequenas Antilhas, Nicarágua, Costa Rica, Venezuela, Brasil, Equador, Paraguai, Argentina, Chile].

HARTMAN 1905 [EUA; CN], WILLIAMS 1913, RAU & RAU 1918 [EUA; CN], EVANS 1958a [EUA; CN, Pr, como *P. thomae* e como *P. pubidorsus* (Costa, 1862)], GRISSELL 1981 [EUA; CN, Pr].

Stangeelini

Stangeela Menke, 1962 [1]

S. cyaniventris (Guérin-Méneville, 1831) [Brasil, Chile, Argentina].

JANVIER 1926 [Chile; CN, BL, Pr], 1928 [mesmo texto publicado em 1926].

Capítulo 3

SISTEMÁTICA E FILOGENIA DE SPHECINAE BASEADAS NA MORFOLOGIA DE IMATUROS E CASULOS

Introdução

As idéias correntemente aceitas sobre filogenia e classificação dos Sphecinae começaram a ser sedimentadas com os trabalhos de BOHART & MENKE (1963, 1976) e MENKE (1966). OHL (1996a, b), utilizando abordagem cladística, chegou a resultados muito semelhantes aos de BOHART & MENKE (1976) sobre a filogenia. MENKE (1998) e AMARANTE (2002) apresentaram classificações tentando conciliar as idéias dos autores anteriormente citados. Revisões sistemáticas de vários gêneros têm sido feitas, especialmente da tribo Sceliphriini (BOHART & MENKE 1961, MENKE 1961, 1964, VANDER VECHT 1968, VARDY 1978, HENSEN 1987, 1988, AMARANTE 1996). Atualmente são reconhecidos 19 gêneros e aproximadamente 700 espécies de Sphecinae amplamente distribuídos pelo mundo (BOHART & MENKE 1976, ver também Capítulo 1: Tabela II).

EVANS (1957, 1958b, 1959a, 1964a, b) e EVANS & LIN (1956a, b) fizeram um amplo estudo sobre larvas das vespas esfeciformes, abrindo as portas para estudos mais pormenorizados. Contudo, poucos trabalhos comparativos posteriores foram feitos (*e.g.* GENISE 1982, IIDA 1967, ASÍS *et al.* 1992, 1997a). Recentemente, a morfologia de larvas tem sido utilizada junto a caracteres de adulto em estudos de sistemática e filogenia de vespas esfeciformes (LOMHOLDT 1982, ALEXANDER 1992, MELO 1999), demonstrando a importância que se tem dado aos caracteres larvais. Por outro lado, o pequeno número de caracteres e o uso acrítico de caracteres extraídos da literatura nestes trabalhos, demonstram a carência de estudos sobre morfologia de larvas e sugere a necessidade de fazê-los. A morfologia de casulos também tem sido utilizada como auxílio na sistemática de vespas esfeciformes (*e.g.* RAU 1915a, EVANS 1964a, KROMBEIN 1967, MATHEWS &

MATHEWS 1968). Contudo, descrições de casulo são escassas na literatura. Quase toda a informação que existe está dispersa em estudos de biologia.

Neste capítulo é apresentado um estudo sobre sistemática de Sphecinae baseado na morfologia das larvas de último estágio e dos casulos.

Metodologia

Técnicas e procedimentos

As larvas foram examinadas sob microscópio estereoscópico, de preferência vivas ou recentemente mortas. Elas foram mortas em KAAD ou colocadas diretamente no álcool 80%, onde foram conservadas. Depois o material foi preparado para observação ao microscópio de acordo com a seguinte sequência de procedimentos: (1) a cabeça e o corpo são separados utilizando-se estiletes finos; (2) o material é colocado separadamente em tubos de ensaio com KOH (10%) e posto em banho-maria por aproximadamente 10 a 15 minutos para eliminar os tecidos moles (algumas vezes é feita uma fenda ventral na parte anterior do corpo para facilitar a saída dos tecidos internos); (3) o material é lavado em água; (4) são montadas lâminas com glicerina, sendo a cabeça montada em lâmina escavada; (5) posteriormente, as peças bucais são dissecadas e montadas juntamente com o restante da cabeça em lâmina comum. O excesso de fervura pode reduzir a pigmentação de partes da cabeça, mas alterações como perda de cerdas ou de outras estruturas não foram observadas. Alguns exemplares foram secos em ponto-crítico e metalizados para observação ao microscópio eletrônico de varredura (M.E.V.).

As medidas foram tomadas em apenas um indivíduo de cada espécie, mesmo que vários exemplares tenham sido examinados. Assim é possível estabelecer relações de proporção entre distintas estruturas. O comprimento total do corpo, incluindo a cabeça, foi medido com o corpo estendido em linha reta e a altura da cabeça foi medida do ápice do clipeo ao topo da cabeça, em vista frontal (como em EVANS & LIN 1956a). As peças bucais são excluídas da medida da cabeça porque apresentam algum grau de contração. O comprimento das mandíbulas foi medido da extremidade apical à extremidade da articulação mandibular interna, com a mandíbula dissecada ou com a cabeça planificada em uma lâmina. Para referir-se a cada um dos segmentos corporais, estes foram numerados com algarismos romanos em sequência ântero-posterior, sendo os segmentos torácicos acompanhados da letra T e os segmentos abdominais acompanhados da letra A.

Características que são comuns a todas as espécies conhecidas da subfamília, ou de tribos e subtribos não constam da descrição das espécies, só da descrição da subfamília e das diagnoses das tribos e subtribos. Apenas uma espécie de cada gênero foi descrita completamente. Outras espécies

do mesmo gênero foram descritas comparativamente, sendo ressaltadas as diferenças entre elas. Da mesma forma, os diferentes estádios de uma mesma espécie foram descritos em comparação com o estágio posterior subsequente.

Terminologia

A terminologia utilizada por Evans para morfologia das larvas (EVANS & LIN 1956a, EVANS 1987) foi seguida em linhas gerais, mas foi necessário adotar alguns novos termos sobre a morfologia das larvas e casulos que são expostos a seguir na forma de glossário.

Área sensorial. Região da epifaringe desprovida de espinhos que porta sencilas basicônicas (Figs 13, 26, 27) (como em EVANS & LIN 1956a).

Áreas coronal, frontal, genal e clipeal. Para descrever a distribuição e a abundância das pontuações e cerdas na cabeça foi proposta uma divisão da cabeça em quatro áreas: área coronal, área frontal, área genal e área clipeal. Nas descrições foram colocados os números de pontuações e cerdas da área genal esquerda e depois da área genal direita separadas por uma barra.

Banda marginal da epifaringe. Área intumescida, pigmentada e rica em sensilas basicônicas que aparece na margem apical da epifaringe dos Sphecini e Ammophilini (Figs 13, 26, 39). Esta área usualmente é mais larga e intumescida na porção mediana e se extingue em direção às regiões laterais.

Casulo. As extremidades do casulo são nomeadas em função da posição da larva em seu interior. Assim, a extremidade onde está a cabeça da larva é chamada de extremidade anterior e aquela onde está o abdômen de extremidade posterior. Mesmo que o casulo esteja vazio é possível reconhecer suas extremidades, pois o mecônio fica depositado sempre na extremidade posterior.

Cones sensoriais. Evans trata as estruturas sensoriais presentes na margem do labro dos Sceliphirini como “sencilas em forma de barril” ou como “cones sensoriais”. Aqui foi adotado o termo cone sensorial, pois estas estruturas constituem-se de projeções cônicas do labro com uma sencila basicônica na extremidade (Figs 3, 8, 17, 18, 33).

Concavidades antenal, clipeal, coronal e frontal. Para referir-se a cada um dos três pares de concavidades que a maioria dos Sphecinae possui na cabeça, foi proposta a seguinte nomenclatura: aquela que se encontra um pouco acima das órbitas antenais foi denominada concavidade antenal; aquela que se encontra no clipeo foi denominada concavidade clipeal; aquela que se encontra na frente foi denominada de concavidade frontal. Na porção superior da cabeça, na base da sutura coronal, algumas vezes há uma concavidade pouco profunda denominada

concauidade coronal. Esta última nunca possui pigmentação no fundo, mas as três concauidades anteriormente mencionadas geralmente são pigmentadas.

Mecônio. É a massa fecal eliminada de uma única vez no final do desenvolvimento da larva (EVANS & WEST-EBERHARD 1970).

Pontuações. Designação geral dada a pequenas depressões encontradas na cabeça e peças bucais. Ao que parece, existem estruturas distintas que usualmente são tratadas por pontuação em descrições de larvas de Sphecidae. Algumas destas estruturas possuem poros no fundo e podem tratar na realidade de sencilas (dos tipos celocônica ou ampulácea, como descritas em SNODGRASS 1959). Mas como através de técnicas convencionais de microscopia óptica não é possível distinguir estas estruturas elas foram tratadas de forma geral como pontuações, como tem sido feito na literatura.

Pré-pupa. Designação dada à larva de último estágio depois que elimina o mecônio e assume uma forma distinta, mais frouxa (EVANS & WEST-EBERHARD 1970).

Projeção labial. Prolongamento do lábio que protege a fiandeira (Figs 2, 28, 38, 42). Em idioma inglês esta estrutura é denominada “lips” (EVANS & LIN 1956a), palavra cuja tradução literal para a língua portuguesa é lábio. Neste trabalho foi adotado o termo projeção labial para esta estrutura, pois o termo lábio já é usado para denominar a estrutura que em idioma inglês é denominada com o termo latino “labium”.

Rugosidade cefálica. É a textura rugosa que aparece na superfície do tegumento do topo e das laterais da cabeça de algumas espécies, devido a um conjunto de pequenas convexidades (Fig. 6).

Sencilas basicônicas. Estruturas sensitivas constituídas por cerdas inervadas e de tamanho reduzido que tipicamente têm a aparência externa de um pequeno cone (SNODGRASS 1959). Em Sphecinae existem sencilas deste tipo nas áreas sensoriais, órbitas antenais, labro, epifaringe e, às vezes, nas extremidades do lábio. Estas estruturas são transparentes e inconspícuas e têm sido confundidas com poros ou pontuações na literatura (*e.g.* EVANS 1959a, 1964a, EVANS & LIN 1956a, IIDA 1967, 1969, ASÍS 1987, 1989).

Análise cladística

A partir do estudo comparativo da morfologia dos imaturos e dos casulos foram levantados 35 caracteres que foram submetidos a uma análise cladística (Anexo ao Capítulo 3). Os quatro caracteres multi-estado foram tratados como não ordenados. Foram incluídos representantes de todas as tribos e subtribos de Sphecinae na análise, exceto da tribo monotípica Stangeelini.

Representantes de quatro gêneros foram incluídos com base em dados da literatura (Tab. III). Como grupo externo, foram colocados representantes de grupos considerados próximos filogeneticamente aos Sphecinae (ver BOHART & MENKE 1976, MELO 1999). Devido à falta de informação relativa a ovo e casulo, foram feitas separadamente duas análises, uma apenas com caracteres larvais (Tab. III: caracteres 1-29) e outra combinando caracteres das larvas, ovos e casulos (Tab. III: caracteres 1-35). Desta forma, foi possível avaliar a informação cladística gerada pelos dados larvais, excluindo um efeito de perda de resolução no cladograma que poderia ser causado pelo excesso de dados ausentes de ovo e casulo. Ainda que dados ausentes na matriz não alterem a topologia gerada por dados observados (KITCHING *et al.* 1998), usualmente causam um excesso de árvores igualmente mais parcimoniosas, ricas em componentes espúrios, e um conseqüente mascaramento dos sinais filogenéticos dos dados observados (PLATINICK *et al.* 1991, NOVACEK *et al.* 1992, KITCHING *et al.* 1998). As análises de parcimônia foram feitas utilizando-se a opção “branch-and-bound” do programa PAUP 4.0b10 (SWOFFORD 1999).

Tabela. III. Matriz de caracteres de larva, ovo e casulo utilizados na análise cladística dos Sphecinae; ?=dados não comparáveis, – = dados ausentes (lista de caracteres no Anexo ao Capítulo 3).

	1	2	3	Fonte
	12345678901234567890123456789012345			
<i>Centris tarsata</i>	10??000–000100021100–1–000100—			+
<i>Trypoxylon maidli</i>	00??00100–0001011100011000101000000			-
<i>Tachysphex incosnpicius</i>	00??0–1010000002110001100010100—			-
<i>Psenullus pallipes</i>	00??010–10000020100011000001—			-
<i>Ampulex ruficollis</i>	00??0–00–010010110001000–000—			-
<i>Chlorion aerarium</i>	–1110102–10101–0101010100–10–000			EVANS 1964a
<i>Penepodium dubium</i>	01110100110101001010101001110000010			-
<i>Penepodium latro</i>	0111010011010100101010100111000–0—			-
<i>Podium denticulatum</i>	01110100110101001010101001110000000			-
<i>Podium fumigatum</i>	01110100110101001010101101110–0000			-
<i>Sceliphron fistularium</i>	11000100110111001010101001010000000			-
<i>Sceliphron asiaticum</i>	11000100110111001010101001010000000			-
<i>Chalybion californicum</i>	1100010–110111001010101001010001000			EVANS & LIN 1956a
<i>Sphex opacus</i>	00??0101310101100001101001010012010			-
<i>Sphex dorsalis</i>	00??01013101011000011010010100120—			-
<i>Isodontia sp.</i>	00??0101110101100001101001010–2010			-
<i>Prionyx thomae</i>	00??11012101001000011010010100121—			-
<i>Prionyx fervens</i>	00??11012101001000011000010100121—			-
<i>Palmodes dimidiatus</i>	–0??110–10101–0000110100–10–1—			EVANS & LIN 1956a
<i>Ammophila sp.1</i>	00??0101311101100001101011010012011			-
<i>Ammophila sp.2</i>	00??0101311101100001101111010012011			-
<i>Podalonia sp.</i>	–0??010–311101–00001–001–10—			EVANS & LIN 1956a

Material examinado

O material examinado referente ao grupo interno é listado nos resultados após a descrição morfológica de cada espécie. O material examinado referente ao grupo externo é listado a seguir:

Centris (Hemisiella) tarsata Smith, 1874 (Anthophoridae). Brasil: Rio de Janeiro: Silva Jardim: Reserva Biológica de Poço das Antas; S. C. Buys col.: quatro larvas de último estágio.

Tachysphex inconspicuus (Kirby, 1890) (Crabronidae: Crabroninae). Brasil: Rio de Janeiro: Silva Jardim: Reserva Biológica de Poço das Antas; S. C. Buys, col.: uma larva de último estágio.

Trypoxylon maidli Richards, 1934 (Crabronidae: Crabroninae). Brasil: Rio de Janeiro: Silva Jardim: Reserva Biológica de Poço das Antas; S. C. Buys col.: duas larvas de último estágio.

Psemilus pallipes (Panzer, 1798) (Crabronidae: Pemphredoninae). Espanha: Província de Teruel, Vilella, Villaspesa, Casas Vals; J. D. Asís, J. Tormos & S. F. Gayubo col.: duas larvas de último estágio.

Ampulex ruficollis Cameron, 1888 (Sphecidae: Ampulicinae). Espanha: Província de Cuenca; Valdemeca; J. D. Asís, J. Tormos & S. F. Gayubo col.: uma larva de último estágio.

Resultados e Discussão

Filogenia

A análise de parcimônia baseada apenas em caracteres larvais gerou 24 árvores com igual parcimônia máxima (comprimento = 45; índice de consistência = 0,73; índice de retenção = 0,89; índice de retenção reescalado = 0,65) e a análise combinada de caracteres de larva, ovo e casulo gerou 384 árvores com igual parcimônia máxima (comprimento = 52; índice de consistência = 0,75; índice de retenção = 0,9; índice de retenção reescalado = 0,67). A topologia das árvores de consenso estrito de ambas as análises é idêntica (Fig. 1). Na análise utilizando apenas larvas a principal diferença entre as árvores obtidas é a posição de *C. aerarium*, que aparece com distintos relacionamentos entre os Podiina. Mas isso acontece porque faltam diversos dados sobre esta espécie na matriz de caracteres devido aos dados sobre ela terem sido retirados da literatura. As hipóteses de relacionamento sugeridas pelas larvas e casulos são inteiramente congruentes com as sugeridas pela morfologia de adultos (BOHART & MENKE 1976, OIL 1996a, b). Os táxons Sphecinae, Sceliphirini, Sceliphrina, Prionychina, Ammophilini, assim como o agrupamento Sphecini + Ammophilini, são sustentados por apomorfias das larvas e, em alguns casos, de casulos

(Fig. 1). Por outro lado, não foram encontradas apomorfias de larvas ou casulo que sustentem o monofiletismo de Chloriontina, Podiina, Sphecini e Sphecina.

Sistemática

O monofiletismo dos Sphecinae é sustentado pelos seguintes caracteres: bandas parietais presentes (Fig. 6; Tab. III: caráter 14, estado 1); sensilas basicônicas do labro pouco desenvolvidas (Figs 17, 18; Tab. III: caráter 18, estado 0); espinhos da região mediana da epifaringe voltados para a porção basal (Figs 26, 34; 39, Tab. III: caráter 21, estado 1); sencilas basicônicas da epifaringe pouco desenvolvidas (Figs 13, 26, 27, 34; Tab. III: caráter 22, estado 0); gálcas bem desenvolvidas, mais longas que os palpos maxilares (Fig. 11, 32; Tab. III: caráter 28, estado 1).

A presença de bandas parietais aparece como uma apomorfia de Sphecinae na análise cladística, mas isto é questionável, pois bandas parietais de estrutura e posição similares a dos Sphecinae aparecem na maioria dos Crabronidae, em abelhas e diversos grupos de Vespoideae (e.g. EVANS 1983), sendo provavelmente uma plesiomorfia.

Descrição de Sphecinae baseada na larva de último estágio

(Figuras 2-42)

Diagnose: Além dos caracteres apomórficos, as larvas de último estágio de Sphecinae podem ser distintas das de outros grupos de Aculeata pela seguinte combinação de caracteres: (1) tegumento do corpo com cerdas pequenas e isoladas; (2) tegumento do corpo, pelo menos parcialmente, coberto por pequenas dobras no ápice das quais existem espinhos (Fig. 23); (4) órbitas antenais com três sencilas (Figs 7, 25); (5) papilas antenais ausentes; (6) labro bilobado (Fig. 31); (7) epifaringe com espinhos nas porções laterais, basal e mediana (Fig. 26); (8) mandíbulas geralmente com pontuações na base (Fig. 5); (9) mandíbula quase sempre com quatro dentes (Figs 4, 10, 14, 40), raramente com três (Fig. 12); (10) fiandeira formada por uma fenda transversal com uma projeção labial de largura mais ou menos uniforme que a protege (Figs 28, 32, 36, 42).

Corpo: Cor branca, às vezes acinzentada ou amarelada (o tegumento raramente tem partes pigmentadas; a cor da larva é devida a estruturas internas), mas também amarelo intenso ou verde (a coloração verde é mais pronunciada em estágios iniciais de Ammophilini e de alguns Sphecini, que também podem ser rosados); partes avermelhadas, especialmente no tórax, presentes em *Prionyx*. Dorsiventralmente achatado, tendendo a ser arredondado dorsalmente e achatado ventralmente; mais ou menos gradativamente afilado em direção às extremidades e geralmente mais largo no quinto ou no sexto segmento abdominal. Lobos pleurais quase sempre indistintos no tórax; bem

desenvolvidos nos segmentos AI-AIX, ausente no segmento AX; isolados ou unidos lateralmente, formando uma distinta faixa contínua. Tegumento coberto por dobras no ápice das quais existem espinhos, distribuídas por todo o corpo ou restritas a determinadas áreas; cerdas pequenas e isoladas pouco freqüentes, mas sempre presentes. Grânulos sub-tegumentares de ácido úrico usualmente indistintos no tórax, mas visíveis nos segmentos AI-AX, geralmente menos abundantes no segmento AX. Os Sceliphriini possuem dois ou três pares de calosidades dorsais no protórax com cerdas esparsas ao invés de espinhos e, às vezes, áreas levemente pigmentadas. Ânus constituído de uma fenda transversal terminal ou sub-terminal. Espiráculos nos segmentos TII, TIII, AI-AVIII; átrios pigmentados; globosos; peritremas não pigmentados; Sceliphriini com todos espiráculos mais ou menos do mesmo diâmetro; Sphecini e Ammophilini com espiráculos dos segmentos TII-TIII, e às vezes o do segmento AI, com diâmetro menor que os demais; abertura do átrio para o sub-átrio com espinhos ramificados; paredes dos átrios ornamentadas com reticulações poligonais ou anéis concêntricos.

Cabeça: Normalmente pouco mais escura que o restante do corpo. Sutura coronal sempre distinta. Bandas parietais bem desenvolvidas quase sempre pigmentadas. Órbitas antenais usualmente pigmentadas, circulares ou ovais; com três pequenas sencilas basicônicas. Rugosidade cefálica às vezes presente; forte em *Sceliphron* e *Chalybion*. Pontuações e espinhos em geral abundantes nas áreas genais e quase sempre presentes nas áreas clipeal, coronal e frontal. Não há padrões simétricos de distribuição de cerdas ou pontuações na cabeça. Concavidades antenais e orbitais presentes; concavidades clipeais muitas vezes distintas; concavidades geralmente com pigmentação no fundo; algumas vezes é distinta uma concavidade coronal nunca pigmentada. Sutura epistomal indistinta ou pouco distinta; clipeo algumas vezes tendendo a ser bilobado ou com as quinas um pouco expandidas. Espessamento posterior da cápsula cefálica não pigmentado; braços tentoriais anteriores, pleuróstomas e hipóstomas usualmente pigmentados.

Peças bucais: Labro fortemente bilobado; com pontuações e, a maioria das vezes, com cerdas; sencilas basicônicas transparentes e inconspícuas sempre presentes, especialmente em áreas laterais próximas às margens; margem com cones sensoriais nos Sceliphriini e com uma banda pigmentada rica em sencilas basicônicas nos Sphecini e Ammophilini. Epifaringe com espinhos nas porções laterais, marginais e mediana; os espinhos laterais estão voltados para o ápice e gradativamente mudam de direção à medida que chegam à porção marginal, onde estão voltados para a linha mediana; na porção mediana os espinhos estão sempre voltados para a base; um par de áreas sensoriais com sencilas basicônicas e, muitas vezes, com manchas pigmentadas é distinto. Mandíbulas pigmentadas, mais escuras na metade apical e nas articulações mandibular interna e externa: usualmente com quatro dentes (*Podalonia* spp. e *Prionyx fervens* possuem três dentes

mandibulares); pequenos espinhos na porção dorsal da mandíbula aparecem nos Ammophilini; área basal da porção externa com pontuações e raramente com pequenas cerdas. Maxilas geralmente com cerdas na porção lateral externa; porção lateral interna basalmente com estruturas escamiformes, cada uma com papilas agudas na margem; área próxima ao ápice frequentemente com um anel pigmentado; áreas iaciniais normalmente densamente cobertas por espinhos usualmente curvados em direção à boca; palpos maxilares pigmentados e aproximadamente cônicos, ápice arredondado com duas sencilas; gálea pigmentada; aproximadamente cônica; mais longa que os palpos maxilares; ápices arredondados e com duas sencilas. Lábio geralmente pigmentado nas porções laterais e na margem superior; porção dorsal lisa ou papilosa; hipofaringe usualmente rica em espinhos; palpos labiais aproximadamente cônicos, pigmentados, usualmente pouco mais altos do que largos, com duas sencilas sub-apicais; fiandeira formada por uma fenda transversal, protegida por uma projeção labial de largura mais ou menos uniforme, raramente pigmentada, com fileiras de papilas alongadas (digitiformes ou espiniformes) na margem.

Chave para gêneros e agrupamentos supra-genéricos de Sphecinae, baseada na morfologia de larvas de último estágio e casulos e em aspectos biológicos

Foram colocados caracteres biológicos na chave porque as larvas de Sphecinae geralmente são usualmente encontradas confinadas aos seus ninhos, onde são obtidas também informações biológicas que auxiliam muito em sua identificação.

- 1a. Protórax com dois ou três pares de calosidades; espiráculos de todos os segmentos corporais aproximadamente do mesmo diâmetro; labro com cones sensoriais na margem; casulo com uma única parede de seda ----- Sceliphriini ----- 2
- 1b. Protórax sem calosidades; espiráculos dos segmentos TII-TIII e às vezes do segmento AI menores que os restantes; labro sem cones sensoriais na margem, mas com uma banda pigmentada onde existem sencilas basicônicas; casulo com duas ou três paredes de seda ----- Sphecini + Ammophilini ----- 4
- 2a. Corpo distintamente amarelo; protórax com dois pares de calosidades; larvas em ninhos de barro ou feitos em cavidades preexistentes, provisionados com aranhas ----- *Sceliphron* (Cosmopolita) ou *Chalvion* (Cosmopolita, ausente na América do Sul)

- 2b. Corpo branco, às vezes acinzentado ou amarelado; protórax com três pares de calosidades; larvas em ninhos feitos em cavidades preexistentes em madeira ou buracos no chão, aprovisionados com baratas ----- 3
- 3a. Extremidade posterior do casulo com uma projeção mamiliforme, onde existe uma abertura pela qual as fezes são eliminadas ----- *Penepodium* (Neotropical)
- 3b. Casulo sem projeção mamiliforme ou aberturas ----- *Podium* (Neotropical, duas espécies chegam à América do Norte)
- 4a. Mandíbula sem denticulos na face dorsal; ninhos aprovisionados com insetos ortopteróides ----- Sphecini ---- 5
- 4b. Mandíbula com denticulos na face dorsal; ninhos aprovisionados com larvas de Lepidoptera ---- - Ammophilini ---- 8
- 5a. Tórax e segmento AI distintamente afilados; casulo fusiforme ----- Prionychina ---- 6
- 5b. Tórax e segmento AI semelhantes aos demais segmentos abdominais; casulo com extremidades arredondadas ----- 7
- 6a. Cabeça mais alta que larga; ninhos escavados no chão, aprovisionados com Acrididae ----- *Prionyx* (Cosmopolita)
- 6b. Cabeça mais larga que alta; ninhos em cavidades preexistentes, geralmente aprovisionados com Tettigoniidae ----- *Palmodes* (Holártica)
- 7a. Mesotórax com um par de elevações dorsais; parede do átrio com ornamentação em hexágonos; ninho construído em cavidades preexistentes, normalmente forrado com folhas ou outros materiais vegetais ----- *Isodontia* (Cosmopolita)
- 7b. Mesotórax sem elevações dorsais; parede do átrio ornamentada com anéis concêntricos; ninho escavado no chão, nunca forrado com folhas ----- *Sphex* (Cosmopolita)
- 8a. Mandíbulas com quatro dentes (o quarto pode ser reduzido ou dividido em denticulos), margem interna sem denticulos ----- *Ammophila* (Cosmopolita)
- 8b. Mandíbulas com três dentes e vários pequenos denticulos na margem interna, basais ao terceiro dente ----- *Podalonia* (Cosmopolita, ausente na América do Sul)

Tribo Sceliphринi

(Figs 2-8; 15-22; 31-38)

O monofiletismo é sustentado pelos seguintes caracteres larvais: protórax com calosidades dorsais (Tab. III: caráter 2, estado 1); cerdas da cabeça bem desenvolvidas, normalmente com mais de 10 μm de comprimento e cerca de 2 μm de largura (Tab. III: caráter 15, estado 0); margem do labro com cones sensoriais (Figs 3, 8, 18, 33; Tab. III: caráter 19, estado 1). Além destes, os

Sceliphirini podem ser distintos de outros Sphecinae por possuir o seguinte conjunto de caracteres: espiráculos de todos os segmentos corporais aproximadamente do mesmo diâmetro; átrios dos espiráculos ornamentado com polígonos grandes e irregulares; ovo de cor branca; casulo formado por uma única parede de seda.

Subtribo Chloriontina

Chlorion Latreille, 1802

Existe descrição da larva de último estágio de uma espécie de *Chlorion* na literatura: *C. aerarium* Patton, 1879 (EVANS 1964). A partir desta descrição não é possível extrair características que a diferencie claramente das larvas de *Penepodium* e *Podium*. Contudo, EVANS (1964) comenta que a larva de *C. aerarium* difere das larvas de *Podium* que ele examinou (*P. rufipes* e *P. luctuosum*) por ter calosidades protorácicas menos desenvolvidas e cerdas da cabeça mais escassas e menores. Outra característica que este autor menciona é que os espiráculos torácicos eram maiores que os abdominais. Esta característica é única entre os Sphecinae e parece ser uma apomorfia do grupo (Tab. III, caráter 8, estado 2).

Subtribo Podiina

Não foram encontradas apomorfias de larvas ou casulos que sustentem o monofiletismo Podiina. Os Podiina podem ser distintos de outros Sphecinae por possuir três pares de calosidades protorácicas. Os casulos em geral são indistintos dos de *Chlorion* e dos de Sceliphirina; entre os Podiina apenas *Penepodium* possui o casulo distintamente diferenciado.

Penepodium Menke, 1976

Existe descrição da larva de último estágio de uma espécie de *Penepodium* na literatura: *P. dubium* (Taschenberg, 1869) (BUYS 2001). Aqui a larva madura desta espécie é redescrita com base no reexame do material examinado anteriormente e em novos exemplares. Também é descrita a larva madura de *P. latro* (Kohl, 1902). As larvas destas espécies são muito similares às de *Podium* e *Chlorion*. Contudo, o casulo é prontamente distinto do de outros Sceliphirini por possuir uma projeção mamiliforme com um orifício na extremidade posterior, através do qual o mecônio é eliminado. Esta característica foi observada em *P. luteipenne* (Fabricius, 1804), *P. haematogastrum* (Spinola 1851) (WILLIAMS 1928a), *P. goryanum* (Lepeletier, 1845) (GARCIA & ADIS 1993) e *P. dubium* (BUYS 2001). Uma projeção mamiliforme na extremidade do casulo similar a observada em

Penepodium é comum em Sphecini e Ammophilini, mas a eliminação das fezes através de um orifício nesta estrutura parece ser uma característica exclusiva do gênero *Penepodium*.

Penepodium dubium (Taschenberg, 1869)

Larva madura

Corpo: Branco. Aproximadamente cilíndrico; curvo. Comprimento 18 mm; largura máxima 6 mm. Calosidades protorácicas com áreas fracamente pigmentadas. Linhas intersegmentais distintas. Anéis dorsais distintos. Lobos pleurais indistintos no tórax; cônicos e isolados no abdômen, ausentes no segmento AX. Tegumento totalmente coberto por espinhos. Diâmetro dos espiráculos: 115 μ m; depressões espiraculares ausentes.

Cabeça: Altura 1,2 mm; largura 1,4 mm. Bandas parietais pigmentadas, 188 μ m de comprimento. Órbitas antenais pigmentadas; subcirculares; 50 μ m de diâmetro. Rugosidade cefálica ausente. Concavidades antenais, frontais e clipeais pigmentadas. Áreas genais com 29/40 pontuações (diâmetro 5-6 μ m) e 3/4 cerdas (comprimento cerca de 15 μ m). Área clipeal com pontuações e cerdas. Braços tentoriais anteriores, pleuróstomas e hipóstomas pigmentados, espessamento posterior da cápsula cefálica não pigmentado.

Peças bucais: Labro com 270 μ m de altura e 580 μ m de largura; com cerca de 45 pontuações (diâmetro 5-6 μ m) e cerca de 40 cerdas (comprimento 6-10 μ m); margem com 10 cones sensoriais. Epifaringe com espinhos de 17 μ m de comprimento máximo; áreas sensoriais com manchas pigmentadas, com sete sencilas basicônicas com 5-7 μ m diâmetro. Mandíbulas com 590 μ m de comprimento; porção basal com três pontuações e uma cerda (comprimento 8 μ m e largura 1 μ m). Maxilas com anel apical pigmentado; porções lateral e ventral com cerca de quatro pontuações e 25/16 cerdas (comprimento cerca de 8-15 μ m); palpos maxilares com 53 μ m de comprimento e 35 μ m de largura; gáleas com 63 μ m de comprimento e 40 μ m de largura; áreas laciniais com espinhos. Lábio pigmentado nas porções laterais; 550 μ m de largura; porção dorsal densamente papilosa; porções marginal e ventral com cerdas, especialmente próximo ao palpo labial, comprimento máximo 15 μ m; palpos labiais com 50 μ m de comprimento e 48 μ m de largura; projeção labial com 128 μ m de largura.

Pré-pupa

Corpo dorsiventralmente achatado. Segmentos distintamente divididos em anéis na porção dorsal, sendo o posterior mais proeminente e contínuo com os lobos pleurais. Lobos pleurais pouco

proeminentes no tórax e muito proeminentes no abdômen, exceto no segmento AX, contiguamente unidos formando uma faixa contínua. Outras características como na larva madura.

Ovo

Branco. Cilíndrico, levemente curvado. 2,7 mm de comprimento e 0,5 mm de diâmetro.

Material examinado: Brasil: Rio de Janeiro: Silva Jardim: Reserva Biológica de Poço das Antas; S.C. Buys col.: uma larva madura, duas pré-pupas.

Penepodium latro (Kohl, 1902)

Larva madura

Cabeça: Altura 1 mm; largura 1,2 mm. Órbitas antenais com cerca de 50 μm de diâmetro. Área coronal sem pontuações, com cerca de 15 cerdas (9-14 μm de comprimento). Área frontal com várias pontuações e duas cerdas, cerca de 10 μm de comprimento. Área clipeal sem cerdas ou pontuações. Áreas genais com cerca de 15/15 pontuações e 4/7 cerdas (cerca de 10 μm de comprimento). Outras características como em *P. dubium*.

Peças bucais: Labro com 230 μm de comprimento e 510 μm de largura; com pontuações (diâmetro cerca de 5 μm) e cerdas (comprimento cerca de 7-10 μm); margem com cerca de 15 cones sensoriais, sendo os próximos à linha mediana fundidos lateralmente. Espinhos na epifaringe com 15 μm de comprimento máximo; área sensorial sem partes pigmentadas, com cerca de três sencilas basicônicas. Mandíbula com 550 μm de comprimento; porção basal sem pontuações ou cerdas. Maxilas com cerca de 15 cerdas (comprimento 15 μm e largura cerca de 2 μm); palpos maxilares com 50 μm de comprimento e 38 μm de largura; gáleas com 68 μm de comprimento e 50 μm de largura. Lábio com áreas laterais pigmentadas, 500 μm de largura; porção ventral papilosa; palpo labial com 40 μm de comprimento e 38 μm de largura. Outras características como em *P. dubium*.

Material examinado: Brasil: Rio de Janeiro: Angra dos Reis: Ilha Grande: Vila do Abraão: S.C. Buys col.: uma larva de último estágio, não totalmente desenvolvida.

Comentários

A larva de último estágio de *P. latro* é peculiar por possuir os cones sensoriais da margem do labro grandemente fundidos na região mediana. Esta característica não foi observada em *P. dubium* nem em outras espécies de Sceliphriini.

Podium Fabricius, 1804

Larvas maduras de duas espécies de *Podium* são conhecidas: *P. rufipes* Fabricius, 1804 (EVANS & LIN 1956a) e *P. luctuosum* Smith, 1856 (EVANS 1964a). Aqui são descritas larvas de outras três espécies: *P. denticulatum* Smith, 1856; *P. fumigatum*, (Perty 1833) e *P. aureosericeum* Kohl, 1902. As larvas de último estágio de *Podium* são muito semelhantes às de *Chlorion* e *Penepodium*. Os casulos de *Podium* são disintos dos de *Penepodium* por não possuir projeção mamiliforme pela qual o mecônio é expelido.

Podium denticulatum Smith, 1856

Larva madura

Corpo: Branco. Aproximadamente cilíndrico; curvo. Comprimento 16 mm; largura máxima 3 mm. Calosidades protorácicas com áreas fracamente pigmentadas. Linhas intersegmentais pouco distintas. Anéis dorsais distintos. Lobos pleurais indistintos no tórax; pouco distintos no abdômen; ausentes no segmento AX. Tegumento totalmente coberto por espinhos (comprimento 5-15 μm); cerdas raras e isoladas por todo o corpo (comprimento 13-16 μm). Diâmetro dos espiráculos 113 μm ; depressões espiraculares ausentes.

Cabeça: Altura 1,1 mm; largura 1,1 mm. Bandas parietais pigmentadas, 250 μm de comprimento. Órbitas antenais pigmentadas; ovais; 70 μm de altura e 55 μm de largura. Rugosidade cefálica ausente. Concavidades antenais, frontais e clipeais pigmentadas. Área coronal com 11 pontuações (diâmetro cerca de 5 μm) e seis cerdas (comprimento 13-15 μm). Área frontal com seis pontuações (diâmetro cerca de 5 μm) e uma cerda (comprimento 13 μm). Áreas genais com cerca de 25 pontuações (diâmetro 5-6 μm) e cinco cerdas (comprimento máximo 25 μm). Área clipeal com cerca de 22 pontuações (diâmetro 5-7 μm) e 15 cerdas (comprimento 8-20 μm). Braços

tentoriais anteriores, hipóstomas e pleuróstomas pigmentados, espessamento posterior da cápsula cefálica não pigmentado.

Peças bucais: Labro com 200 μm de altura e 440 μm de largura; com cerca de 50 pontuações (diâmetro 6-8 μm) e 29 cerdas (comprimento 10-25 μm); margem com 20 cones sensoriais, largura cerca de 18 μm , maiores em direção a porção mediana, comprimento máximo 12 μm . Epifaringe com espinhos de 13 μm de comprimento máximo, espinhos na porção mediana mais finos e curtos, 10 μm de comprimento máximo; áreas sensoriais muito levemente pigmentadas, com seis sencilas basicônicas com cerca de 5 μm de diâmetro. Mandíbulas com 450 μm de comprimento; porção basal com duas pontuações e 1/2 cerdas (comprimento 18 μm). Maxilas com anel pigmentado apical; porção lateral e ventral com cerca de 10 cerdas (comprimento máximo 23 μm); palpos maxilares com 55 μm de comprimento e 30 μm de largura; gáleas com 83 μm de comprimento e 53 μm de largura; áreas laciniais com espinhos de 15 μm de comprimento máximo. Lábio pigmentado na margem superior; porção dorsal fortemente papilosa; margem com cerdas com 20 μm de comprimento máximo; palpos labiais pigmentados com 53 μm de comprimento e 33 μm de largura; projeção labial com franja de espinhos.

M.E.V.: A superfície externa dos peritremas espiraculares é ornamentada com projeções (Fig. 15). Os espinhos da abertura entre o átrio e o sub-átrio são distintamente achatados com denticulos marginais (Fig. 16). Existem projeções arredondadas na porção ventral do lábio, adjacente à fiandeira (Fig. 21).

Variação morfológica: As linhas intersegmentais variam de pouco a claramente distintas. A margem basal do terceiro dente era fracamente serrada em um exemplar e lisa em dois outros exemplares.

Pré-pupa

Corpo mais compactado do que o da larva madura. Lobos pleurais cônicos, desenvolvidos no abdômen, indistintos no tórax. Linhas intrsegmentais claramente definidas. Outras características como na larva madura.

Quarto estágio

Corpo: Comprimento 6,5 mm; largura máxima cerca de 1,3 mm. Calosidades protorácicas ausentes. Tegumento sem espinhos ou cerdas. Espiráculos com 65 μm de diâmetro. Um sulco anal é distinto. Outras características como na larva madura.

Cabeça: Altura cerca de 1 mm; largura 1 mm. Sutura coronal pouco distinta. Bandas parietais com 188 μm de comprimento. Órbitas antenais com 40 μm de altura e 50 μm de largura. Concavidades antenais, frontais e clipeais não pigmentadas. Pontuações e cerdas ausentes. Braços tentoriais anteriores e hipóstomas fracamente pigmentados, pleuróstomas não pigmentado; espessamento posterior da cápsula cefálica pigmentado. Outras características como na larva madura.

Peças bucais: Labro com cerca de 150 μm de altura; com poucas pontuações. Espinhos epifaringeais com 10 μm de comprimento máximo, ausentes na porção mediana; áreas sensoriais indistintas; margem pouco pigmentada; com cerca de 10 cones sensoriais, pigmentados com 5 μm de comprimento e 15 μm de largura. Mandíbulas fracamente pigmentadas com 400 μm de comprimento; com três dentes apicais e cerca de 15 denticulos basais ao terceiro dente; pontuações e cerdas ausentes. Maxilas com cerdas muito raras; comprimento cerca de 5 μm ; palpos maxilares levemente pigmentados, 50 μm de comprimento e 35 μm de largura; gáleas levemente pigmentadas; 88 μm de comprimento, 53 μm de largura; pontuações e cerdas ausentes. Porção frontal do lábio sem papilas, com espinhos de 3-5 μm de comprimento; palpos labiais não pigmentados, 40 μm de comprimento e 13 μm de largura. Fiandeiras indistintas; projeção labial ausente. Outras características como na larva madura.

Terceiro estágio

Corpo: Comprimento 5 mm; largura máxima 1 mm. Espiráculos com cerca de 45 μm de diâmetro. Sulco anal indistinto. Outras características como na larva de quarto estágio.

Cabeça: Altura 750 μm ; largura 750 μm . Sutura coronal e bandas parietais indistintas. Órbitas antenais não pigmentadas, muito fracamente distintas. Outras características como na larva de quarto estágio.

Peças bucais: Labro aproximadamente quadrangular; largura 320 μm , altura 150 μm ; poucas pontuações fracamente distintas; porções lateral e marginal com sencilas basicônicas pouco distintas, não pigmentadas, com cerca de 2 μm de diâmetro. Espinhos da epifaringe esparsos, 5 μm de comprimento máximo, presentes nas porções lateral e marginal; área sensorial pouco distinta, sencilas basicônicas presentes. Mandíbulas com cerca de 310 μm de comprimento; três dentes apicais, cada um dividido em vários pequenos denticulos; vários denticulos adicionais na margem externa da porção apical; muito fracamente pigmentadas, os denticulos são pouco mais escuros. Maxilas sem estruturas escamiformes internamente na base, com espinhos com 2-3 μm de comprimento; palpos maxilares com 38 μm de comprimento e 30 μm de largura; gáleas com 58 μm

de comprimento e 40 μm de largura; espinhos na área lacinial com 5 μm de comprimento máximo. Porção frontal do lábio com uma área central proeminente com espinhos com 3-5 μm de comprimento; palpos labiais com 14 μm de comprimento e 30 μm de largura. Outras características como na larva de quarto estágio.

Segundo estágio

Corpo: Comprimento 4 mm, largura 1 mm. Espiráculos mais ou menos cônicos em vista lateral; com cerca de 35 μm de diâmetro; abertura para o sub-átrio não armada com espinhos; parede do átrio ornamentada com pequenos grãos. Outras características como na larva de terceiro estágio.

Cabeça: Altura cerca de 650 μm ; largura 650 μm . Outras características como na larva de terceiro estágio.

Peças bucais: Labro semi-circular; cerca de 280 μm de largura; sem pontuações. Epifaringe com espinhos apenas nas porções laterais, com 5 μm de comprimento máximo; áreas sensoriais indistinta, sensilas basicônicas presentes. Mandíbulas com cerca de 230 μm de comprimento. Espinhos na maxila muitos esparsos, com cerca de 2 μm de comprimento; palpos maxilares com cerca de 15 μm de comprimento e 20 μm de largura; gálea com cerca de 18 μm de comprimento, 23 μm de largura; espinhos nas áreas laciniais muito esparsos, com 2-3 μm de comprimento, contínuos com aqueles do porção frontal. Lábio com 280 μm de largura; espinhos da área central do lábio com cerca de 1-2,5 μm de comprimento mais esparsos do que no estágio anterior; palpos labiais grandemente reduzidos. Outras características como na larva de terceiro estágio.

Primeiro estágio

Corpo: Comprimento cerca de 2 mm; largura cerca de 0,5 mm. Linhas intersegmentais distintas. Lobos pleurais desenvolvidos, proeminentes, unidos lateralmente. Espiráculos com 25 μm de diâmetro. Outras características como na larva de segundo estágio.

Cabeça: Altura 135 μm ; largura cerca de 128 μm . Outras características como na larva de segundo estágio.

Peças bucais: Labro pouco bilobado; 250 μm de largura e 95 μm de altura. Epifaringe com espinhos nas porções lateral e marginal, com 2 μm de comprimento máximo; porção mediana com pequenos grânulos; áreas sensoriais mais ou menos distinta, com quatro sencilas basicônicas com cerca de 1,5 μm de diâmetro. Mandíbulas com 188 μm de comprimento, com três dentes apicais fortemente divididos em pequenos denticulos. Espinhos na base da maxila aparentemente ausentes;

área lacinial com um lobo proeminente, espinhos com 3 μm de comprimento máximo; gáleas com 20 μm de comprimento e 25 μm de largura; palpos maxilares com 15 μm de comprimento e 17 μm de largura. Lábio reduzido; com espinhos com cerca de 1-2 μm de comprimento; palpos labiais não detectados. Outras características como na larva de segundo estágio.

Ovo

Branco. Aproximadamente cilíndrico; extremidades arredondadas; muito levemente curvado. Comprimento 2,7 mm; largura na linha mediana 7 mm.

Casulo

Parede com uma camada única de seda, coberta com líquido marrom expelido pela larva. Marrom escura, superfície externa opaca, superfície interna brilhante. Textura como a de um papel fino e quebradiço. Claviforme, extremidade anterior arredondada, extremidade posterior afilada. Mecônio cilíndrico, mais fino distalmente; isolado da porção central por uma parede de seda.

Material examinado: Brasil: São Paulo: Ribeirão Preto: Campus da Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto/Universidade de São Paulo (21°05', 21° 15' S e 47° 50', 47° 55' W); Garófalo, C. col. (coletado com ninho-armadilha): três larvas maduras, duas pré-pupas, duas larvas de quarto estágio, uma larva de terceiro estágio, uma larva de segundo estágio, uma larva de primeiro estágio e quatro casulos.

Podium fumigatum (Perty, 1833)

Pré-pupa

Corpo: Comprimento 13 mm; largura máxima 3 mm. Espinhos no tegumento com cerca de 12 μm de comprimento; cerdas com cerca de 15-25 μm de comprimento; cerdas das calosidades protorácicas com 17-20 μm de comprimento. Lobos pleurais pouco desenvolvidos nos segmentos TII e TIII, ausentes no segmento TI. Diâmetro dos espiráculos: cerca de 120 μm . Outras características como na larva madura de *P. denticulatum*.

Cabeça: Altura 1,2 mm; largura com cerca de 1,2 mm. Rugosidade cefálica pouco distinta. Bandas parietais com cerca de 130 μm de comprimento. Órbitas antenais circulares, com 50 μm de diâmetro. Concavidades antenais, frontais e clipeais não pigmentadas. Área coronal com oito pontuações (5 μm de diâmetro) e 10 cerdas (13-18 μm de comprimento). Área frontal com quatro pontuações (cerca de 6 μm de diâmetro) e oito cerdas (12-15 μm de comprimento). Áreas genais

com 23/25 pontuações (5 μm de diâmetro) e 6/8 cerdas (12-23 μm de comprimento). Área clipeal com 18 pontuações (5-7 μm de diâmetro) e 12 cerdas (12-23 μm de comprimento). Outras características como na larva madura de *P. denticulatum*.

Peças bucais: Labro com 520 μm de largura e 210 μm de altura; com 31 pontuações (diâmetro cerca de 5-7 μm) e 27 cerdas (comprimento 12-23 μm); margem com 18 cones sensoriais, com cerca de 20 μm de largura. Espinhos da epifaringe com 18 μm de comprimento máximo; áreas sensoriais, levemente pigmentadas, com sete sencilas basicônicas. Mandíbulas com 560 μm de comprimento; com pequenas lamelas entre o segundo e o terceiro dentes e entre o terceiro e o quarto dentes; porção basal com nove pontuações (5 μm de diâmetro) e uma cerda (comprimento cerca de 20 μm). Espinhos na maxila com 5 μm de comprimento máximo; porções laterais e ventral com cerca de 12 cerdas (12-20 μm de comprimento); palpos maxilares com 65 μm de comprimento e 68 μm de largura; gálea com 90 μm de comprimento e 50 μm de largura; espinhos nas áreas laciniais com 15 μm de comprimento máximo. Lábio com 530 μm de largura; porção marginal com cerdas (comprimento máximo 12-28 μm); palpos labiais com 60 μm de comprimento e 30 μm de largura. Outras características como na larva madura de *P. denticulatum*.

Casulo

Extremidade posterior arredonda. Mecônio aproximadamente cilíndrico. Outras características como no de *P. denticulatum*.

Material examinado: Brasil: Acre: Senador Guiomard, Reserva Catuaba (área pertencente à Universidade Federal do Acre) (10° 04' S e 67° 36' W); E. F. Morato col. (coletado com ninhos armadilha): duas larvas maduras, duas pré-pupas e dois casulos.

Podium aureosericeum Kohl, 1902

Larva madura

Corpo: Comprimento 16 mm; largura máxima 4 mm. Espinhos no tegumento com 5-13 μm de comprimento; cerdas com cerca de 15 μm de comprimento; cerdas das calosidades protorácicas com 13-28 μm de comprimento. Lobos pleurais desenvolvidos nos segmentos TII e TIII, ausentes nos segmentos TI. Diâmetro dos espiráculos: cerca de 120-130 μm . Outras características como em *P. denticulatum*.

Cabeça: Altura 1,3 mm; largura 1,3 mm. Rugosidade cefálica distinta. Bandas parietais com 70 μm de comprimento. Órbitas antenais circulares, com 63 μm de diâmetro. Concavidades

antenas, frontais e clipeais pigmentadas, concavidades clipeais muito rasa. Área coronal com 10 pontuações (5-7 μm de diâmetro) e seis cerdas (comprimento 10-20 μm). Área frontal com sete pontuações (diâmetro 4 -5 μm) e seis cerdas (comprimento 13-15 μm). Áreas genais com cerca de 35 pontuações (diâmetro cerca de 5 μm) e 5/7 cerdas (comprimento 13-18 μm). Área clipeal com 16 pontuações e cerca de 15 cerdas (comprimento 9-19 μm). Outras características como em *P. denticulatum*.

Peças bucais: Labro com 320 μm de altura e 540 μm de largura; com 39 pontuações (diâmetro 5 μm) e 30 cerdas (comprimento 11-18 μm); margem com 15 cones sensoriais, com cerca de 20 μm de largura, mais compridas em direção a porção mediana atingindo 23 μm de comprimento. Áreas sensoriais com pequenas manchas levemente pigmentadas, com cinco sencilas basicônicas com cerca de 5-7 μm de diâmetro. Mandíbulas com 280 μm de comprimento; com pequenas lamelas entre o segundo e o terceiro e o terceiro e quarto dentes; porção basal com cinco pontuações (diâmetro 7 μm) e uma cerda (comprimento 18 μm). Espinhos da maxila com 8 μm de comprimento máxima; cerdas nas porções lateral e ventral com 11-21 μm de comprimento; palpos maxilares com 65 μm de comprimento e 30 μm de largura; gálea com 83 μm de comprimento e 30 μm de largura; espinhos na áreas lacinais com 18 μm de comprimento máximo. Lábio com 470 μm de largura, pigmentado em área laterais; cerdas na porção marginal (comprimento máximo 25 μm); palpos labiais com 63 μm de comprimento, 43 μm de largura; projeção labial com 440 μm de largura. Outras características como em *P. denticulatum*.

Pré-pupa

Corpo com 12 mm de comprimento; 3,7 mm de largura máxima. Outras características como em *P. denticulatum*.

Material examinado: Brasil: Acre: Senador Guiomard, Reserva Catuaba (área pertencente à Universidade Federal do Acre) (10° 04' S e 67° 36' W); E. F. Morato col. (coletado com ninhos armadilhas): uma larva madura, uma pré-pupa.

Comentários

A larva de último estágio de *P. denticulatum* é distinta das de outras espécies de *Podium* por não possuir rugosidade cefálica distinta. A margem serrada no terceiro dente mandibular, que ocorre em alguns exemplares de *P. denticulatum*, não foi observada em outras espécies. Além disso, o casulo desta espécie é afilado na extremidade posterior. A extremidade posterior arredondada do

casulo de *P. fumigatum* é similar ao de *P. fulvipes* (GENARO 1994) e ao de espécies de *Trigonopsis* (VARDY 1978) e *Sceliphron* (RAU 1915a, GRANDI 1961, GEPP & BREGANT 1986). A larva de último estágio de *P. fumigatum* e *P. aureosericeum* são únicas em possuir pequenas lamelas entre dentes mandibulares. As larvas de *P. luctuosum* e *P. rufipes* apresentam rugosidade cefálica, mas são distintas de outras espécies por possuir bandas parietais não pigmentadas (EVANS & LIN 1956a, EVANS 1964a).

Trigonopsis Perty, 1833

Não existe descrição de larvas de nenhuma espécie de *Trigonopsis* na literatura, mas há comentários sobre o ovo e o casulo. EBERHARD (1974) comenta que o ovo de *T. cameronii* Kohl é cilíndrico, curvo, com cerca de 2,5 mm de comprimento e 0,6 mm de diâmetro; ARLÉ (1933) diz que o ovo de *T. rufiventris* é branco. Portanto, semelhante em forma e cor aos de outros Sceliphriini. Os casulos de *T. cyclocephalus* Smith, 1873 e *T. violacens* (Dalla Torre, 1851) ilustrados por VARDY (1978) são aparentemente similares aos de *Chlorion*, *Podium* e *Sceliphron*.

Subtribo Sceliphrina

O monofiletismo de Sceliphrina é sustentado pelos seguintes caracteres: protórax com dois pares de calosidades (Tab. III: caráter 3, estado 0); tegumento das calosidades protorácicas não pigmentado (Tab. III: caráter 4, estado 0); rugosidade cefálica bem desenvolvida (Fig. 6; Tab. III: caráter 13, estado 1). Estes caracteres distinguem as larvas de último estágio dos Sceliphrina de outros Sphecinae. Os casulos são em geral indistintos dos de *Chlorion* e Podiina, exceto *Penepodium*.

Sceliphron Klug, 1801

Existem descrições da larva de último estágio de cinco espécies de *Sceliphron* (*Sceliphron*) na literatura: *S. assimile* (Dahlbom, 1843) (EVANS & LIN 1956a), *S. caementarium* (Drury, 1773) (EVANS & LIN 1956a), *S. destillatorium* (Illiger, 1807) (ASÍS *et al.* 1989a), *S. madraspatamum* (Fabricius, 1781) (IIDA 1969a) e *S. spirifex* (Linnaeus, 1758) (GRANDI 1961). Aqui são descritas larvas de outras duas espécies: *S. fistularium* (Dahlbom, 1843) e *S. asiaticum* (Linnaeus, 1758). Não são conhecidos imaturos de espécies do subgênero *Prosceliphron*.

EVANS & LIN (1956a) comentam que as larvas maduras de *Sceliphron* que eles examinaram possuem rugosidade cefálica menos desenvolvida do que em *Chalybion*. WHITE (1962) descreve

ovos de *S. spirifex* Linnaeus como brancos e cilíndricos, levemente curvos e arredondados nas extremidades; muito uniformes no tamanho, com 3,2 mm de comprimento e 0,7 mm de diâmetro, semelhante aos de *Penepodium*, *Podium* e *Trigonopsis*.

Sceliphron fistularium (Dahlbom, 1843)

Pré-pupa

Corpo: Amarelo. Dorsiventralmente achatado; curvo. Comprimento 16 mm. Calosidades protorácicas não pigmentadas. Linhas intersegmentais distintas. Anéis dorsais desenvolvidos no tórax; pouco distintos no abdômen. Lobos pleurais indistintos no tórax, arredondados e isolados no abdômen, contínuos com os lobos pleurais. Tegumento parcialmente coberto com pequenos espinhos; cerdas das calosidades protorácicas com 38 μm de comprimento máximo. Diâmetro dos espiráculos: cerca de 160 μm ; depressões espiraculares ausentes.

Cabeça Altura 2,6 mm; largura 2,8 mm. Bandas parietais pigmentadas; com 600 μm de comprimento e cerca de 8 μm de largura máxima. Órbitas antenais pigmentadas; ovais; com 105 μm de altura e 115 μm de largura. Rugosidade cefálica forte. Concavidades frontais e antenais não pigmentadas, concavidades clipeais mais rasas e pigmentadas. Área coronal com 10 pontuações (diâmetro 7-8 μm) e cerca de cinco cerdas (comprimento 15-20 μm). Área frontal com oito pontuações (diâmetro cerca de 7 μm) e 13 cerdas (comprimento 12-17 μm). Áreas genais com 25/36 pontuações (diâmetro cerca de 6 μm) e 7/6 cerdas (comprimento 9-20 μm). Sutura epistomal fracamente distinta, clipeo com 14 pontuações e 25 cerdas (comprimento 13-63 μm); porção basal fortemente papilosa. Braços tentoriais anteriores, pleuróstomas e hipóstomas fracamente pigmentados.

Peças bucais: Labro com 370 μm de altura e 540 μm de largura; com cerca de 50 pontuações (diâmetro 7 μm) e 30 cerdas (comprimento 7-28 μm , diâmetro cerca de 2 μm); margem com oito cones sensoriais, com 12 μm de comprimento e cerca de 13 μm de largura. Epifaringe com espinhos nas porções laterais e marginais com 10 μm de comprimento máximo (a maioria menor que 7 μm de comprimento), esparsos, não sobrepostos; áreas sensoriais com duas sencilas basicônicas com pigmentação ao redor. Mandíbulas com 660 μm de comprimento; porção basal com 10 pontuações (diâmetro 6-7 μm). Maxilas com anel pigmentado apical; porções lateral e ventral com cerca de 15 cerdas (10-30 μm de comprimento e cerca de 2 μm de largura); espinhos pequenos na porção dorsal; palpos maxilares com 103 μm de comprimento e 85 μm de largura; gáleas com 125 μm de comprimento e 80 μm de largura; áreas laciniais com espinhos com 2-7 μm de comprimento. Lábio pigmentado na margem superior e nas porções laterais com de 540 μm de

largura; porção dorsal e marginal papilosa; porção inferior com cerdas (comprimento máximo 14 μm); palpos labiais com 70 μm de comprimento e 70 μm de largura; projeção labial de 1,2 mm de largura.

M.E.V.: Órbitas antenais levemente proeminentes (Fig. 31). Área clipeal lisa. Áreas rugosas na porção apical das maxilas (Fig. 32); nas porções dorsal e ventral do lábio adjacente à fiandeira (Fig. 36). Palpo labial com uma depressão sub-apical onde existem duas sencilas bem desenvolvidas (Fig. 37). Papilas da fiandeira espiniformes (Fig. 38).

Casulo

Parede com uma única camada de seda coberta com uma substância marrom expelida pela larva; sem fios de seda ao redor. Mais ou menos cilíndrico; extremidade anterior arredondada, extremidade posterior truncada. Marrom escuro, superfície externa opaca, superfície interna distintamente brilhante. Textura como a de um papel fino e quebradiço. Mecônio depositado na extremidade posterior, isolado da porção central por uma parede única de seda.

Material examinado: Brasil: Rio de Janeiro: Angra dos Reis: Ilha Grande: Vila do Abraão; S.C. Buys & R.C. Buys col.: quatro pré-pupas e vários casulos coletados. Rio de Janeiro: Rio de Janeiro: Floresta da Tijuca; S.C. Buys & C.A. Silva: vários casulos.

Sceliphron asiaticum (Linnaeus, 1758)

Larva madura

Corpo: Comprimento 10,5 mm; largura 4 mm. Segmento AX com duas proeminências no lobo pré-anal. Lobos pleurais arredondados, proeminentes, encostados lateralmente, mas não formando uma faixa contínua. Diâmetro dos espiráculos: 125 μm . Outras características como em *S. fistularium*.

Cabeça: Altura 1,9 mm; largura 1,8 mm. Bandas parietais com cerca de 500 μm de comprimento. Órbitas antenais com 93 μm de comprimento e 118 μm de largura. Concavidade coronal distinta. Área coronal com pontuações (diâmetro cerca de 8 μm); cerdas ausentes. Área frontal com cerca de 35 pontuações (diâmetro 5-8 μm); cerdas ausentes. Áreas genais com 52/30 pontuações (diâmetro cerca de 5-8 μm) e 3/4 cerdas (comprimento 15-27 μm e cerca de 2 μm de diâmetro). Área clipeal com 21 pontuações (diâmetro 7-9 μm) e duas cerdas (comprimento 18-23 μm e diâmetro cerca de 2 μm). Outras características como em *S. fistularium*.

Peças bucais: Labro com 265 μm de altura e 550 μm de largura; com cerca 45 pontuações, (diâmetro máximo 8 μm) e cerca de 15 cerdas (comprimento máximo 25 μm e espessura cerca de 2,5 μm); 15 sencilas com cerca de 5 μm de diâmetro; margem com oito cones sensoriais, 13 μm de comprimento e 18 μm de largura. Espinhos da epifaringe com 12 μm de comprimento máximo, a maioria deles menor que 5 μm de comprimento, porções laterais e marginais com espinhos esparsos, porção mediana mais densamente espinhosa; áreas sensoriais com duas sencilas basicônicas com pigmentação ao redor, e cerca de 18 sencilas basicônicas um pouco maiores basalmente, com anel pigmentado em torno de alguns deles; margem superior pigmentada. Mandíbulas com 640 μm de comprimento máximo; porção basal com quatro pontuações (diâmetro cerca de 7 μm). Maxilas com cerdas de 25 μm de comprimento máximo e cerca de 2 μm de diâmetro; cristas denteadas e espinhos internamente na base com 3-7 μm de comprimento; palpos maxilares com 93 μm de comprimento e 60 μm de largura; gáleas com 103 μm de comprimento e 78 μm de largura; áreas laciniais com espinhos muito pequenos. Lábio com 10 cerdas na porção inferior (comprimento 15-22 μm e diâmetro cerca de 2,5 μm); pigmentação na porção látero-basal e na margem superior; porção dorsal levemente papilosa; palpos labiais com 50 μm de comprimento e 45 μm de largura. Outras características como em *S. fistularium*.

Pré-pupa

Corpo com 12 mm de comprimento e 6 mm de largura; mais compactado que na larva madura. Proeminências do segmento AX reduzidas. Outras características como na larva madura.

Casulo

Idêntico ao de *S. fistularium*.

Material examinado: Brasil: Maranhão: Alcântara; 27/II/2001; S.C. Buys & C.A. Silva col.: uma larva madura, uma pré-pupa e um casulo. Rio de Janeiro: Rio de Janeiro: Serra do Mendanha; RJ, I/2000; S.C. Buys col.: vários casulos.

Comentários

Os casulos de *Sceliphron fistularium* e *S. asiaticum* são aparentemente indistintos dos de outras espécies ilustradas na literatura (*S. caementarium*: RAU, 1915; *S. spirifex*: GRANDI 1961; *S. (Prosceliphron) curvatum* (Smith, 1870): GEPP & BREGANT, 1986).

Chalybion Dahlbom, 1843

Existe descrição da larva de último estágio de uma espécie de *Chalybion* na literatura: *C. californicum* (Saussure, 1867) (EVANS & LIN 1956a). EVANS & LIN (*opus cit.*) comentam que a larva desta espécie é semelhante em detalhes às de *Sceliphron*, mas apresentam rugosidade cefálica mais forte. RAU (1915a) observou que os casulos de *Chalybion californicum* e *Sceliphron caementarium* eram semelhantes, mas os da primeira espécie podiam ser distintos por possuir uma camada adicional de seda ao redor. EVANS & LIN (1956a) usaram esta característica para reconhecer larvas de *C. californicum* coletadas de dentro de ninhos abandonados de *Sceliphron*.

Tribo Stangeelini

Stangeela Menke, 1976

Uma das poucas diferenças entre as filogenias sugeridas por OHL (1996a) e BOHART & MENKE (1976) é a posição do gênero monotípico *Stangeela*. BOHART & MENKE (1976), embora reconhecessem que a morfologia dos adultos deste gênero era semelhante em várias características a dos Sphecini, o colocaram na tribo Sceliphriini, devido à presença de plântula e de garra tarsal única. Na análise cladística de OHL (1996a), *Stangeela* aparece como grupo irmão dos Sphecini + Ammophilini. Pouco pode ser dito sobre a larva desta espécie baseado na descrição de JANVIER (1926, 1928), contudo, seu casulo é semelhante aos de Sphecini + Ammophilini em possuir mais de uma parede de seda (Tab. III: caráter 32, estado 2), o que corrobora a hipótese de proximidade deste gênero com a linhagem dos Sphecini + Ammophilini.

Sphecini + Ammophilini

O monofiletismo deste agrupamento é sustentado pelos seguintes caracteres: espiráculos torácicos, e às vezes o primeiro abdominal, menores que os demais (Tab. III: caráter 8, estado 1); cerdas ausentes no labro (Tab. III: caráter 17, estado 0); epifaringe com uma banda pigmentada na margem inferior portando sencilas (Figs 13, 39; Tab. III: caráter 20, estado 1); ovo de cor amarela (Tab. III: caráter 31, estado 1); casulo com duas ou três paredes de seda (Figs 43-45; Tab. III: caráter 32, estado 2); projeção mamiliforme na extremidade anterior do casulo (Tab. III, caráter 34, estado 1).

Tribo Sphecini

(Figs 9-12; 23-30; 43-44)

Não foram encontrados caracteres nas larvas de último estágio ou casulos que sustentem o monofiletismo dos Sphecini. As larvas dos Sphecini podem ser distintas das de Ammophilini pela ausência de espinhos na porção dorsal da mandíbula. Nos casulos, se existe uma camada de fios ao redor da parede interna, ela é marrom e tem textura semelhante à do feltro, enquanto nos Ammophilini esta camada é formada por fios brancos.

Subtribo Sphecina

Não foram encontradas apomorfias de imaturos ou casulos que sustentem o monofiletismo de Sphecina. Este grupo pode ser distinto dos Prionychina por possuir: o segmento AI semelhante aos outros segmentos abdominais; ovo sem curvatura pronunciada; parede interna do casulo claviforme; parede externa do casulo de formato semelhante ao da célula do ninho onde o casulo é construído.

Sphex Linnaeus, 1758

Existem descrições de larvas de último estágio de sete espécies de *Sphex* (*Sphex*) na literatura: *S. ichneumoneous* (Linnaeus, 1758); *S. pensylvanicus* Linnaeus, 1763; *S. umbrosus* Christ, 1791 (? = *S. argentatus* Fabricius, 1787) (EVANS & LIN 1956a), *S. diabolicus flammित्रichus* Strand, 1913; *S. inusitatus fukuiensis* Tsuneki, 1937 (IDA 1967); *S. tepanecus* Saussure, 1867 (EVANS 1964) e *S. rufocinctus* Brullé (ASIS *et al.* 1990b). Aqui são descritas larvas de *S. opacus* Dahlbom, 1845 e *S. dorsalis* Lepeletier, 1845. Imaturos do subgênero *Fernaldina* não são conhecidos.

As larvas maduras de *Sphex* diferem das de outros Sphecini por ter átrios espiraculares ornamentados com anéis concêntricos.

Sphex opacus Dahlbom, 1845

Pré-pupa

Corpo: Branco acizentado. Dorsiventralmente achatado; curvo. Comprimento 19,5 mm; largura máxima 8,5 mm no segmento AVI; em vista lateral o segmento AIII é mais expandido,

atingindo 5 mm de altura, os segmentos anteriores são gradativamente menores, tendo o segmento AI 4 mm de largura. Anéis dorsais distintos, o posterior proeminente, não contínuo com os lobos pleurais. Linhas intersegmentais fortemente distintas. Lobos pleurais pouco distintos no tórax; proeminentes, unidos lateralmente formando uma distinta faixa contínua no abdômen. Diâmetro dos espiráculos: nos segmentos TII-TIII = 103 μm ; nos segmentos AI-AX = 163 μm ; depressões espiraculares nos segmentos abdominais.

Cabeça: Altura 1,4 mm; largura 1,3 mm. Bandas parietais pigmentadas; 400 μm de comprimento e cerca de 15 μm de espessura. Órbitas antenais pigmentadas; subcirculares; 48 μm de diâmetro. Rugosidade cefálica ausente. Concavidades antenais e frontais pigmentadas; concavidades clipeais mais rasas que as outras, sem pigmentação. Área coronal e frontal sem pontuações ou cerdas. Sutura epistomal indistinta, área clipeal com cerca de 15 pontuações, cerdas ausentes. Braços tentoriais anteriores, pleuróstomas e hipóstomas pigmentados.

Peças bucais: Labro com 280 μm de altura e 750 μm de largura; margens inferior e superior pigmentadas; com cerca de 60 pontuações (diâmetro máximo 8 μm) e de 20 sencilas basicônicas (diâmetro 4-6 μm); cerdas ausentes. Epifaringe com espinhos nas porções marginal, laterais e mediana, menores e mais escassos em direção a base, 13 μm de comprimento máximo e 6 μm de largura máxima; áreas sensoriais com manchas pigmentadas, com 4/6 sencilas basicônicas; banda marginal pigmentada com cerca de sete sencilas basicônicas. Mandíbulas com 750 μm de comprimento; porção basal com seis pontuações (diâmetro cerca de 8 μm); cerdas ausentes. Maxilas sem áreas pigmentadas; com poucas cerdas laterais (comprimento máximo cerca de 10 μm); palpos maxilares com 70 μm de comprimento e 55 μm de largura; gáleas com 90 μm de comprimento e 65 μm de largura; áreas laciniais com espinhos não curvados com 10 μm de comprimento máximo e cerca de 2 μm de largura. Lábio pigmentado na margem superior e em porções laterais; porções dorsal e marginal fracamente rugosas; palpos labiais com 75 μm de comprimento e 43 μm de largura; projeção labial fortemente pigmentada; com 580 μm de largura; margem com franja de espinhos.

M.E.V.: Superfície externa do peritrema sem ornamentações. Espinhos da abertura do átrio para o sub-átrio cilíndricos com pequenos denticulos.

Casulo

Parede com três camadas. Camada interna feita de seda e líquido marrom expelido pela larva; claviforme; quebradiça; marrom escura, face interna brilhante, face externa opaca, com fios de seda em torno. Camada central feita exclusivamente de seda; textura semelhante à do feltro;

marrom claro; firmemente aderida à parede interna; esta parede é dupla, podendo ser distintas uma camada interna mais fina e outra externa mais espessa. Camada externa feita de seda e líquido marrom expelido pela larva; mais larga e sem pontos de aderência com as camadas mais internas; coloração marrom claro ou branca; textura maleável. Mecônio depositado na extremidade mais fina. O casulo fica ancorado ao substrato pela extremidade posterior por fios de seda.

Material examinado: Brasil: Rio de Janeiro: Maricá: Restinga de Barra de Maricá; S.C. Buys & C.A. Silva col.: uma pré-pupa e dois casulos.

Sphex dorsalis Lepeletier, 1845

Larva madura

Corpo: Comprimento cerca de 13 mm; largura máxima 4,5 mm no segmento AVI. Depressões espiraculares ausentes. Outras características como em *S. opacus*.

Cabeça: Altura 770 μm ; largura 650 μm . Bandas parietais com cerca de 490 μm de comprimento e 25 μm de largura máxima. Órbitas antenais não pigmentadas; subcirculares; 55 μm de diâmetro. Concavidades frontais desenvolvidas; concavidades antenais reduzidas, não pigmentadas; concavidades clipeais indistintas. Áreas genais com 25/27 pontuações; sem cerdas. Área frontal com cerca de 10 pontuações; sem cerdas. Área clipeal com cerca de 30 pontuações e nove cerdas (comprimento 6-8 μm). Braços tentoriais anteriores não pigmentado, pleuróstomas e hipóstomas fracamente pigmentados. Outras características como em *S. opacus*.

Peças bucais: Labro com 220 μm de altura e 560 μm de largura; com cerca de 50 pontuações; cerdas ausentes. Espinhos da epifaringe com 18 μm de comprimento máximo; banda marginal pigmentada com cerca de 25 μm de espessura máxima, com 20 sencilas; áreas sensoriais não pigmentadas, com cinco sencilas com 5-8 μm de diâmetro. Mandíbulas com 600 μm de comprimento; porção basal com quatro pontuações. Maxilas sem áreas pigmentadas; cerca de cinco cerdas (comprimento máximo 13 μm) tênues e inconspícuas nas porções lateral e ventral; área basal com espinhos e pequenas cristas com dois espinhos cada uma, espinhos com 2-5 μm de comprimento; palpos maxilares com 63 μm de largura e 40 μm de comprimento; gáleas com 63 μm de largura e 75 μm de comprimento; áreas laciniais com espinhos com 8 μm de comprimento máximo. Lábio com 550 μm de largura; com pigmentação lateral; porção dorsal levemente papilosa; porção ventral com cerca de 15 cerdas (comprimento 8-15 μm); palpo labial com 45 μm de largura, 50 μm de comprimento; projeção labial não pigmentada. Outras características como em *S. opacus*.

Material examinado: Brasil: Rio de Janeiro: Maricá: Restinga de Barra de Maricá, S.C. Buys & C.A. Silva col.: uma larva madura.

Isodontia Patton, 1881

Existem descrições de larvas de último estágio das seguintes espécies de *Isodontia* na literatura: *Isodontia apicalis* (Smith, 1856) (EVANS & LIN 1956a, como *I. harrisi* Fernald, 1906; EVANS 1964a); *I. auripes* (Fernald, 1906) (EVANS & LIN 1956a); *I. azteca* (Saussure, 1867) (EVANS & LIN 1956a); *elegans* (Smith, 1856) (EVANS 1964a); *I. harmandi* Pérez, 1905 (IIDA 1967); *I. nigella* Smith, 1856 (PIEL 1933; IIDA 1967).

As larvas maduras de *Isodontia* podem ser distintas das de outros Sphecinae por possuir mesotórax com um par de elevações dorsais (EVANS 1959). A parede do átrio com ornamentações poligonais grandes, semelhantes às dos Sceliphirini, distingue *Isodontia* de *Sphex*, *Prionyx* e dos Ammophilini. KROMBEIN (1970) comenta que o ovo de *I. auripes* é amarelo claro, cilíndrico com as extremidades arredondadas, levemente curvo, com 3,4 mm de comprimento e 0,75 mm de diâmetro. GESS & GESS (1982) comenta que os ovos de *I. simoni* (du Buysson), *I. pelopoeiformis* (Dahlbom) e *I. stanleyi* (Kohl) são amarelos e levemente curvados. Portanto, semelhante aos de outras espécies de Sphecini e Ammophilini.

Isodontia sp.

Cabeça: Altura 1,3 µm. Bandas parietais pigmentadas. Órbitas antenais pigmentadas; sub-circulares; cerca de 65 µm de diâmetro. Rugosidade cefálica ausente. Concavidades antenais e frontais não pigmentadas; concavidades clipeais pigmentadas. Áreas coronal e frontal com pontuações raras, sem cerdas. Áreas genais com cerca de 15 pontuações (diâmetro 7-8 µm) e duas cerdas (comprimento cerca de 7 µm). Área clipeal com cerca de 18 pontuações (diâmetro 5-7 µm) e três cerdas (comprimento 7-8 µm); aparentemente sem áreas papilosas. Braços tentoriais anteriores, pleuróstomas e hipóstomas fracamente pigmentados.

Peças bucais: Labro com cerca de 280 µm de altura e 550 µm de largura; com cerca de 90 pontuações (3,5-5 µm de diâmetro); cerdas não detectadas; cerca de 10 sencilas na porção marginal com 5-8 µm de diâmetro. Área sensorial da epifaringe com 6/8 sencilas basicônicas; áreas pigmentadas ausentes. Mandíbulas com 590 µm de comprimento; com quatro dentes; porção basal com duas pontuações (cerca de 5 µm de diâmetro), cerdas ausentes. Maxilas sem áreas

pigmentadas; base com cristas denteadas; palpos maxilares com 57 μm de comprimento e 28 μm de largura; gálea com 88 μm de comprimento 50 μm de largura, com seis sencilas apicais com máximo de 2 μm de comprimento. Lábio com 490 μm de largura; com cerca de 10 cerdas (comprimento 7-8 μm e espessura de menos de 1 μm); porções látero-basais fortemente pigmentadas; palpo labial pigmentado com 70 μm de comprimento e 55 μm de largura.

Casulo

Camada externa muito delicada, translúcida, extremidade posterior com projeção mamiliforme com orifício terminal. Camada interna quebradiça, marrom escura, face interna brilhante, face externa opaca; extremidade posterior com orifício terminal. Mecônio separado por camada de seda.

Material examinado: Brasil: Rio de Janeiro: Silva Jardim: Reserva Biológica de Poço das Antas; S.C. Buys col.: uma pré-pupa e um casulo (coletados com ninho armadilha); a pré-pupa estava parasitada por eulofídeos (Hymenoptera: Eulophidae) que se desenvolviam poliembrionicamente e consumiram quase todo o corpo da vespa internamente.

Subtribo Prionychina

(Figs 9-12; 23-30; 44)

O monofiletismo de Prionychina é sustentado pelos seguintes caracteres: tórax e primeiro segmento abdominal distintamente mais afilados que o restante do corpo (Tab. III: caráter 5, estado 1); átrios espiraculares ornamentados com polígonos pequenos e regulares (Tab. III: caráter 9, estado 2); ovo fortemente curvado (Tab. III: caráter 30, estado 1); casulo distintamente fusiforme (Fig. 44; Tab. III: caráter 33, estado 1).

Palmodes Kohl, 1890

Existe descrição da larva de último estágio de uma espécie de *Palmodes* na literatura: *P. dimidiatus* (De Geer, 1773) [como *P. daggy* (Murray, 1951)] (EVANS & LIN 1956a). Estes autores comentam que a larva desta espécie é muito semelhante às larvas conhecidas de *Prionyx*, porém nesta espécie a área lacinial é rugosa ao invés de possuir espinhos como nas larvas descritas de *Prionyx*. O casulo de *P. laeviventris* (Cresson, 1865) ilustrado por EVANS & WEST-EBERHARD (1970) é fusiforme, semelhante aos de *Prionyx*.

Prionyx Linden, 1827

Existem descrições de três espécies de *Prionyx* na literatura: *Prionyx thomae* (Fabricius, 1775), *P. atratus* (Lepeletier, 1845) (EVANS & LIN 1956a) e *P. viduatus* (Christ, 1791) (TSUNEKI & IIDA 1969). Aqui a larva de *P. fervens* (Linnaeus, 1758) é descrita e a de *P. thomae* é redescrita.

Prionyx thomae (Fabricius, 1775)

Corpo: Abdômen amarelado, tórax marrom avermelhado devido a estruturas internas. Tórax e segmento AI aproximadamente cilíndricos; abdômen distintamente achatado dorsiventralmente. Comprimento cerca de 1,2 mm; largura no tórax e segmento AI 2-2,5 mm; largura nos segmentos AII-AVII 3,5 mm, segmentos AVIII-AX pouco mais estreitos. Linhas intersegmentais fortes. Anéis dorsais muito pouco distintos, sem partes proeminentes. Lobos pleurais indistintos no tórax e reduzidos no segmento AI, bem desenvolvidos nos segmentos AII-AIX, unidos lateralmente, formando uma distinta faixa contínua. Grânulos de ácido úrico visíveis externamente nos segmentos AII-AIX, mais escassos no segmento AIX. Tegumento com poucas áreas com espinhos, cada espinho com 7 μm de comprimento máximo; cerdas raras e isoladas (comprimento cerca de 8 μm). Espiráculos ornamentados com polígonos pequenos e de tamanhos regulares; diâmetro: TII = 63 μm , TIII = 70 μm , AI-AVIII = 80 μm ; depressões espiraculares pouco profundas.

Cabeça: Altura 810 μm ; largura 910 μm . Bandas parietais indistintas. Órbitas antenais não pigmentadas; circulares; 60 μm de diâmetro. Rugosidade cefálica ausente. Concavidades frontal e antenal não pigmentadas, concavidade clipeal indistinta. Área coronal com cerca de 20 pontuações, (diâmetro 5-6 μm) e cinco cerdas (comprimento 3-6 μm). Área frontal com pontuações e cerdas esparsas e pouco abundantes. Áreas genais com 18/19 pontuações e cerdas raras. Sutura epistomal pouco distinta; área clipeal com 15 pontuações (diâmetro 5-6 μm) e cerca de 10 cerdas (comprimento 5-7 μm); porção apical rugosa. Braços tentoriais anteriores não pigmentados; pleuróstomas e hipóstomas pigmentados.

Peças bucais: Labro com 188 μm de altura e 470 μm de largura; com cerca de 60 pontuações (diâmetro com 4-6 μm), 12 cerdas (comprimento 5-7 μm) e 15 sencilas, próximas às áreas laterais. Epifaringe com espinhos de 15 μm de comprimento máximo e cerca de 3 μm de largura máxima; áreas sensoriais com manchas pigmentadas; com seis sencilas basicônicas com 8 μm de diâmetro; banda marginal pigmentada mais espessa e intumescida na porção mediana, com cerca de 15 sencilas. Mandíbulas com 450 μm de comprimento; com quatro dentes; porção basal com pontuações (diâmetro 3 μm); cerdas ausentes. Maxilas com cerca de sete cerdas (comprimento 6-10 μm) nas porções laterais próximas ao ápice; palpos maxilares com 87 μm de comprimento e

65 μm de largura; gáleas com cerca de 125 μm de comprimento e 67 μm de largura; porção apical levemente pigmentada. Lábio com 450 μm de largura máxima; sem espinhos ou papilas na porção dorsal; com cerca de 20 cerdas (comprimento 9-13 μm) e sencilas basicônicas esparsas; manchas de pigmentação nas porções laterais; palpos labiais com 63 μm de comprimento e 40 μm de largura; projeção labial de 400 μm de largura; projeção labial não pigmentada.

Casulo

Parede com duas camadas. Camada interna formada por seda e líquido marrom expelida pela larva; fusiforme; muito quebradiça, coloração marrom escuro, face interna brilhante, face externa opaca; mecônio na extremidade posterior. Camada externa fusiforme exatamente da forma da parede interna, mas sem nenhum ponto de aderência com esta; quebradiça, porém menos que a parede interna; coloração marrom clara, ambas as faces opacas; anéis formados por espessamento de seda dispostos obliquamente. Fixada ao substrato por substância avermelhada expelida pela larva no início da construção do casulo. Fenda de emergência do adulto formada por um corte transversal regular na extremidade anterior do casulo.

Ovo

Amarelo intenso. Cilíndrico, fortemente curvado; achatado na extremidade que fica aderida ao corpo da presa, arredondado na outra extremidade; 0,45 mm de largura e aproximadamente 2,5 mm de comprimento. Parede lisa, exceto pela extremidade de aderência, que é papilosa.

Material examinado: Brasil: Rio de Janeiro: Maricá: Restinga de Barra de Maricá; S.C. Buys & C.A. Silva col.: uma larva madura e um casulo. Rio de Janeiro: Silva Jardim: Reserva Biológica de Poço das Antas; S.C. Buys col.: um ovo e um casulo.

Prionyx fervens (Linnaeus, 1758)

Larva madura

Corpo: Comprimento 3,4 cm; largura no segmento TI 5,5 mm, segmentos TII e TIII gradativamente mais afilados em direção à cabeça, segmento AI com 7 mm, segmentos AIV-AVII com 10 mm, segmentos AVIII-AX pouco mais afilados. Diâmetro dos espiráculos: TII-TIII e AI = 140 μm ; AII-AX = cerca 170 μm ; depressões espiraculares bem desenvolvidas. Outras características como em *P. thomae*.

Cabeça: Altura 2,1 cm; largura 1,7 cm. Sutura coronal desenvolvida. Bandas parietais pigmentadas, com 600 μm de comprimento. Órbitas antenais pigmentadas; ovais; com 100 μm de largura e 80 μm de altura. Rugosidade cefálica ausente. Concavidades frontal e antenal pouco distintas não pigmentadas; concavidade clipeal indistinta. Área coronal com 16 pontuações (diâmetro cerca de 5 μm) e três cerdas. Área frontal com pontuações e cerdas. Área genal com 26/25 pontuações (diâmetro cerca de 5 μm) e 2/2 cerdas (comprimento cerca de 10 μm e espessura cerca de 1 μm). Clipeo mais ou menos bilobado, dividido em duas partes, a superior rugosa, com 30 pontuações (diâmetro 7-10 μm) e 16 cerdas (comprimento 8-12 μm e espessura máxima 1,5 μm); parte inferior lisa e sem pontuações ou cerdas. Sutura epistomal distinta. Braços tentoriais anteriores não pigmentados; pleuróstomas pigmentados na margem inferior; hipóstomas não pigmentados.

Peças bucais: Labro com 320 μm de altura e 920 μm de largura; com cerca de 45 pontuações e 32 cerdas; cerca de 10 sencilas basicônicas de cada lado; margem com banda pigmentada com 25 sencilas basicônicas. Epifaringe com espinhos nas porções lateral, marginal e mediana, espinhos com 35 μm de comprimento máximo; áreas sensoriais pigmentadas, com cinco sencilas basicônicas. Mandíbulas com três dentes; porção basal com seis pontuações (diâmetro máximo 10 μm). Maxilas com faixa pigmentada restrita à porção dorsal; palpos maxilares pigmentados, com 88 μm de comprimento e 80 μm de largura, com três sencilas basicônicas e uma cônica; gáleas com 105 μm de comprimento e 55 μm de largura, com duas sencilas basicônicas; espinhos das áreas laciniais curvados com 10 μm de comprimento máximo. Lábio pigmentado na margem superior; com 820 μm de largura; áreas laterais pigmentadas, com pequenos espinhos; porção central com duas áreas com espinhos muito diminutos; margem com cerca de 20 cerdas (comprimento 12-15 μm) e várias pequenas sencilas; palpos labiais com 75 μm de comprimento e 58 μm de largura.

Casulo

Como em *P. thomae*.

Ovo

Cor e forma como em *P. thomae*; outras características não observadas.

Material examinado: Brasil: Rio de Janeiro: Macaé: Parque Nacional de Jurubatiba; S.C. Buys col.: uma larva madura criada em laboratório a partir do ovo e o casulo do mesmo indivíduo.

Comentários

A larva de *P. fervens* é peculiar em relação a outros Sphecinae em possuir três dentes na mandíbula e duas áreas com espinhos no lábio. EVANS (1958) comenta que o ovo de *P. atratus* tem cerca de 6 mm de comprimento e é fortemente recurvado, como o de *P. thomae* e *P. fervens*.

Tribo Ammophilini

(Figs 13-14; 39-42; 45)

Esta tribo é menos conhecida que Sceliphринi e Sphecini em relação aos imaturos. Dos seis gêneros de Ammophilini são conhecidos larvas de último estágio de *Podalonia* e *Ammophila* e casulos de *Ammophila*, *Eremnophila* e, menos detalhadamente, de *Podalonia*. O monofiletismo dos Ammophilini é sustentado pelos seguintes caracteres: espiráculos torácicos não alinhados com os abdominais (Tab. III: caráter 11, estado 1); face dorsal da mandíbula com espinhos (Figs 14, 41; Tab. III: caráter 25, estado 1).

Podalonia Fernald, 1927

Existem descrições da larva madura das seguintes espécies de *Podalonia* na literatura: *P. clypeata* Murray, 1940 (EVANS & LIN 1956a), *P. robusta* (Cresson, 1867) (EVANS 1964), *P. tydei* (Guillou) (SOIKA 1934, como *Ammophila tydei*), *P. tydei suspiciosa* (Smith, 1856) (HARRIS 2001). Estas larvas diferem das larvas de *Ammophila* por possuir mandíbulas com três dentes apicais e vários denticulos basais a estes. Algumas espécies de *Ammophila* apresentam o quarto dente truncado ou subdividido em pequenos denticulos. EVANS (1964) diz que os espiráculos de *P. robusta* possuem ornamentações poligonais, mas não apresenta ilustrações. Este caráter é distinto em *Ammophila*, que apresenta ornamentações em anéis concêntricos nos espiráculos. EVANS (1964) ressalta que parece não haver diferenças entre *Ammophila* e *Podalonia* em relação a emarginação do labro, mas que as mandíbulas distinguem bem os gêneros. Poucas informações existem sobre os casulos. WILLIAMS (1928b) comenta que o casulo de *Podalonia violaceipennis* (Lepeletier, 1845) tem uma projeção mamiliiforme na base, mas não mostra ilustrações.

Eremnophila Menke, 1964

Não existe descrição de nenhum imaturo desta espécie, mas algumas observações sobre o ovo e o casulo de *Eremnophila binodis* (Fabricius, 1798) são fornecidas a baixo. O casulo e o ovo desta espécie são semelhantes aos de outros gêneros de Ammophilini.

Eremnophila binodis (Fabricius, 1798)

Ovo

Cilíndrico com as extremidades arredondadas, levemente recurvado; amarelo.

Casulo

Formado por duas camadas. Camada externa dourada, maleável, frouxa, sem pontos de aderência com a camada interna. Camada interna, claviforme, marrom escura, com uma espessa camada de seda branca firmemente aderida; com projeção mamiliforme sem orifício terminal nas extremidades posterior e anterior.

Material examinado: Brasil: Rio de Janeiro: Silva Jardim: Reserva Biológica de Poço das Antas, 18/X/2001, S.C. Buys col. Um ovo e um casulo de um indivíduo criado em laboratório.

Ammophila Kirby, 1798

Existem larvas de último estágio das seguintes espécies de *Ammophila* na literatura: *Ammophila aberti* Haldeman, 1852 (EVANS 1959a); *A. campestris* Latreille, 1809 (GRANDI 1926, 1961); *A. clavus* (Fabricius, 1775) (TSUNEKI & IIDA 1969, como *A. clavus formosana* Tsuneki); *A. fernaldi* (Murray, 1938) (EVANS 1964a); *A. harti* (Fernald, 1931) (EVANS & LIN 1956a); *A. juncea* Cresson, 1865 (EVANS & LIN 1956a); *A. laevicollis* André, 1886 (ASÍS 1990b); *A. placida* Smith, 1856 (EVANS 1959a.); *A. procera* Dahlbom, 1843 (EVANS & LIN 1956a); *A. pruinosa* Cresson, 1865 (EVANS 1959a); *A. sabulosa infesta* Smith, 1873 (IIDA 1969); *A. urnaria* Dahlbom, 1843 (EVANS & LIN 1956a).

As larvas maduras de *Ammophila* são distintas das de *Podalonia* em ter quatro dentes mandibulares.

Ammophila sp. 1

Larva madura

Corpo: Branco acinzentado. Comprimento cerca de 9,5 mm; largura máxima 4,5 (nos segmentos AV-AVI). Anéis dorsais distintos, o posterior mais proeminente. Lobos pleurais unidos lateralmente, formando uma distinta faixa contínua. Tegumento totalmente coberto por espinhos com 10 µm de comprimento máximo, maiores e mais abundantes no tórax, arredondados em algumas áreas, especialmente no segmento AX; cerdas com cerca de 10 µm de comprimento, mais freqüentes no segmento AX. Espiráculos ornamentados com anéis concêntricos; diâmetro: nos

segmento TI = 70 μm , no segmento TII = 63 μm , nos segmentos AI-AX = 85-95 μm ; depressões circulares nos segmentos abdominais.

Cabeça: Altura 960 μm ; largura 910 μm . Bandas parietais fracamente pigmentadas, 320 μm de comprimento e cerca de 25 μm de largura. Órbitas antenais pigmentadas; ovais; 53 μm de altura e 68 μm de largura. Rugosidade cefálica ausente. Concavidades antenal e frontal não pigmentadas, concavidade clipeal indistinta. Área coronal sem pontuações ou cerdas. Áreas genais com cerca de 10 pontuações pouco distintas; cerdas ausentes. Sutura epistomal indistinta; área clipeal com cerca de 10 pontuações (diâmetro 6 μm) e de sete cerdas inconspícuas (comprimento cerca de 5 μm). Braços tentoriais anteriores, pleuróstomas e hipóstomas não pigmentados.

Peças bucais: Labro com 420 μm de largura e 175 μm de altura; com cerca de 25-30 pontuações concentradas na metade apical; cerdas ausentes. Epifaringe com espinhos esparsos com 28 μm de comprimento máximo; áreas sensoriais com seis sencilas basicônicas com 5 μm de diâmetro; banda marginal com cerca de 45 μm de largura, com 22 sencilas basicônicas, cada uma com 5 μm de diâmetro. Mandíbulas com vários denticulos espiniformes na porção dorsal; com 410 μm de comprimento; porção basal sem pontuações ou cerdas aparentes. Maxilas sem áreas pigmentadas; cerdas raras; palpos maxilares com 57 μm de comprimento e 38 μm largura; gálea com 75 μm de comprimento e 43 μm de largura; áreas laciniais cobertas por espinhos. Lábio pigmentado na margem superior e em pequenas áreas laterais; 520 μm de largura; porção dorsal levemente papilosa; cerdas ausentes; palpos labiais com 50 μm de comprimento e 38 μm de largura; projeção labial com 480 μm de largura.

Casulo

Parede com duas camadas. Camada interna formada por seda e líquido marrom expelido pela larva; claviforme; muito quebradiça; marrom escuro, face interna brilhante, face externa opaca; coberta externamente por fios de seda branca. Camada externa formada por seda e líquido marrom expelido pela larva, mais larga e não aderida à parede interna, sem pontos de aderência com as camadas mais internas; coloração marrom; textura maleável. O casulo fica ancorado ao substrato por fios de seda.

Material examinado: Brasil: Rio de Janeiro: Maricá: Restinga de Barra de Maricá, S.C. Buys & C.A. Silva col.: uma larva madura, uma pré-pupa e dois casulos (material criado em laboratório a partir do ovo).

Ammophila sp. 2

Larva madura

Corpo: Comprimento 10 mm; largura máxima 4 mm no segmento AVI. Linhas intersegmentais distintas. Anéis dorsais distintos no abdômen, o posterior mais proeminente, não contínuo com os lobos pleurais. Tegumento totalmente coberto por espinhos, mais densamente no tórax; espinhos arredondados no segmento AX; cerdas bem mais freqüentes no segmento AX, comprimento uniforme de cerca de 13 μ m. Diâmetro dos espiráculos: nos segmentos TII-TIII = 73-75 μ m, nos segmentos AI-AX = 83 μ m de diâmetro. Outras características como em *Ammophila* sp.1.

Cabeça: Altura 1 mm; largura 1 mm. Bandas parietais pigmentadas com 400 μ m de comprimento. Órbitas antenais pigmentadas; ovais; 53 μ m de altura e 68 μ m de diâmetro. Rugosidade cefálica ausente. Concavidades antenais e frontais distintas não pigmentadas; concavidades clipeais indistintas. Área coronal com uma cerda (comprimento 5 μ m e largura cerca de 1 μ m); cerca de 10 pontuações (diâmetro 4-5 μ m). Áreas genais com cerca de 15 pontuações (diâmetro cerca 5 μ m), e cerca de seis cerdas (comprimento 5-6 μ m e largura cerca de 1 μ m). Sutura epistomal indistinta, área clipeal com cerca de 18 pontuações (diâmetro 5-6 μ m) e seis cerdas (comprimento máximo 8 μ m e largura cerca de 1 μ m). Braços tentoriais anteriores, pleuróstomas e hipóstomas não pigmentados. Outras características como em *Ammophila* sp.1.

Peças bucais: Labro com 450 μ m de largura e 170 μ m de altura; pontuações e cerdas ausentes; cerca de 20 sencilas basicônicas, inconspícuas, na margem, especialmente em áreas laterais, com 5-6 μ m de diâmetro. Epifaringe com espinhos esparsos nas porções mediana, lateral e marginal, gradativamente mais compridos em direção à margem, atingindo 15 μ m de comprimento máximo; na porção central; áreas sensoriais não pigmentadas com 5/6 sencilas basicônicas com 6-7 μ m de diâmetro e cerca de cinco pontuações mais basalmente (diâmetro 5-6 μ m); banda marginal com 33 μ m de largura, portando 18 sencilas basicônicas. Mandíbulas com espinhos na face dorsal com 7 μ m de comprimento máximo; porção basal sem pontuações ou cerdas; lamelas entre o primeiro e o segundo e entre o segundo e o terceiro dentes. Maxilas com seis cerdas (comprimento 8 μ m) e quatro pontuações muito inconspícuas; cristas denteadas basalmente na porção interna; gáelas com 78 μ m de comprimento e 53 μ m de largura, base distintamente mais larga, diferente do palpo maxilar; áreas laciniais com espinhos esparsos pouco sobrepostos com cerca de 8 μ m de comprimento. Lábio pigmentado em áreas laterais; com 480 μ m de largura; pontuações ausentes; com cerdas (comprimento máximo 13 μ m e largura cerca de 1 μ m); cerca de 10 sencilas

basicônicas na porção marginal com cerca de 4 μm de diâmetro. Projeção labial aparentemente sem papilas; não pigmentada. Outras características como em *Ammophila* sp.1.

Casulo

Formado por três camadas de seda. Camada externa dourada frouxa, maleável. Ancorada ao substrato por fios de seda. Camada central formada por fios de seda.

Material examinado: Brasil: Rio de Janeiro: Angra dos Reis: Ilha Grande: Vila do Abraão; S.C. Buys col: uma larva e seu casulo (a larva foi criada em laboratório a partir de um ovo; a larva madura foi retirada do casulo antes de eliminar o mecônio e foi morta em KAAD).

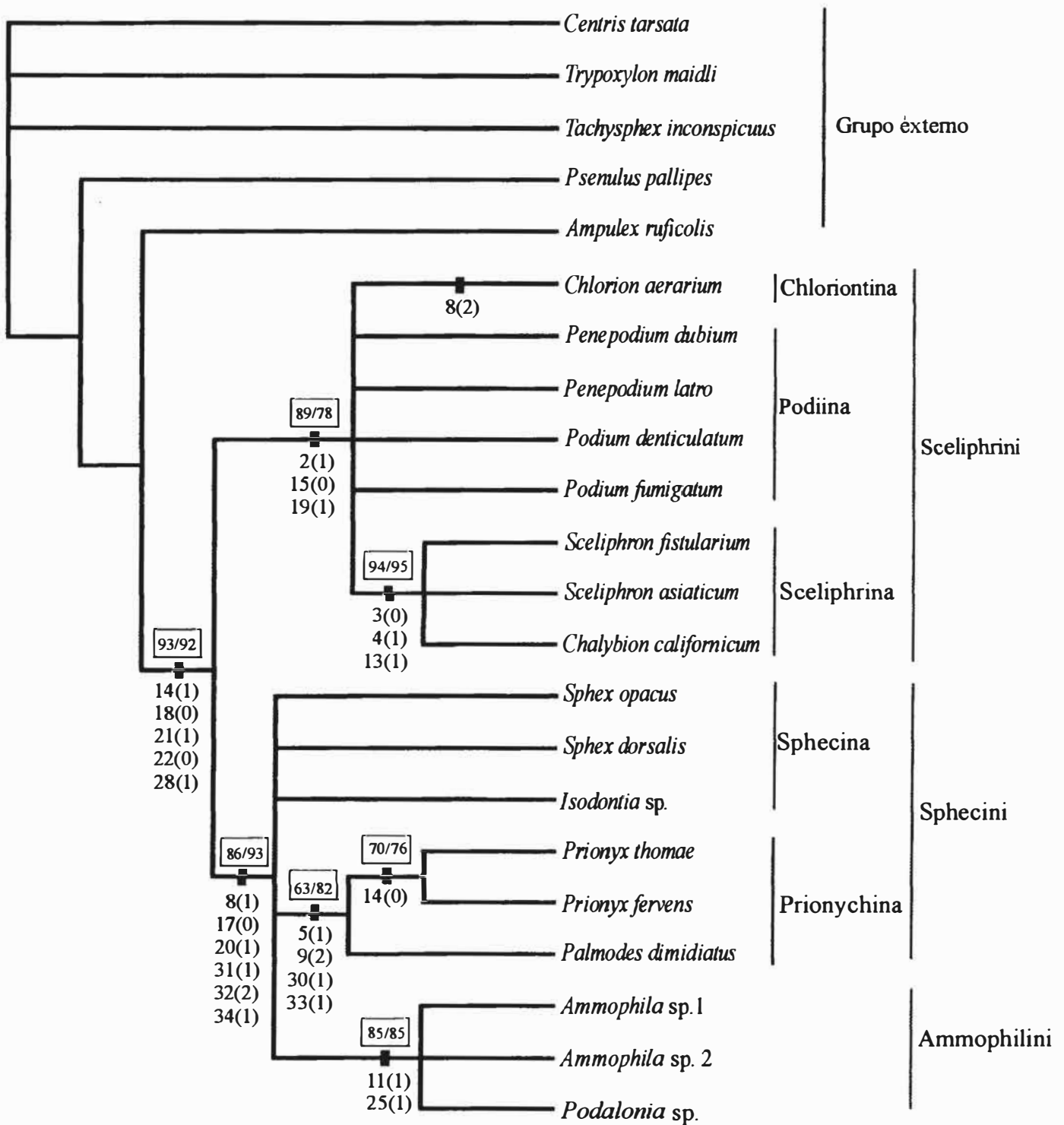


Figura 1. Análise cladística dos Sphecinae baseada em imaturos e casulos. Topologia idêntica dos cladogramas de concenso estrito utilizando caracteres larvais (24 árvores mais parcimoniosas; comp. = 45; IC = 0,73; IR = 89; RC = 0,65) e combinando caracteres de larvas, ovo e casulo (384 árvores mais parcimoniosas; comp. = 52; IC = 0,75; IR = 0,9; RC = 0,67). Os valores de "bootstrap" gerados respectivamente a partir da análise baseada em larvas e da análise combinando larvas, ovo e casulo são indicados na base de cada ramo. Lista de caracteres no Anexo ao Capítulo 3.

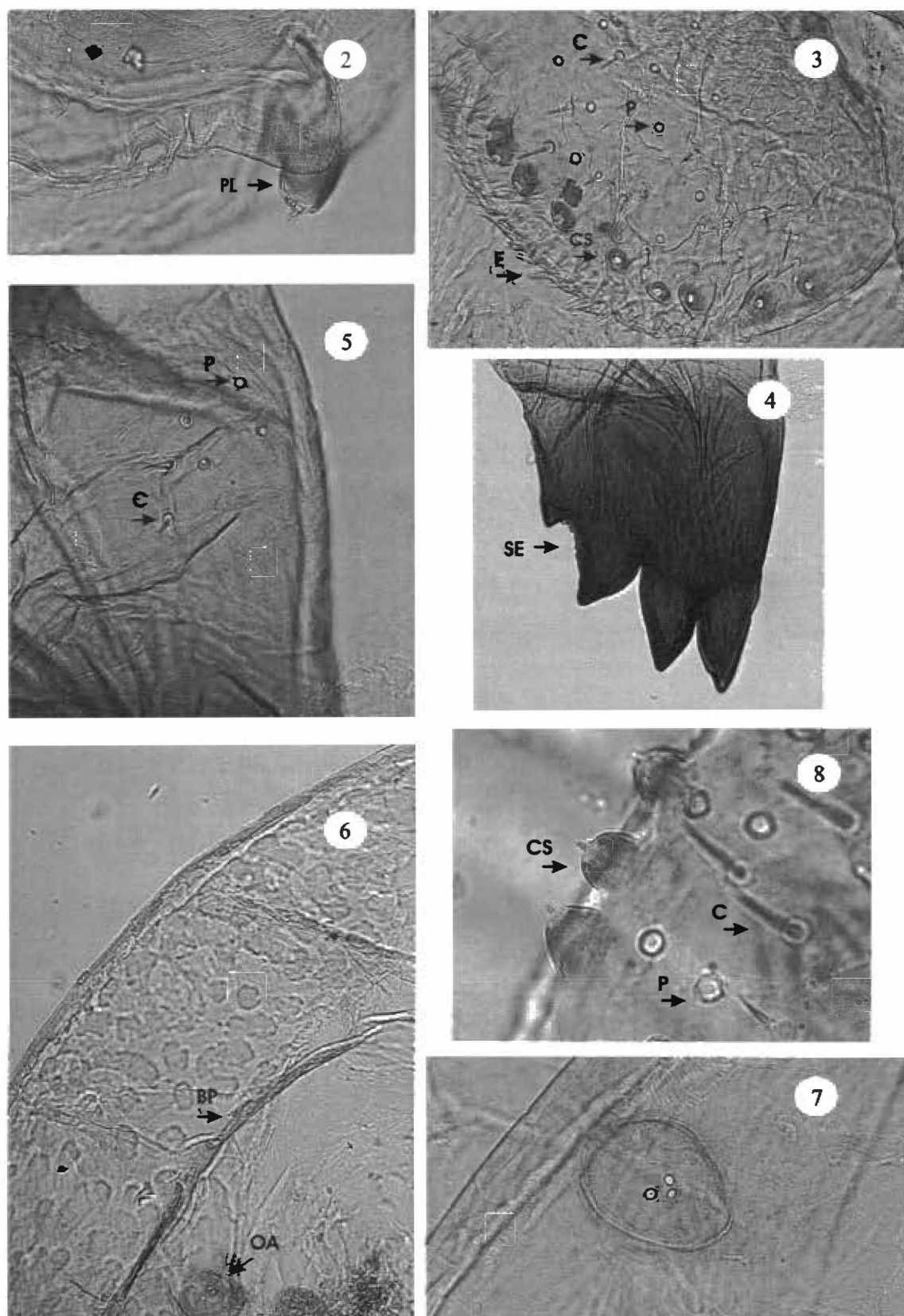


Figura 2-8. Morfologia de espécies de Sceliphriini. (2) *Penepodium dubium*: trecho do lábio, mostrando extremidade da fiandeira e palpo labial (pl). (3-5) *Podium denticulatum*: (3) labro em vista frontal, por transparência é possível ver os espinhos da epifaringe (e) e cones sensoriais da epifaringe (cs) (c: cerda, p: pontuação); (4) porção apical da mandíbula em vista dorsal (se: serrilhação da margem do terceiro dente mandibular); (5) porção basal externa da mandíbula (p: pontuação, c: cerda). (6-8) *Sceliphron fistularium*: (6) cabeça em vista frontal (bp: banda parietal, oa: órbita antenal); (7) órbita antenal; (8) extremidades do labro (cs: cone sensorial, c: cerda, p: pontuação).

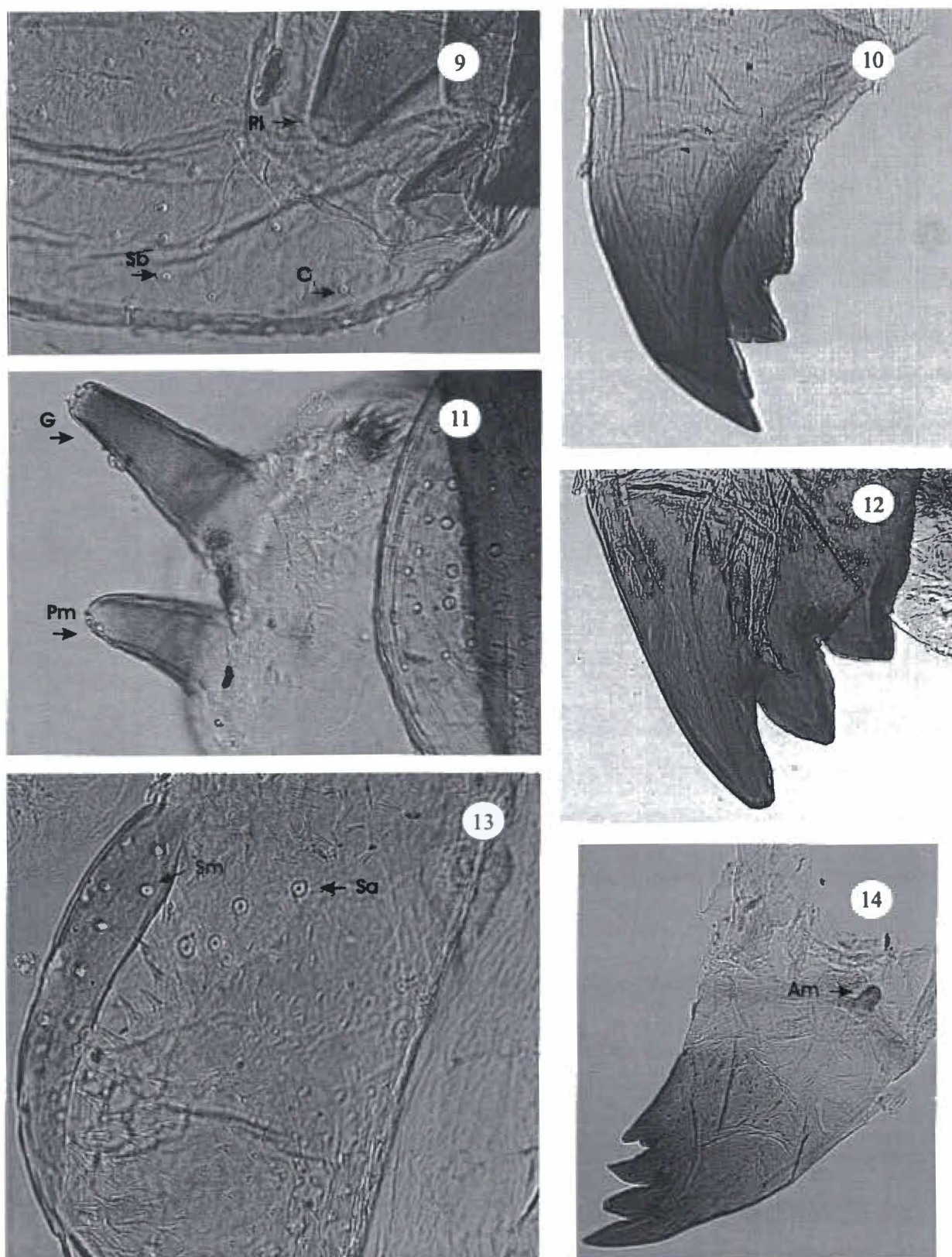


Figura 9-14. Morfologia de espécies de Sphecini e Ammophilini. *Prionyx thomae*: (9-10) (9) trecho do lábio em vista dorsal (pl: palpo labial, sb: sensila basicônica, c: cerda); (10) mandíbula em vista ventral; (11-12) *Prionyx fervens*: (11) ápice da maxila em vista dorsal (pm: palpo maxilar, g: gálea); (12) ápice da mandíbula em vista dorsal. (13-14) *Ammophila* sp.1: (13) epifaringe em vista frontal (sa: sensila basicônica da área sensorial, sb: sensila basicônica da banda marginal); (14) mandíbula em vista dorsal (am: articulação mandibular interna).

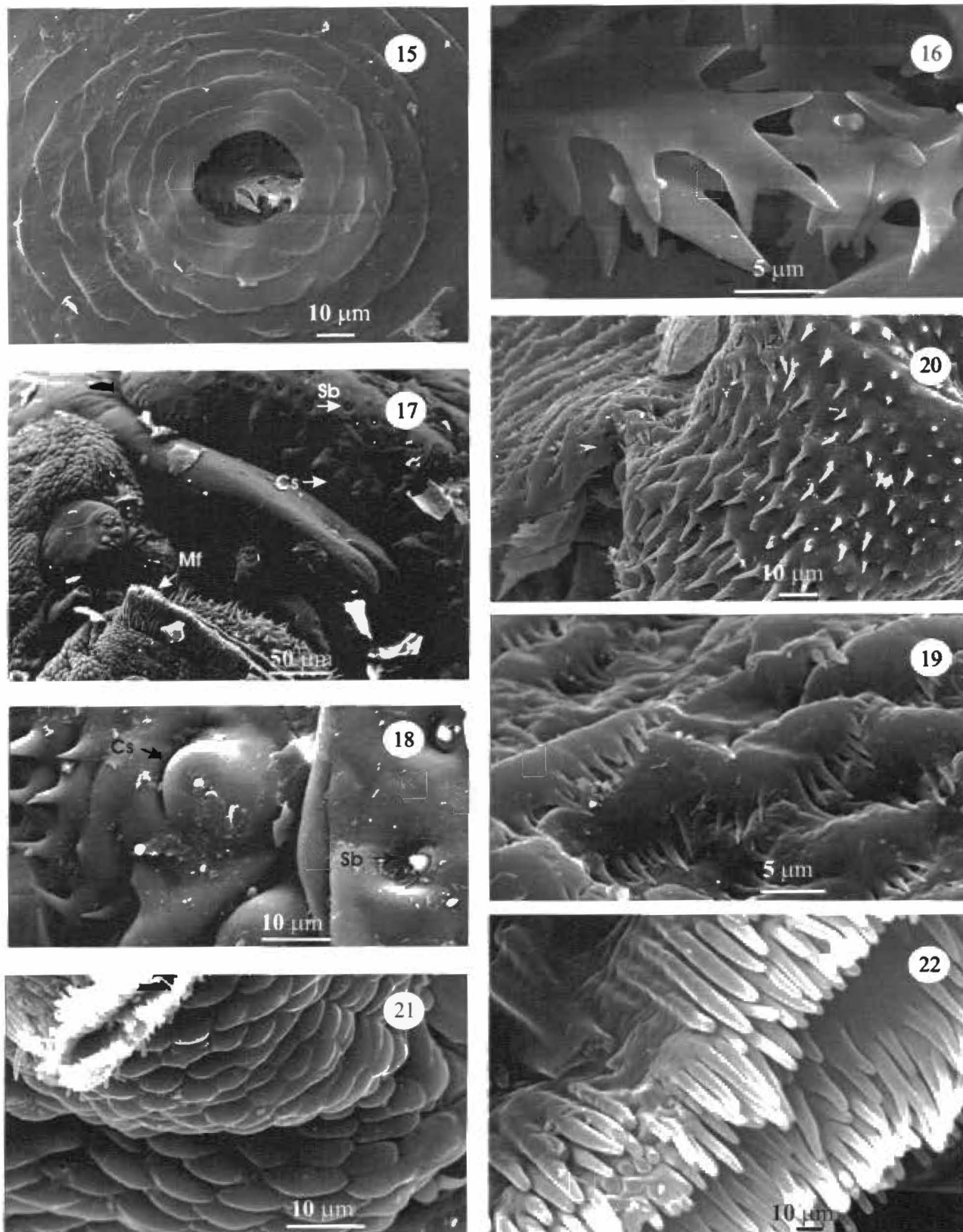


Figura 15-22. Morfologia de *Podium denticulatum* (M.E.V). (15) Espiráculo em vista frontal, mostrando peritrema e poro; (16) espinhos da abertura do átrio para o sub-átrio; (17) trecho da cabeça em vista ventral (cs: cone sensorial do labro, sb: sensilas basicônicas do labro, mf: margem da fiandeira); (18) trecho do ápice do labro (cs: cone sensorial, sb: sencila basicônica); (19) vista interna basal da maxila; (20) trecho da maxila, mostrando área lacinal; (21) trecho do lábio em vista ventral; (22) trecho apical da fiandeira.

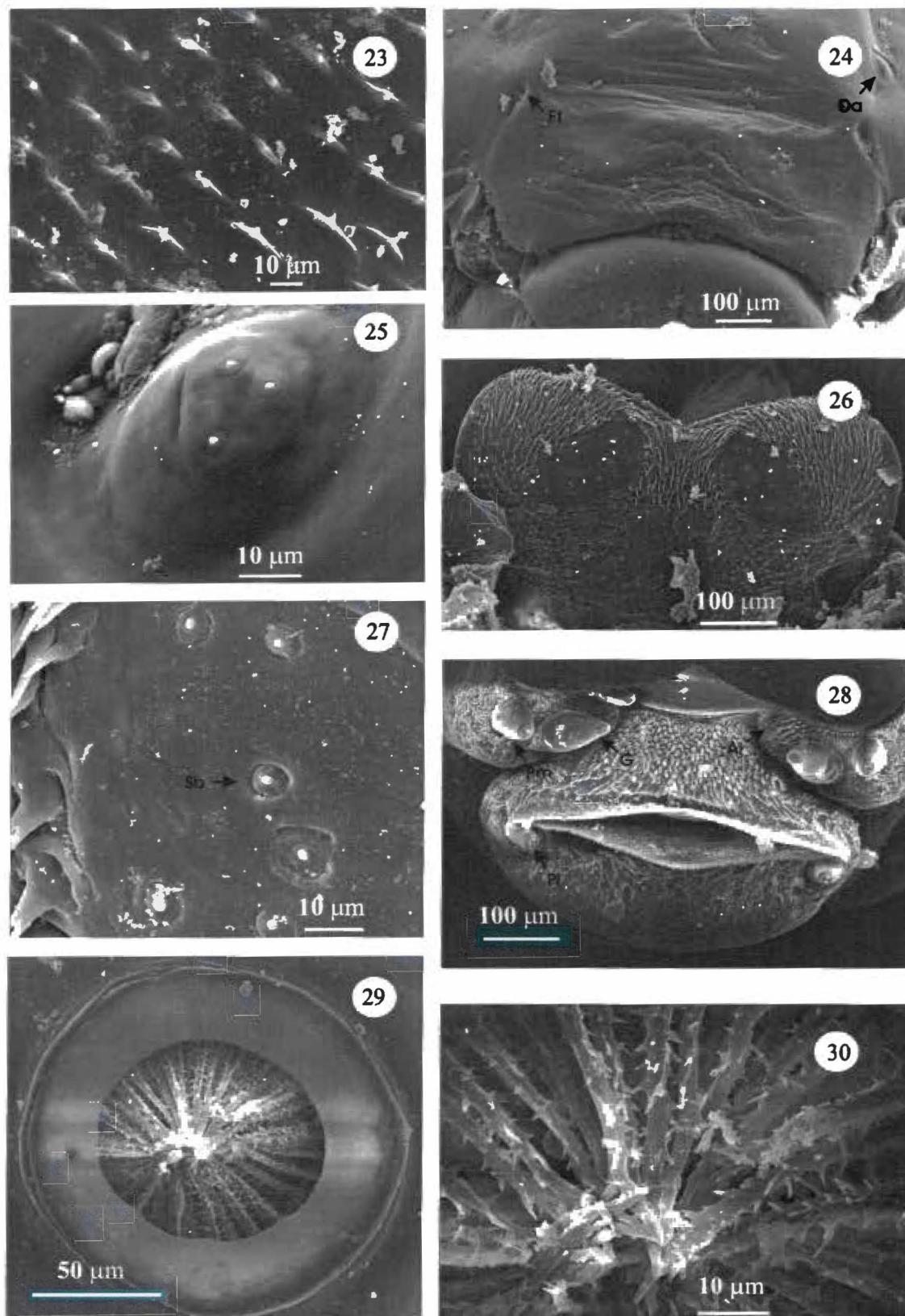


Figura 23-30. Morfologia de *Prionyx thomae* (M.E.V.). (23) Tegumento; (24) cabeça em vista frontal (ft: fóvea tentorial anterior, oa: órbita antenal); (25) órbita antenal; (26) epifaringe em vista frontal; (27) área sensorial (sb: sensila basicônica); (28) peças bucais (pm: palpo maxilar, g: gálea, pl: palpo labial, al: área lacinial); (29) espiráculo em vista frontal; (30) espinhos do espiráculo.

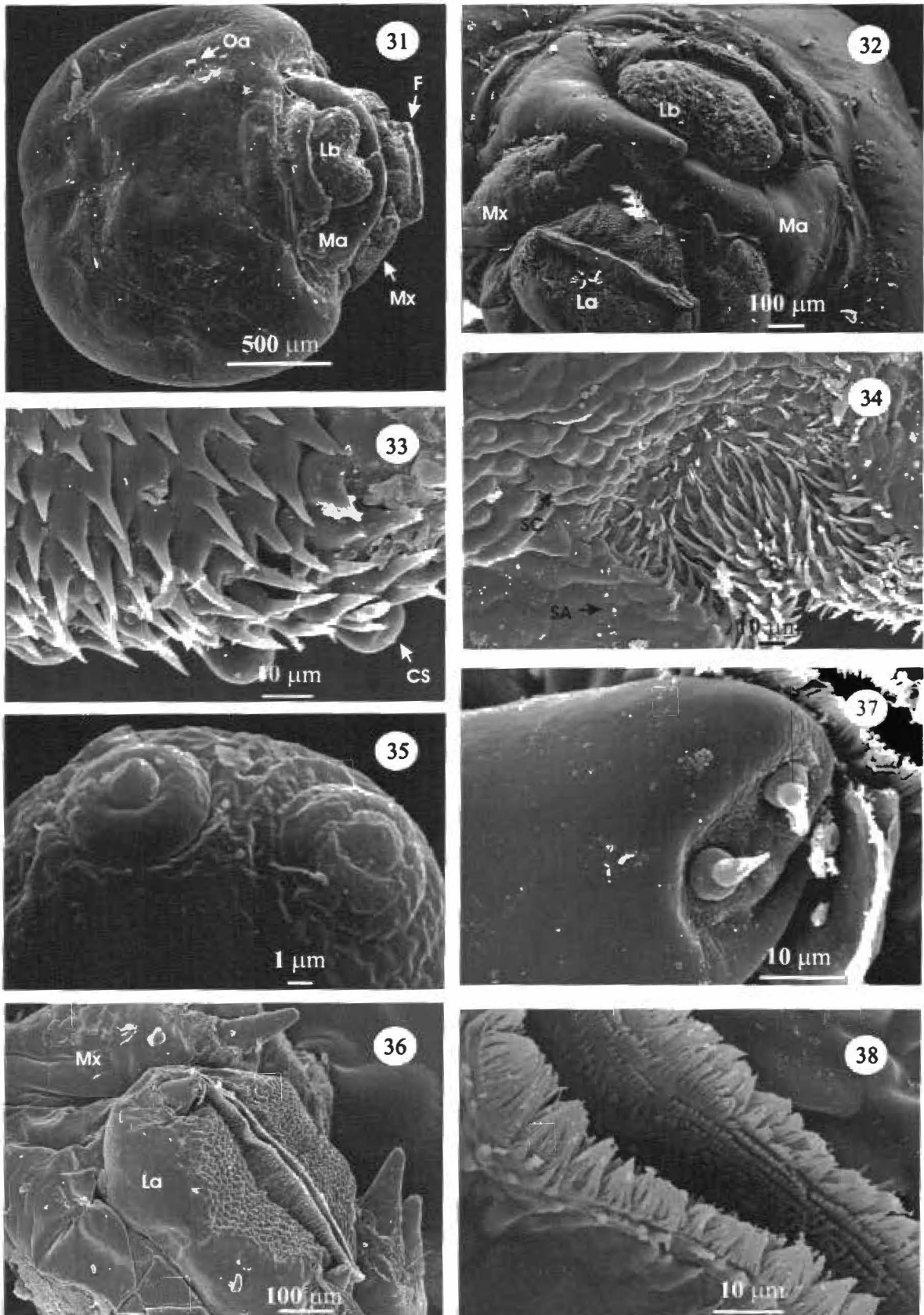


Figura 31-38. Morfologia de *Sceliphon fistularium* (M.E.V.). (31) Cabeça em vista frontal (oa: órbita antenal, la: labro, ma: mandíbula, mx: maxila, f: fiandeira); (32) cabeça em vista ventral (lb: labro, ma: mandíbula, mx: maxila, la: lábio); (33) trecho da margem apical da epifaringe (cs: cone sensorial); (34) porção mediana da epifaringe (sa: sencila basicônica da área sensorial; se: sencila basicônica da parte superior da epifaringe); (35) ápice do palpo maxilar, mostrando sencilas basicônicas; (36) trecho da cabeça, mostrando maxila (mx) e lábio (la) em vista ventral; (37) ápice do palpo labial, mostrando sencilas basicônicas; (38) margem da fiandeira.

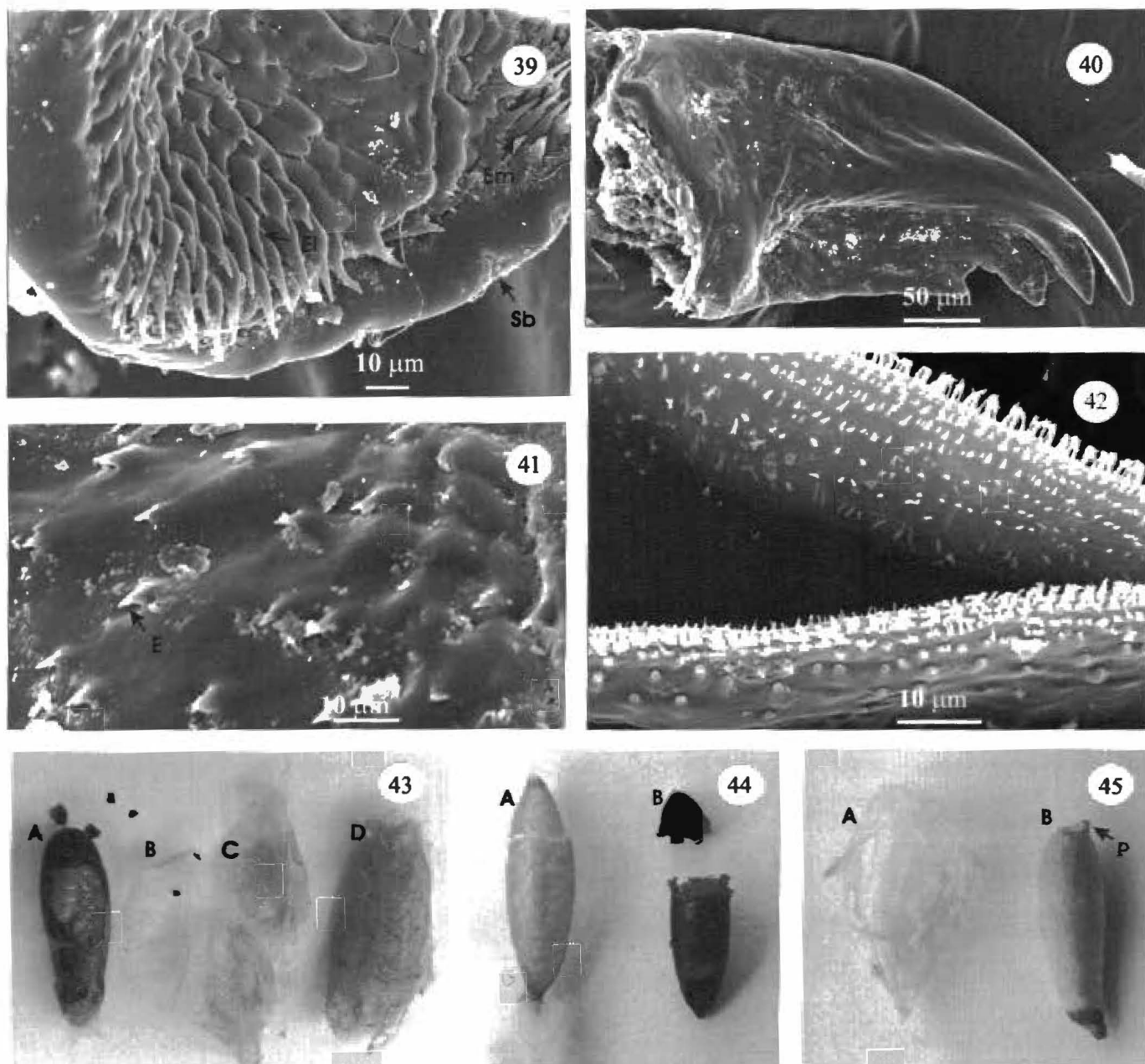


Figura 39-45. Morfologia de *Ammophila* sp.1 (M.E.V.). (39) Epifaringe (sb: sencila basicônica da banda marginal, el: espinhos laterais, em: espinhos medianos); (40) mandíbula em vista ventral; (41) trecho da mandíbula em vista dorsal (e: espinho); (42) margem da fiandeira. (43-45) Casulos de espécies de Sphecinae. (43) *Sphex opacus* (a: parede interna; b: parede central interna; c: parede central externa, d: parede externa); (44) *Prionyx thomae* (a: parede interna, b: parede externa); (45) *Ammophila* sp.1 (a: parede externa; b: parede interna; p: projeção mamiliforme anterior).

Anexo ao Capítulo 3: Lista de caracteres

Corpo

1. Coloração: (0) branco (amarelado, acinzentado ou esverdeado); (1) distintamente amarela, às vezes com partes avermelhadas.
2. Calosidades protorácicas: (0) ausentes; (1) presentes.
3. Número de calosidades protorácicas: (0) dois pares; (1) três pares.
4. Pigmentação no tegumento das calosidades protorácicas: (0) ausente; (1) presente.
5. Primeiro segmento abdominal: (0) similar em espessura aos demais segmentos abdominais; (1) distintamente afilado, similar em espessura aos segmentos torácicos.
6. Espinhos no tegumento: (0) ausentes; (1) presentes.
7. Posição do ânus: (0) apical ou sub-apical; (1) ventral.
8. Diâmetro dos espiráculos: (0) todos iguais; (1) os torácicos, e às vezes o primeiro espiráculo abdominal, menores que os demais; (2) os torácicos maiores que os abdominais.
9. Ornamentação da parede do átrio: (0) indistinta; (1) com polígonos grandes e irregulares; (2) com polígonos pequenos e regulares; (3) com anéis concêntricos.
10. Espinhos na abertura do átrio para o sub-átrio: (0) presente; (1) ausente.
11. Posição relativa dos espiráculos abdominais e torácicos: (0) todos alinhados; (1) os torácicos não alinhados com os abdominais.

Cabeça

12. Sutura coronal: (0) presente; (1) ausente.
13. Rugosidade cefálica: (0) ausente ou muito fraca; (1) claramente distinta.
14. Bandas parietais: (0) ausentes; (1) presentes.
15. Cerdas da cabeça: (0) grandes e robustas, com cerca de 2 μm de espessura; (1) curtas e tênues, com 1 μm de espessura ou menos; em casos raros de espécies muito grandes atingindo 1,5 μm de espessura.

Labro

16. Formato do labro: (0) bilobado; (1) quadrangular (2) semi-circular.
17. Cerdas no labro: (0) ausentes; (1) presentes.
18. Sencilas basicônicas no labro: (0) pouco desenvolvidas; (1) distintamente bem desenvolvidas.
19. Cones sensoriais na margem do labro: (0) ausente; (1) presente.

Epifaringe

20. Banda marginal pigmentada: (0) ausente; (1) presente.
21. Espinhos na porção mediana: (0) voltadas para a base; (1) voltadas para o ápice.
22. Sencilas basicônicas nas áreas sensoriais: (0) pouco desenvolvidas; (1) bem desenvolvidas, com 4-8 μm de comprimento.

Mandíbulas

23. Quarto dente mandibular: (0) ausente; (1) presente.
24. Lamelas entre dentes mandibulares: (0) ausente; (1) presente.
25. Denticulos na porção dorsal da mandíbula: (0) ausentes; (1) presentes.
26. Pontuações na base da mandíbula: (0) ausentes; (1) presentes.
27. Cerdas na base da mandíbula: (0) ausentes; (1) presentes.

Maxilas

28. Comprimento das gálea: (0) pouco desenvolvidas, menores do que o palpo maxilar; (1) bem desenvolvidas, maiores do que o palpo maxilar.

Lábio

29. Forma da fiandeira: (0) em fenda transversal; (1) bífida.

Ovo

30. Forma: (0) levemente curvado; (1) fortemente curvado, em forma de U.
31. Cor: (0) branco; (1) amarelo.

Casulo

32. Camada externa: (0) ausente ou formada por poucos fios; (1) formando uma camada densa de fios; (2) como uma parede bem definida.
33. Formato do casulo: (0) claviforme ou mais ou menos cilíndrico; (1) distintamente fusiforme.
34. Projeção mamiliforme na extremidade anterior: (0) ausente; (1) presente.
35. Projeção mamiliforme na extremidade posterior da parede interna: (0) ausente; (1) presente.
36. Camada aderida à primeira parede do casulo: (0) ausente; (1) formada por fios marrons com consistência de feltro; (2) formada por fios brancos.

Capítulo 4

COMPORTAMENTO E BIOLOGIA DE ALGUMAS ESPÉCIES DE SPHECINAE

Introdução

Neste capítulo são apresentadas informações sobre o comportamento reprodutivo e o desenvolvimento de seis espécies de Sphecinae das tribos Sphecini e Ammophilini. Foi dada ênfase ao estudo de padrões fixos de ação relacionados à manipulação da presa e à escavação dos ninhos.

Metodologia

Áreas de estudo

Restinga de Barra de Maricá. É uma área de proteção ambiental localizada no Município de Maricá, RJ, com cerca de 100 km². A área é coberta por vegetação de restinga. A precipitação média anual varia entre 1000 e 1350 mm e a temperatura média anual varia entre 22 e 24^o C (NIMER 1972). O estudo foi efetuado ao longo da margem de uma estrada de terra batida próxima à Lagoa de Maricá. O trecho onde foi feita a maior parte das observações fica entre 500 e 1200 m depois da ponte sobre o canal que liga a Lagoa de Maricá ao mar. Foram feitas coletas mensais entre maio de 2000 e abril de 2001.

Reserva Biológica de Poço das Antas. Abrange uma área de aproximadamente 50.000 km², situada nos municípios de Silva Jardim e Casimiro de Abreu, RJ. A maior parte da reserva é coberta por Mata Atlântica de baixada. As temperaturas mais elevadas são registradas nos meses de janeiro e fevereiro, chegando a 40-42^o C, enquanto as mais baixas são registradas em junho e julho (PEREIRA *et al.* 1997). As chuvas são mais abundantes entre os meses de novembro e março e mais escassas no inverno (PEREIRA *et al.* 1997). Nos meses mais secos do ano é comum acontecerem

grandes queimadas na região. O estudo foi desenvolvido ao longo da estrada principal que corta a reserva. Foram feitas coletas com espaçamento de um a três meses entre abril de 2001 e março de 2003.

Parque Estadual de Jurubatiba. Possui cerca de 1.500 km² de área, situada nos municípios de Macaé e Quissamã, RJ. A área é constituída por uma faixa de vegetação que se estende por 44 km paralelos ao mar com largura entre 2 e 5 km. A área é coberta por vegetação de restinga bem preservada. As observações foram efetuadas ao longo de uma estrada de terra batida que atravessa a restinga paralelamente ao mar. Foram feitas visitas aperiódicas a esta localidade.

Parque Natural Municipal de Grumari. É uma unidade de conservação municipal, com área de cerca de 95 Km², situada no bairro de Grumari no município do Rio de Janeiro, RJ. A área é coberta por vegetação de restinga. Existe forte impacto ambiental de origem antrópica na região. As coletas foram feitas próximo às margens de uma estrada asfaltada que atravessa a área paralelamente ao mar. Foram feitas visitas aperiódicas a esta localidade.

Observação, coleta e criação em laboratório

O comportamento de nidificação das vespas foi estudado através de observação em campo. Os ninhos feitos no chão foram medidos com paquímetro e escavados para obtenção das presas. As presas portando ovos das vespas foram levadas ao laboratório e mantidas em potes plásticos forrados com papel absorvente levemente umedecidos. As fezes das presas eram retiradas diariamente para evitar a proliferação de fungos. O excesso de umidade deve ser evitado com este mesmo propósito. As distintas presas coletadas em uma mesma célula foram mantidas em um mesmo pote, a menos que elas não estivessem completamente paralisadas pelo veneno da vespa. Depois do período alimentar, a larva é transportada para um tubo de vidro, onde pode construir seu casulo. O formato cilíndrico do tubo simula o formato da célula natural. Isto é importante, pois a larva, usualmente toca todas as paredes do ninho durante a construção do casulo. Foi observado que larvas de distintas espécies conseguem construir o casulo em ambiente artificial sem a sustentação de paredes próximas, todavia, o formato do casulo resulta diferente do obtido em ninhos naturais.

Resultados e discussão

Sphex opacus Dahlbom, 1845

Habitat

Esta espécie foi estudada na Restinga de Barra de Maricá. Os ninhos foram observados às margens de uma estrada de terra batida que corta a área paralelamente ao mar. Neste local o solo era composto por uma mistura de barro e areia bastante compactada. Em geral, à volta dos ninhos não há vegetação, mas, quando presente, é composta por gramíneas e outras plantas herbáceas, cujo porte não é suficiente para encobrir os ninhos, que ficam, a maioria das vezes, expostos ao sol. A alimentação dos adultos ocorre próximo aos ninhos. Não foram observados machos nas proximidades do ninho. As fêmeas nidificam solitariamente, não tendo sido observadas agregações de ninhos, mesmo que pequenas.

Padrão de ocorrência anual

Foram encontradas fêmeas nidificando de maio a agosto de 2000. No mês de setembro não foram observados ninhos, apenas um adulto voando. Em abril de 2001 fêmeas em atividade de nidificação foram observadas novamente. Estes dados sugerem um padrão sazonal de ocorrência, restrito aos períodos menos quentes do ano.

Estrutura do ninho

Os ninhos são multicelulares, consistindo de um túnel principal cilíndrico, transversal ao solo, com cerca de 1,5 cm de diâmetro ($n = 3$) e 11-16 cm de profundidade ($n = 3$), e túneis secundários que partem do túnel principal e levam às células, que são paralelas ao solo. Dos três ninhos que foram escavados, dois possuíam duas células e um possuía uma célula. Contudo, todos os ninhos ainda estavam ativos e possivelmente seriam acrescidos de novas células. A terra retirada durante a escavação normalmente forma um monte que é mantido em um setor concêntrico à entrada do ninho.

Comportamento de escavação

Primeiro a fêmea corta a terra com as mandíbulas. Depois segura uma porção de terra entre o primeiro par de pernas e a cabeça e caminha para trás. Neste momento ela mantém as mandíbulas abertas, aparentemente para ajudar a segurar a terra. Quando chega a uma distância de 2-4 cm da entrada do ninho, ela arremessa a terra para trás por debaixo do corpo, com um movimento rápido

da cabeça e das pernas dianteiras. A terra pode chegar a uma distância de até 4 cm além do corpo da vespa, mas geralmente a distância é menor. Comumente, depois de arremessar a terra, a vespa imediatamente faz mais um movimento sincrônico das pernas dianteiras para trás, comportamento para o qual não foi detectada uma função. Durante a escavação, a fêmea entra e sai do ninho sempre percorrendo o mesmo caminho. A posição em que ela entra no ninho é sempre oposta à da célula. Depois de escavar por algum tempo, ela arruma o monte de terra que fica acumulada em torno da entrada do ninho devido à escavação. Para isto, ela caminha de ré e usa as pernas dianteiras para arremessar a terra para trás sob o corpo, ao mesmo tempo que usa as pernas traseiras para espalhar a terra para os lados. A distância e a trajetória que a fêmea percorre espalhando a terra varia ao longo da escavação de uma determinada célula. Em um dos casos observados, a fêmea no início da escavação andava por um percurso de até 13 cm de extensão que descrevia aproximadamente uma semi-circunferência; depois ela passou a espalhar a terra por um percurso retilíneo de 9 cm.

Provisão do ninho

As presas que foram observadas sendo utilizadas pelas fêmeas eram exclusivamente da família Tettigoniidae (Ensifera), sendo que do total de 16 presas coletadas apenas dois indivíduos eram adultos. Dentre as cinco células observadas, duas já tinham sido aprovisionadas completamente. Uma delas continha cinco presas e a outra oito. Em um dos casos a presa portadora do ovo era muito maior que as outras e a única adulta encontrada na célula. Mas as outras três presas com ovo que foram coletadas eram pequenas ninfas, de modo que parece não haver uma escolha da presa maior para a oviposição.

Manipulação da presa

A fêmea transporta a presa em vôo até as proximidades do ninho. Quando pousa no chão, a fêmea permanece segurando as antenas da presa com as mandíbulas e caminha até o ninho, ficando a presa sob seu corpo. Ela deixa a presa perto da abertura e entra no ninho andando de frente. Após alguns instantes, sai parcialmente do ninho andando de frente, segura a presa com as mandíbulas pelas antenas e a puxa para dentro, andando de ré. A oviposição é feita dentro do ninho, na primeira presa caçada. O ovo é colocado transversalmente na porção ventral do tórax da presa, aderido por uma extremidade próximo a junção da coxa com o corpo. As presas são depositadas na célula com a cabeça voltada para o fundo. A paralisia das presas é permanente; elas continuam capazes apenas de eliminar fezes e mexer um pouco as antenas e as peças bucais.

Fechamento provisório do ninho

Foram observadas fêmeas fechando provisoriamente a célula logo após a conclusão da escavação do ninho, com a célula ainda vazia, e depois de colocar a primeira presa dentro da célula. Outra fêmea fechou não apenas a célula, mas também o canal principal do ninho após colocar a primeira presa.

Para fechar provisoriamente a célula é utilizada a terra acumulada na entrada do ninho resultante da escavação. A vespa arremessa a terra para dentro do ninho com movimentos idênticos aos que faz quando cava. Depois entra no ninho e pode-se ouvir uma série de zumbidos curtos que ela emite, provavelmente devido a estar compactando a terra.

A fêmea que foi observada preenchendo totalmente o túnel principal do ninho se comportou de forma um pouco diferente da descrita anteriormente. Ela arremessava a terra do monte resultante da escavação para um ponto mais próximo da entrada do ninho, não diretamente para seu interior. Então ela entrava no ninho, saía e só então jogava a terra para dentro do ninho. Após o túnel estar totalmente preenchido, a vespa não compactou a terra, nem colocou pedras, folhas ou qualquer outro objeto sobre a entrada do ninho. Neste ninho havia apenas uma célula que continha uma única presa com ovo, indicando que ele ainda seria provisionado.

Em todas as observações, ao final do fechamento provisório, as fêmeas voaram circularmente ao redor do ninho algumas vezes antes de sair para caçar.

Comportamento de caça

O comportamento de caça foi observado apenas uma vez. A fêmea percorria uma área de aproximadamente 10 x 3 m, coberta não muito densamente por pequenas moitas de capim. A vespa voava de moita em moita e normalmente vasculhava a base dos tufo das graníneas, andando e emitindo um zumbido alto. Quando voava entre as moitas o zumbido emitido era ainda mais alto.

Alimentação do adulto

Foram observadas fêmeas se alimentando em *Boreria* sp. (Rubiaceae), planta muito abundante próximo aos ninhos.

Parasitismo

Foi encontrado um ninho contendo duas larvas de *Ormia* sp. (Diptera: Tachinidae: Ormiini). As espécies conhecidas deste gênero são parasitóides de ortópteros. É provável que a vespa tenha caçado presas já parasitadas.

Desenvolvimento e comportamento da larva em laboratório

Dos quatro ovos que foram levados ao laboratório dois eclodiram. O ovo eclode no segundo ou terceiro dia após a oviposição. Logo que a larva emerge, insere a parte anterior de seu corpo na região membranosa sob a perna da presa onde o ovo havia sido fixado. Durante o primeiro dia de desenvolvimento ela permanece imóvel nesta posição, consumindo a mesma presa. No segundo dia, antes de consumir totalmente a primeira presa, abandona seu corpo e começa a consumir parcialmente várias presas distintas. Ela se ocupa de cada presa por algumas horas; não há um padrão detectável de escolha das presas. A larva permanece mais tempo na primeira presa, na qual o ovo é fixado, provavelmente por que ela precisa atingir um determinado grau de desenvolvimento para que possa abandonar aquela presa e iniciar o consumo de outras. A larva começa a comer as presas pelo abdômen ou pela junção da perna com o corpo. O período alimentar é bastante rápido. Uma larva, no terceiro dia após a eclosão do ovo, já havia consumido completamente cinco ninfas e logo começou a tecer seu casulo de seda. Em um dos casos observados a larva consumiu até as partes mais duras do exoesqueleto das presas.

Comentários

Não existe nenhuma informação publicada sobre a biologia de *S. opacus*. Os padrões comportamentais relacionados à forma de carregar a presa e escavar o ninho são em geral semelhantes aos observados em outras espécies de *Sphex* (e.g. BROCKMANN 1980, GENISE 1980, EVANS *et al.* 1982). Contudo, o uso do terceiro par de pernas para espalhar a terra retirada do ninho não é um padrão comportamental usualmente observado em espécies de *Sphex*, sendo conhecido apenas em *S. argentinus* Taschenberg, 1869 e *S. ichneumoneous* (Linnaeus, 1758) (GENISE 1980).

Sphex dorsalis Lepeletier, 1845

Foram observadas duas fêmeas em novembro de 2000 na Restinga de Barra de Maricá. É uma espécie pouco freqüente na localidade. Os ninhos foram encontrados ao longo das margens de uma estrada de terra batida em locais expostos ao sol, sem vegetação ou folhiço ao redor. O solo onde os ninhos foram escavados era composto por uma mistura de areia e uma maior proporção de terra. Para cavar o ninho, a fêmea corta o solo com as mandíbulas e carrega porções de terra entre as pernas dianteiras e a porção oral da cabeça. Ela anda para trás em linha reta chegando a uma distância de até 10 cm da entrada do ninho e arremessa a terra para trás por debaixo do corpo. Logo depois de arremessar a terra, a fêmea freqüentemente move mais uma vez as pernas dianteiras, repetindo o movimento de arremessar para trás, mesmo já tendo se livrado de toda sua carga de terra. Não foi detectada uma função para este comportamento, que certamente não contribuía para espalhar a terra acumulada devido à escavação. A terra resultante da escavação permanece acumulada em um pequeno setor a cerca de 10-15 cm distante da entrada do ninho.

Quando eu me aproximei pela primeira vez de um dos ninhos observados, a fêmea, que estava cavando, aparentemente se assustou, então voou circularmente por volta do ninho, pousou próximo à abertura e entrou no ninho andando de ré. Ela permaneceu dentro do canal do ninho, próximo à entrada, por alguns minutos, por vezes com a cabeça ou parte do corpo fora do ninho. Ela fazia poucos movimentos, às vezes andava um pouco para frente ou para trás. Depois saiu do ninho e voltou a cavar. Em outro momento, uma pequena mosca se aproximou do ninho voando, então a fêmea imediatamente parou de cavar e, sem levantar vôo, virou de costas e entrou no ninho como descrito anteriormente. Ela não esboçou nenhuma reação de agressividade em relação à mosca.

Logo após completar a escavação da célula, a fêmea mais uma vez permaneceu no túnel principal do ninho por alguns instantes. Então, voou em busca de presas. Ela não construiu fechos temporários das células ou do túnel principal. Depois de alguns minutos, a fêmea pousou próximo ao ninho carregando uma ninfa de esperança (Tettigonidae) e andou em direção ao ninho mordendo a base das antenas da presa, que permanecia sob o corpo da vespa. Ela pôs a presa próximo à entrada do ninho e mais uma vez permaneceu dentro do canal do ninho, como descrito anteriormente, por alguns instantes. Então saiu do ninho, e entrou novamente, mas desta vez andando de frente. Logo em seguida saiu parcialmente do ninho andando de frente, mordeu a base das antenas da presa e a puxou para dentro, andando de ré. A fêmea ovipôs dentro do ninho na primeira presa estocada. O ovo era amarelo, cilíndrico e levemente curvo. Foi colocado no meio do tórax da presa, entre o primeiro par de pernas. Depois de aferroada pela vespa, a presa era capaz de fazer apenas poucos movimentos, mas, ainda assim, ela devorou o ovo da vespa depois de coletada

do ninho. O túnel principal do ninho construído por esta fêmea tinha 19 cm de profundidade e 8 mm de diâmetro, era levemente oblíquo próximo à entrada, mas logo tornava-se transversal à superfície do solo. O ninho tinha uma célula paralela ao solo, com sete ninfas de esperança (Ensifera: Tettigoniidae), mas provavelmente a fêmea acrescentaria novas células ao ninho.

A outra fêmea observada era idêntica em comportamento à anterior, contudo, não apresentava o comportamento de permanecer no canal do ninho em nenhum momento, o que era tão conspícuo no outro exemplar observado. Seu ninho tinha três células paralelas ao solo e o canal principal era transversal ao solo e tinha 28 cm de profundidade.

Comentários

O comportamento de *Sphex dorsalis* é conhecido pelo trabalho de GENISE (1980) e por algumas outras notas menores: SMITH (1862), BONDAR (1915, como *S. spiniger* Kohl, 1890), DOW [1932, como *Chlorion (Ammobia) dubidatum* (Cresson, 1872)], KROMBEIN & EVANS (1954). O comportamento das fêmeas observadas concorda em linhas gerais com o observado nos estudos anteriores e também com o comportamento de outras espécies (e.g. BROCKMANN 1980, GENISE 1980, EVANS *et al.* 1982). Contudo, o hábito de permanecer na entrada do ninho em certos momentos, apresentado por um dos indivíduos observados, é bastante peculiar. Comportamento semelhante a este foi observado por GENISE (1980) em *Sphex ichneoumoneus*, mas não foi descrito em detalhes por este autor. Este comportamento pode ser interpretado como uma forma de guarda do ninho, desde que ele foi observado em momentos em que aparentemente a fêmea sentiu o ninho ameaçado. Além disto, interessante, a fêmea apresentou o mesmo comportamento como uma ação fixa sem estímulos externos aparentes, exatamente nos momentos em que moscas-satélites (Diptera: Sarcophagidae: Miltogramminae) costumam sobrevoar os ninhos quando estão a espreita para parasitar presas de vespas que escavam ninhos no chão, ou seja, quando a fêmea parte para caçar e quando ela chega no ninho com a presa (S.C. Buys obs. pess.). Este fato, acrescentado ao desencadeamento do comportamento em decorrência da aproximação de uma mosca, sugere que o parasitismo por dípteros pode ter sido uma das pressões seletivas que levou ao desenvolvimento deste comportamento de defesa do ninho.

Prionyx thomae (Fabricius, 1775)

Habitat e padrão de ocorrência anual

Esta espécie foi estudada na Restinga de Barra de Maricá (RBM), na Reserva Biológica de Poço das Antas (RPA), no Parque Nacional de Jurubatiba (PNJ) e na Reserva Municipal de Grumari (RMG). Em RBM foram observadas fêmeas nidificando em todos os meses entre maio de 2000 e abril de 2001, exceto em agosto e dezembro. Nas outras localidades foram feitas observações esparsas. Os ninhos encontrados em RBM, RPA e PNJ estavam ao longo das margens de estradas de terra compactada. A maior parte dos ninhos foi encontrada em substrato composto por uma mistura de areia e argila, mas a proporção destes dois materiais é variável. Em RBM o substrato onde os ninhos foram encontrados era composto com mais argila do que areia; em RMG o substrato continha mais areia do que argila; em RPA foi encontrado um ninho em substrato argiloso muito compactado, sem areia misturada. Os ninhos são escavados geralmente em locais expostos ao sol, sem vegetação ao redor. Mas também foram observadas fêmeas escavando sob gravetos ou moitas de capim. Os ninhos ficam muito próximos às plantas nas quais as fêmeas se alimentam. Não foram encontradas agregações de fêmeas nidificando.

Estrutura do ninho

Os ninhos consistem de um túnel cilíndrico, que varia de ligeiramente a muito oblíquo em relação ao solo, e uma célula, mais larga, onde a presa é depositada, que fica paralela ao solo. As dimensões de alguns ninhos observados são mostradas na Tabela IV. Um dos ninhos observados foi construído em uma pequena elevação do terreno, de modo que o túnel era quase paralelo ao solo. Em RPA foram coletados dois ninhos, um deles no meio de uma estrada de terra batida, onde o solo era muito compactado (Tab. IV: fêmea 7), ambos fortemente oblíquos em relação ao solo. É comum o ninho ser reto no início e recurvado no final, provavelmente devido a obstáculos encontrados pela fêmea durante a escavação.

Provisão

A fêmea coloca apenas uma presa em cada ninho, sempre da família Acrididae (Caelifera). As seguintes espécies foram registradas como presa: Gomphocerinae: Scyllinini: *Rhammatocerus pseudocyanipes* Assis-Pujol, 1997 [RBM; PNJ]; Orphulellini: *Orphulella punctata* (De Geer, 1775) [RBM; PNJ]; Melanoplinae: Dichrophini: *Dichrophus* (*Dichrophus*) *bergi* [RBM; RPA]; Ommatolampinae: Abracrini: *Abracris flavolineata* (De Geer, 1773) [RPA].

Caça e armazenamento da presa

A fêmea caça a presa antes de começar a cavar o ninho. Ela anda rapidamente pelo chão e pela vegetação rasteira por percursos que parecem ser aleatórios. Às vezes, voa para um ponto pouco distante e volta a procurar por presas andando. Depois de encontrar um gafanhoto e paralizá-lo, injetando veneno em seu corpo, a fêmea leva sua presa para uma moita de vegetação rasteira, a poucos centímetros do chão (Tab. IV), e a deixa armazenada. Usualmente, ela faz um vôo circular de reconhecimento do local e imediatamente começa a procurar um local para escavar o ninho.

Em RMG foi observada uma fêmea que, após ter acabado de cavar o ninho, foi buscar a presa no local onde a deixara armazenada e percebeu que a havia perdido. Esta fêmea, depois de procurar por bastante tempo a presa, caçou outra e a colocou no mesmo ninho. Este foi um caso em que o comportamento de primeiro caçar a presa depois cavar o ninho foi invertido.

Seleção da área de nidificação

Depois de armazenar a presa, a vespa sai a procura de um local para cavar o ninho. Ela anda pelo chão e geralmente inicia várias escavações que são logo abandonadas. Muitas vezes, quando abandona uma escavação, a fêmea joga uma pequena quantidade de terra em seu interior. Isto é feito arremessando a terra para trás sob o corpo com movimentos das pernas dianteiras em um processo muito rápido, que leva poucos segundos. O fechamento destes orifícios nunca é completo. Durante a seleção, a fêmea costuma ir ao local de armazenamento para verificar a presa. Uma fêmea observada durante os 27 minutos que durou a seleção do sítio de nidificação abriu e fechou quatro buracos, sendo que um deles ela escavou por três minutos, e verificou a presa por quatro vezes.

Escavação do ninho

Quando acha um local apropriado, a vespa cava muito rapidamente. Uma fêmea observada, em dois minutos, cavou um buraco no qual cabia seu corpo inteiro. Ela corta o solo com as mandíbulas e segura a terra entre a cabeça e o primeiro par de pernas. Então, anda de ré transportando a terra. Quando chega na entrada do ninho, arremessa a terra para trás sob seu corpo com um movimento rápido e sincrônico do primeiro par de pernas e da cabeça. A terra não é jogada muito longe, chegando a poucos milímetros além do corpo da vespa. A fêmea entra e sai do ninho percorrendo sempre o mesmo caminho. A terra retirada do ninho fica acumulada em um pequeno setor à volta do ninho. Geralmente a vespa não espalha a terra acumulada, mas por duas vezes foram observadas fêmeas dispersando a terra cavada arremessando para trás com o primeiro par de pernas.

Tabela IV. Parâmetros quantitativos do comportamento de fêmeas de *Prionyx thomae* em quatro localidades do Estado do Rio de Janeiro: Restinga de Barra de Maricá (RBM), Reserva Biológica de Poço das Antas (RPA), Parque Nacional de Jurubatiba (PNJ) e Reserva Municipal de Grumari (RMG). **Estrutura do ninho:** D.A.= diâmetro da abertura, C.T. = comprimento total, P.C. = profundidade máxima; **primeiro local de armazenamento da presa:** A.D.1 = distância em relação ao ninho; A.A.1 = altura em relação ao chão; **segundo local de armazenamento da presa:** A.D.2 = distância em relação ao ninho; **tempo de etapas comportamentais:** T.S. = seleção da área de nidificação; T.E. = escavação do ninho; T.F. = fechamento do ninho; T.T. = tempo total da escavação ao fechamento.

Local	Nº da fêmea	D. A. (mm)	C.T. (cm)	P. M. (cm)	A.D.1 (m)	A.A.1 (cm)	A.D.2 (m)	T.S. (min.)	T.E. (min.)	T. F. (min.)	T.T. (min.)
RBM	1	-	-	3,5	6	-	0,8	15	14	5	47
	2	-	-	4	6,6	3	-	Cerca de 30		9	39
	3	11	-	3,5	-	-	0,8	-	-	-	-
	4	-	-	4,1	1,2	-	0,2	-	-	-	-
	5	6-7	-	4,2	-	2	-	-	-	-	-
	6	6,5	5,3	-	-	5	-	-	-	-	12
RPA	7	-	4,5-5,0	2,5	-	-	ausente	-	-	-	60
	8	10	-	3	-	-	-	-	-	-	-
PNJ	9	-	-	3,5	1,4	1,5	ausente	-	17	-	-
	10	-	-	2,5-3,0	-	-	-	-	-	-	-
RMG	11	-	-	4,2	-	-	-	-	-	-	-
	12	-	5	3,2	3,5	-	1,2	-	-	-	-

No início da escavação a vespa comumente interrompe seu trabalho de escavar e olha em volta, provavelmente, para verificar o local. Muitas vezes, ela pousa na vegetação rasteira das redondezas do ninho, olha para várias direções e emite um característico zumbido curto.

Transporte e manipulação da presa

Depois de escavar o ninho, a fêmea busca a presa no local onde estava armazenada. Ela agarra a presa pelas antenas com as mandíbulas e monta sobre seu corpo. A presa fica sempre com o ventre voltado para baixo, encostado no chão. A vespa transporta a presa andando. Usualmente ela bate as asas aparentemente para impulsionar sua caminhada, mas não chega a levantar vôo. Então, a presa é colocada em um novo local de armazenamento, que pode ser no chão ou sobre uma pequena moita de capim, a poucos centímetros do chão. Logo após largar a presa, ela geralmente faz um vôo de reconhecimento; depois anda até o ninho e entra nele, como se o verificasse, e imediatamente retorna para buscar a presa. A fêmea coloca a presa na entrada do ninho, e entra, andando de frente. No seu interior, a fêmea muda de sentido e sai parcialmente do ninho, andando de frente. Então, segura a presa com as mandíbulas pelas antenas e a puxa para dentro, andando de

ré. A presa é colocada no ninho apoiada sobre sua porção lateral, com a cabeça voltada para o fundo do ninho. A oviposição é feita dentro do ninho. O ovo é colocado na coxa traseira da presa, aderido por uma extremidade junto a inserção da coxa com o tórax.

Fechamento e camuflagem do ninho

Para fechar o ninho, a vespa recolhe terra das redondezas com as mandíbulas e a leva para o interior do ninho. Dentro do ninho a fêmea emite um zumbido, que provavelmente é resultado de estar compactando a terra. O canal do ninho é totalmente preenchido com terra, ficando indistinto do solo ao redor. Em um dos casos observados, a fêmea agarrou uma pedra com as mandíbulas e a pressionou sobre a abertura do ninho, de forma a compactar o material depositado sobre o ninho.

Alimentação dos adultos e comportamento do macho

Em RBM foram observadas diversas vezes fêmeas se alimentando em *Boreria* sp. (Rubiaceae). Uma fêmea foi observada por bastante tempo enquanto se alimentava. Ela voava por um percurso retilíneo onde havia uma agregação de *Boreria*. A vespa visitava diversas flores em uma mesma planta depois passava para outra planta próxima. Ela ia de flor em flor voando, geralmente não andava pelo caule da planta. No mesmo local havia um macho que voava sobre as plantas de *Boreria* e às vezes pousava sobre as flores, mas não estava se alimentando. Não foi observada nenhuma interação entre o macho e a fêmea.

Durante cerca de duas horas o comportamento de um *P. thomae* macho foi observado em RPA. Ele permaneceu voando por uma trajetória constante de 20-25 m, ao longo da beira de uma estrada em um ponto exposto ao sol e com muitas pequenas plantas herbáceas. Ele seguia sempre a mesma direção e, em um ponto mais ou menos constante, mudava de sentido e voltava. Nunca retornava antes de completar o percurso. O macho voava lentamente e, com frequência, pousava sobre ramos ou folhas de plantas e sobre flores de *Boreria* sp., ainda que não se alimentasse nelas. Muitas vezes ele pousava exatamente sobre os mesmos pontos. Na maior parte do tempo, ele voava por volta de 20 a 30 cm de altura do chão, raramente passava de 50 cm de altura do chão. O percurso podia ser um pouco sinuoso, mas a vespa se afastava da estrada no máximo 1,5 m. Durante este período foram observados três encontros com um outro macho da mesma espécie que veio pousar sobre plantas dentro desta área. Nestas ocasiões ambos os machos apresentavam um comportamento estereotipado de voar um de frente para o outro, descrevendo círculos e espiralando para cima. Depois voavam para lados distintos. Não havia contato corporal entre eles. O outro macho era nitidamente maior, voava mais rápido e sem uma trajetória definida.

Posição de repouso, apreensão e agressividade

Um macho criado em laboratório permanecia em posição estereotipada de repouso durante a noite ou em dias de frio. Ele ficava com as antenas voltadas para baixo, com as mandíbulas fechadas, as asas sobre o corpo e o abdômen parado. Em um dia chuvoso, foi observada uma fêmea pousada em uma folha de uma planta herbácea, a poucos centímetros do chão, em posição semelhante àquela observada durante o estado de repouso noturno do macho em laboratório.

As fêmeas quando perturbadas ficam com as antenas distendidas, formando um ângulo reto em relação à cabeça. Depois fazem um movimento característico de flexionar o conjunto de pernas de um lado do corpo e distender o do lado oposto, então revezar este movimento rapidamente várias vezes. Esta reação é observada quando há aproximação de outros insetos ou de objetos estranhos ao ninho. Por vezes elas culminam em avançar sobre o objeto.

Desenvolvimento e comportamento da larva

Foram criadas no laboratório duas larvas até a maturidade. As observações feitas nas duas ocasiões foram muito similares, por isto a seguir é exposto o resultado obtido em apenas uma delas.

25/05/2000 – A presa portando o ovo foi coletada de dentro do ninho nas primeiras horas da tarde. Mesmo paralisada, a presa continuava a expelir fezes, também era capaz de fazer alguns movimentos com as peça bucais, antenas e pernas; quando manipulada fazia um movimento rápido e forte com as pernas traseiras, como aquele que faz quando pula. O ovo é amarelo intenso; o formato é cilíndrico e fortemente encurvado.

27/05 – Ao amanhecer o ovo havia eclodido. Tão logo emergiu, a larva penetrou parcialmente no corpo da presa, aproveitando a parte membranosa entre a coxa e o tórax, onde o ovo estava aderido. Neste momento, a larva apresentava coloração amarela, menos intensa do que a do ovo. Ao final do dia a larva passara a apresentar cor bege.

28/05 – Durante a noite a presa expeliu um líquido escuro, manchando o papel que forrava o pote de criação ao redor do seu abdômen. Ela apresentava poucos movimentos e ainda pela manhã parou de responder aos estímulos mecânicos, indicando que estava morta. Durante este dia a larva passou a apresentar uma coloração branca acinzentada. A larva permaneceu sem movimentos externos aparentes.

29/05 – Foi observado pela primeira vez um movimento da larva, que contraiu levemente o corpo quando o pote de criação foi movimentado. O corpo da larva era amarelado no segmento anal e marrom avermelhado no restante do corpo. Contudo, a coloração vermelha era devida a estruturas internas, não ao tegumento.

30/05 – Ao amanhecer a larva estava fora do corpo da presa. A exoequeleto da presa estava bastante preservado, apenas uma perna tinha sido separada do corpo. O corpo da larva era nitidamente dividido em duas partes: a parte que ficava imersa no corpo da presa, que era estreita, cilíndrica e capaz de se mover em todas as direções, constituída pela cabeça, tórax e dois primeiros segmentos abdominais, e a parte que permanecia fora do corpo da presa, que era dorsiventralmente achatada, capaz de poucos movimentos, constituída pela restante do abdômen. Era possível observar grânulos brancos sob o tegumento da larva. Estes grânulos eram abundantes por todo o corpo, exceto no segmento anal. Após abandonar a presa, a larva permaneceu imóvel a seu lado por algum tempo. Depois do que passou a fazer movimentos com se procurasse as paredes do ninho. Então foi transferida para um tubo de vidro e logo começou a tecer seu casulo. Ela começou por tecer fios de seda no fundo, depois por toda a volta do tubo, ligando vários pontos. Antes de concluir este trabalho e iniciar efetivamente a construção do casulo, excretou uma substância vermelha sobre o algodão que obliterava o tubo. Neste ponto o casulo ficou fixado no algodão. No final deste dia a parede externa do casulo, que apresenta duas camadas, já estava pronta.

31/05 – O casulo ganhou uma coloração mais escura, provavelmente pela construção da parede interna. Ambas as paredes do casulo têm formato fusiforme e coloração marrom, sendo a interna mais escura. O casulo é menor do que o comprimento da larva, que fica em seu interior com o tórax dobrado.

24/06 – Emergiu um macho do casulo.

19/07 – O adulto morreu em cativeiro.

Comentários

Existem várias notas sobre o comportamento de *P. thomae* na literatura (HARTMAN 1905, WILLIAMS 1913, RAU & RAU 1918, EVANS 1958a, GRISSELL 1981). Contudo, este táxon parece representar na verdade um conjunto de espécies crípticas, sendo necessário cautela ao considerar que estes diversos estudos se refiram à mesma espécie. GRISSELL (1981) estudou alguns indivíduos identificados como *P. thomae*, mas que apresentavam características comportamentais muito peculiares, como utilizar ninhos abandonados do caranguejo de manguezal *Uca rapax* (Smith) para nidificar. Este consiste de um registro singular para vespas esfeciformes, além de ser a única observação do uso cavidades preexistentes para a nidificação no gênero. O autor admitiu que provavelmente encontrou uma espécie críptica e preferiu colocar em seu artigo o epíteto específico entre aspas: *P. "thomae"*.

O comportamento de construção do ninho e manipulação das presas observados nesta espécie é, em geral, semelhante ao observado em outras espécies (e.g. JANVIER 1926, 1928, EVANS

1958, EVANS *et al.* 1982). O comportamento de machos não tinha sido estudado anteriormente em nenhuma espécie de *Prionyx*, exceto pelo comentário de RAU & RAU (1918) de ter observado que a cópula de *P. atratus* (Lepeletier, 1845) ocorre em flores. O comportamento territorial dos machos de *P. thomae* se assemelha ao de *Ammophila harti* (Fernald, 1831) (HAGER & KURKZEWSKI 1985).

Prionyx fervens (Linnaeus, 1758)

Esta espécie foi estudada no Parque Estadual de Jurubatiba. Foi observada uma fêmea nidificando na beira de uma estrada de terra batida próxima ao mar. A área era coberta predominantemente por vegetação herbácea e havia plantas arbustivas baixas esparsamente distribuídas. A fêmea foi avistada pela primeira vez por volta das 11:00 horas. Ela estava sobre um pequeno arbusto próximo a sua presa, um adulto de *Schistocerca cancellata* (Serville, 1838). A presa, que estava completamente paralisada, foi deixada sobre um ramo a 11 cm de altura do chão. Aparentemente ela havia acabado de colocar a presa naquele local. Logo em seguida, ela passou a procurar um ponto para cavar o ninho, permanecendo nesta atividade por cerca de duas horas. Neste período ela voltou apenas uma vez ao local de armazenamento da presa para inspecioná-la.

Durante o processo de seleção da área de nidificação, a fêmea se distanciava no máximo cerca 15 m da presa. A vespa ficava alguns poucos minutos explorando áreas pequenas, de poucos centímetros quadrados, andando pelo chão e antenando o substrato. Não efetivando a escavação do ninho, ela buscava outra área para explorar, voando normalmente uma distância de cerca de 10 a 20 m da área anterior. Ela tentou cortar com as mandíbulas o solo muito compactado do meio da estrada em diversos pontos, mas não chegou a escavar, aparentemente porque o solo era muito duro. Antes de cavar o ninho definitivo, a fêmea começou a cavar dois buracos no solo menos compactado da beira da estrada, mas logo os abandonou. Um destes buracos tinha 32 mm de profundidade e 17 mm de diâmetro. Em uma das vezes que desistiu de cavar, arremessou para trás sob o corpo uma pequena quantidade de areia para dentro do buraco, o que fez com movimentos sincrônicos do primeiro par de pernas. O ninho foi feito em um ponto com substrato composto por areia bem grossa, inclusive com pedaços de conchas do mar, misturadas com barro fino. Todos os pontos testados pela vespa durante o processo de seleção da área de nidificação estavam em locais abertos, expostos ao sol, sem vegetação ou folhagem ao redor.

Para escavar o ninho, a fêmea corta o solo com as mandíbulas, segura uma porção de terra entre o primeiro par de pernas e a porção oral da cabeça, caminha de ré até a entrada do ninho e arremessa a terra para trás por debaixo do corpo, com um movimento rápido da cabeça e das pernas

dianteiras. A terra cai a poucos milímetros de distância além do corpo da vespa. Quando corta a terra ela emite um zumbido facilmente audível. Por vezes a vespa interrompe por alguns segundos a escavação do ninho e pousa na vegetação das redondezas. Durante a escavação de um dos buracos que foi abandonado, que durou 12 minutos, a vespa interrompeu a escavação quatro vezes. Na primeira ela pousou consecutivamente sobre dois ramos de plantas distintas; na segunda vez ela caminhou em volta do ninho muito rapidamente e logo voltou a escavar; na terceira e na quarta vez ela pousou sobre o mesmo ramo de uma outra planta. A altura dos ramos em que a fêmea pousou ficava entre 15 e 25 cm de altura do chão. Ela permanecia rapidamente sobre a planta e olhava para os lados, sempre movendo as asas levemente. Sempre antes de voltar a escavar, a vespa emitia um característico zumbido curto.

Quando a vespa era ameaçada experimentalmente com um pequeno objeto, fazia um movimento característico, se apoiando revezadamente sobre as pernas dos distintos lados do corpo e flexionando-as rapidamente. Em um momento que passou um carro próximo ao buraco que a vespa estava cavando, ela voou para um ponto a mais ou menos 4 m de distância e pousou no chão, onde ficou por cerca de cinco minutos. Ela permaneceu fazendo movimentos curtos de abrir e fechar as asas e, pouco antes de voltar a cavar, emitiu seu característico zumbido curto por algumas vezes.

O ninho consistia de um túnel recurvado e fortemente oblíquo ao solo, com aproximadamente 13 cm de comprimento total e 2 cm de diâmetro. A abertura era um pouco mais larga, com aproximadamente 2,5 cm de diâmetro. O tempo total de escavação do ninho foi de cerca de 40 minutos. O ninho estava a 14 m de distância do local de armazenamento da presa.

Assim que acabou de escavar o ninho, a vespa foi buscar a presa. Ela segurou a base de suas antenas com as mandíbulas, montou sobre seu corpo, que ficou com o ventre encostado no chão, e caminhou até a entrada do ninho. Enquanto carregava a presa, a fêmea batia as asas, o que aparentemente servia para ajudar a impulsioná-la para frente. Em um trecho em que não havia obstáculos à sua frente, a vespa bateu as asas com muito mais velocidade, e pode caminhar mais rápido. Contudo, em momento nenhum levantou a presa do chão. A fêmea deixou a presa em um segundo local de armazenamento, no chão, a 85 cm de distância do ninho, em um ponto aberto e desprotegido, com o ventre encostado no chão. O tempo de transporte do primeiro local de armazenamento para o segundo foi de cerca de dois minutos. Logo depois, a fêmea voltou a cavar por mais oito minutos, interrompendo esta atividade depois de cinco minutos para inspecionar e antenar a presa. Depois a fêmea trouxe a presa até a entrada do ninho e entrou andando de frente. Saiu parcialmente do ninho andando de frente, mordeu a base das antenas da presa e a puxou para dentro do ninho andando de ré. Ovipôs e saiu do ninho andando de frente. Logo em seguida começou a fechar o ninho.

Para fechar o ninho, a fêmea arremessava por debaixo do corpo a terra acumulada na entrada do ninho para dentro com o primeiro par de pernas. Então entrava no ninho e era possível ouvir um zumbido, que provavelmente era resultado de estar compactando a areia. Este zumbido era longo e muito distinto do observado anteriormente.

A presa foi colocada dentro do ninho deitada sobre uma lateral do corpo, com a cabeça voltada para o fundo da célula. O ovo estava aderido ao corpo da presa na junção de uma perna dianteira com o tórax.

Desenvolvimento e comportamento da larva em laboratório

Logo após a oviposição, o ovo era amarelo intenso e fortemente recurvado, mas gradativamente ganhou uma coloração pardacenta. O ovo eclodiu no terceiro dia após a oviposição e a larva, recém emergida, inseriu a parte anterior do corpo na junção entre a perna e o corpo da presa, onde o ovo havia sido fixado. A presa permaneceu capaz de fazer movimentos vigorosos com o terceiro par de pernas, até o segundo dia de desenvolvimento. No terceiro dia de desenvolvimento a presa morreu, provavelmente à noite. A partir da madrugada, a larva, que até então era verde claro, passou gradativamente a adquirir uma coloração parda. Durante a maior parte do quarto dia de desenvolvimento, ainda não eram perceptíveis movimentos da larva, que continuava imersa no corpo da presa como no início do desenvolvimento. Até que por volta das 10:00 horas, a larva passou a consumir a presa externamente. No quinto dia de desenvolvimento ela começou a apresentar uma coloração amarela intensa. Por volta das 10:00 horas da manhã, a larva encerrou a fase alimentar. Foi então colocada em um tubo de ensaio e pouco depois começou a construir o casulo de seda. Mais ou menos 17:00 horas o casulo já estava com o formato fusiforme. Ela continuou até a noite passando uma substância excretada internamente no casulo. Próximo ao final do desenvolvimento, a larva excretou um líquido amarelo, aparentemente pela fenda anal.

Comentários

Existem algumas pequenas notas sobre o comportamento de *P. fervens* [CONIL 1878, como *Enodia fervens*, BONDAR 1915, como *Sphex striatulus* Smith, 1856, EVANS 1958a como *P. striatus* (Smith, 1856)], que concordam em linhas gerais com as observações aqui apresentadas.

Eremnophila binodis (Fabricius, 1798)

Habitat e padrão de ocorrência anual

Esta espécie foi estudada na Reserva Biológica de Poço das Antas. Ela é comumente observada pousada ou sobrevoando a vegetação das margens das estradas que cortam a reserva. Embora adultos sejam observados comumente em todos os meses do ano, os ninhos não são facilmente encontrados. Foram observados ninhos na terra compactada da beira da estrada principal que corta a reserva; em locais sem vegetação ou folhíço ao redor.

Provisão do ninho

Foi encontrado apenas um ninho contendo presa. Nele havia uma única larva de lepidóptero.

Estrutura do ninho

O ninho é composto de um túnel cilíndrico perpendicular ao solo e uma única célula paralela ao solo. Um ninho escavado tinha 4,8 cm de profundidade máxima.

Escavação do ninho

As fêmeas procuram local para nidificar andando pelo chão e tocando o substrato com as antenas. Frequentemente, as fêmeas desistem de cavidades que começaram a cavar. Nestes casos, as cavidades são fechadas com pedras e areia, de forma semelhante à que a fêmea faz quando fecha o ninho definitivo. A escavação do ninho foi observada duas vezes. Logo no início da escavação, a fêmea corta a terra com as mandíbulas e a dispersa em diversas direções, arremessando com o primeiro par de pernas para trás sob o corpo. Mas logo a fêmea passa a segurar a terra cortada entre as mandíbulas e o primeiro par de pernas e a descartá-la em vôos rápidos e curtos. Uma fêmea, para descartar a terra, voava a cerca de 5 cm de distância do ninho e a não mais que 10 cm de altura do chão; outra fêmea voava a 20-25 cm de distância do ninho. As fêmeas às vezes retiram pedras durante a escavação, que são carregadas andando e deixadas a distâncias similares àquelas em que a terra é descartada em vôo. Esta mudança de comportamento provavelmente é devida ao maior peso das pedras, que dificultaria o transporte em vôo. Uma das fêmeas observadas fez seu ninho em um local onde havia uma certa inclinação adjacente. A fêmea quando se deslocava nesta direção para descartar a terra, o fazia andando, ao invés de voar. Mas quando se deslocava em outras direções o fazia voando. A medida que a escavação do ninho se desenvolve as fêmeas tendem a se deslocar apenas em uma direção. Uma fêmea gastou 35 minutos para completar a escavação de um ninho.

Fechamento provisório do ninho

Logo depois de terminar a escavação, a fêmea fecha o ninho temporariamente. Primeiro ela coloca um objeto, usualmente uma pedra, que se adeqüe à entrada do ninho e sustente outros objetos que são colocados por cima. Normalmente a vespa tenta várias vezes adequar um determinado objeto escolhido à abertura do ninho, mas só mantém aquele que se encaixe com perfeição. A busca pelos objetos usados no fechamento do ninho é feita nas redondezas do ninho. Uma fêmea buscou um pedaço de barro ressecado a 50 cm da entrada do ninho; uma outra fêmea não foi além de 10 cm de distância do ninho durante todo o processo de fechamento. Depois a fêmea joga areia por cima, que é arremessada para trás sob o corpo com o primeiro par de pernas. Uma das fêmeas compactou a terra sobre o ninho utilizando as mandíbulas, emitindo um zumbido facilmente audível. Em uma das observações, o fechamento provisório do ninho levou cerca de cinco minutos, e em outra observação dez minutos. Logo após fechar o ninho, as fêmeas começam a andar pelo chão, tocando o substrato com as antenas, como se estivessem procurando outro local para escavar.

Comportamento territorial do macho

Em uma ocasião, um macho foi observado percorrendo repetidamente uma mesma trajetória de cerca de 30 m ao longo da beira de uma estrada, a mais ou menos 30-50 cm do chão. A área era exposta ao sol e o dia era muito quente e ensolarado. Ele seguia o mesmo sentido e quando chegava ao final da trajetória virava 180° e retornava. Por vezes, durante o trajeto, ele pousava em pontos que se repetiam. Entre 13:50 e 14:10 horas ele foi e voltou três vezes pelo mesmo percurso. Algumas vezes ele encontrou outro macho dentro da área que percorria, então os dois apresentaram um comportamento estereotipado que consiste de voar espiraladamente para cima por alguns segundos, um de frente para o outro. Por duas vezes foi observado um macho se aproximar e permanecer pairando sobre outro pousado, o que também desencadeia a reação descrita logo atrás. Como a área percorrida pelo macho é constante e aparentemente é protegida de outros machos, este comportamento pode ser interpretado como um tipo de territorialismo. Em um momento que o macho residente encontrou um macho de *Prionyx thomae* (Hymenoptera: Sphecidae) que se alimentava em flores de *Boreria* na mesma área, avançou sobre ele e houve contato físico entre os dois. O macho de *P. thomae* abandonou a área. É um fato notório que a reação de agressividade de membros da mesma espécie seja ritualizada, enquanto as interações interespecíficas, resultem em contato físico.

Cópula

É comum ver casais em cópula pousados no chão ou sobre a vegetação. A cópula pode durar várias horas. Em uma ocasião, o comportamento de corte foi observado em detalhes. Uma fêmea permanecia andando pelo chão por uma área de aproximadamente 1 m², antenando o substrato, como se procurasse um local para escavar o ninho. Dois machos andavam próximos a uma distância que não era inferior a 50 cm da fêmea. O comportamento dos machos era idêntico ao da fêmea, mas eles são facilmente reconhecidos por terem uma conspícua pilosidade dourada na fronte e o tamanho corporal menor. Os dois machos algumas vezes avançaram um sobre o outro, aparentemente havendo contato físico entre eles neste momento. Os três indivíduos ficaram durante horas se comportando assim. Em um dado momento um dos machos, o que tinha maior tamanho corporal, em um vôo rápido e certo, se pôs sobre a fêmea, agarrando-a com as mandíbulas pelo pescoço. O macho expôs a genitália e ficou tentando a cópula, enquanto a fêmea permanecia lutando para se livrar dele. Os dois faziam movimentos circulares do abdômen. Eles voaram juntos e pousaram sobre a folha de uma árvore a mais ou menos 2 m de altura do chão. Eles foram coletados e permaneceram durante várias horas unidos dentro do pote de coleta.

Comportamento de vôo, apreensão e defesa do ninho

Estas vespas não emitem sons quando voam, elas podem ficar paradas no ar e mudar de direção com grande agilidade enquanto voam. Foram observadas fêmeas decolando do chão em ângulo de 90° em relação ao solo e subindo assim por vários metros. Quando estão apreensivas, as fêmeas mantêm as antenas eretas e voltadas para cima, formando um ângulo reto em relação à cabeça. A fêmea espanta formigas dos arredores do ninho enquanto está cavando.

Parasitismo

Um ninho fechado foi observado quando estava sendo violado por uma espécie de *Ammophila* para roubar a presa. Não foram observados parasitóides.

Desenvolvimento e comportamento da larva em laboratório

Uma presa portando ovo da vespa foi criada em laboratório. O ovo era amarelo, cilíndrico com as extremidades arredondadas. A eclosão ocorreu no dia seguinte à oviposição. A larva da vespa era verde, sendo que no início de desenvolvimento o verde era mais intenso. Ela apresentava muito pouca mobilidade, provavelmente se alimentando por sucção. Desde o início do desenvolvimento ela permaneceu na mesma posição e não retirou a cabeça de dentro do corpo da

presa. À medida que a larva crescia a presa murchava. No quarto dia depois da eclosão do ovo, a larva começou a consumir a parte externa da presa. Não foi possível detectar em que momento a presa morreu. O período total de alimentação foi de quatro dias. No final restou apenas a cápsula cefálica da presa. O tempo de desenvolvimento desde eclosão do ovo à emergência do adulto foi 42 dias.

Comentários

Muito pouco é conhecido sobre a biologia de espécies do gênero *Eremnophila*, existindo apenas notas fragmentárias (PECKHAM & PECKHAM 1898, RAU 1922, RICHARDS 1937 KROMBEIN 1958, EVANS 1959c, GENISE 1981b, BUYS 1999). Sobre o comportamento de *E. binodis* existe só uma nota, que trata principalmente da escavação e fechamento temporário do ninho (BUYS 1999), estudo que também foi efetuado na Reserva Biológica de Poço das Antas. Até onde é conhecido, o comportamento de escavação do ninho e manipulação das presas das espécies deste gênero é semelhante ao de espécies de *Ammophila* (e.g. EVANS 1959, POWELL 1964). O comportamento de fechar cavidades abertas durante o processo de seleção da área de nidificação não é usual em espécies de *Ammophila*. A cópula durante um tempo prolongado foi observada em outras espécies de Sphecinae, como por exemplo *Ammophila pubescens* Curtis, 1836 (BAERENDS 1941). O comportamento territorial do macho é semelhante ao observado por HAGER & KURKZEWSKI (1985) em *Ammophila harti* e ao descrito anteriormente no presente trabalho em *Prionyx thomae*.

Ammophila sp. 1

Habitat e padrão de ocorrência anual

Esta espécie foi estudada na Restinga de Barra de Maricá. Ela foi observada em todos os meses de maio de 2000 a abril de 2001. No mês de novembro e dezembro de 2000 a densidade de nidificação foi nitidamente maior que nos outros meses. As fêmeas foram observadas nidificando em áreas com vegetação rasteira e solo de areia grossa compactada, geralmente misturada com barro. Os ninhos ficam expostos ao sol, sem proteção de vegetação ou folhicho.

Estrutura do ninho

O ninho tem formato de “L”, sendo constituído de um túnel cilíndrico perpendicular ao solo, com 6-7 mm de diâmetro ($n = 3$) e 3,2 a 5 cm ($n = 4$) de profundidade. A célula consiste de um canal perpendicular, com 1,8-2 cm de comprimento ($n = 2$), que parte do fundo do canal principal.

Provisão do ninho

Foram encontrados ninhos com uma a três larvas de lepidópteros. O ovo é colocado na parte lateral do segundo ou terceiro segmento abdominal da primeira presa colocada no ninho.

Comportamento de escavação

A escavação completa de um ninho foi observada uma vez, mas diversas outras vezes foram acompanhadas escavações já iniciadas. Quando começa a escavar o ninho, a fêmea corta o solo com as mandíbulas, se posicionando em várias direções em relação ao ponto em que está cavando, e joga a terra para os lados aleatoriamente com as mandíbulas. Neste momento ela não voa com a terra, e parece não utilizar as pernas na escavação. Pouco depois, a fêmea passa a entrar no pequeno orifício, que cresce muito rapidamente, ao longo de um mesmo eixo e a levar a terra em vôo presa entre as mandíbulas e o primeiro par de pernas. A trajetória dos vôos primeiro varia bastante, mas, à medida que o ninho é escavado, a fêmea passa a percorrer um menor número de trajetórias, que por fim normalmente é reduzido a um. A terra é liberada a uma distância de até 35 cm do ninho. Em uma ocasião foi observada uma fêmea que fazia vôos rentes ao chão a uma distância entre 5 e 10 cm para jogar a terra; neste dia ventava muito e talvez este comportamento fosse relacionado a isto. A posição em que a vespa entra no ninho é oposta a da célula. A terra é despejada de forma que não se acumula em um ponto. O tempo total de escavação é de cerca de 40 minutos.

Fechamento provisório do ninho

A fêmea fecha o ninho provisoriamente assim que acaba de escavá-lo e sempre que uma nova presa é adicionada ao ninho. A primeira etapa é selecionar uma pedra de tamanho adequado, que oblitere totalmente a entrada do ninho. Esta pedra serve de apoio para outros objetos que são colocados por cima. A fêmea examina várias pedras nas redondezas do ninho, pegando-as com as mandíbulas. Algumas pedras pequenas são prontamente rejeitadas. A fêmea às vezes agarra uma pedra com as mandíbulas e repetidamente levanta e abaixa a cabeça como se estivesse avaliando a seu peso. A fêmea tenta repetidas vezes e em diferentes posições adequar algumas pedras à entrada do ninho, se a pedra for menor que a entrada, a vespa parte em busca de outra. A pedra escolhida recobre completamente a abertura do ninho. Depois a fêmea adiciona areia sobre o ninho, que é arremessada para trás sob seu corpo com movimentos muito rápidos do primeiro par de pernas. O movimento das pernas é tão rápido que não é possível distinguir se é alternado ou sincrônico.

Inspeção do ninho

Depois que fechar o ninho provisoriamente, a vespa sai para caçar. Durante esta etapa do comportamento é freqüente a fêmea retornar à área de nidificação para inspecioná-la rapidamente. Mas por duas vezes foram observadas fêmeas que abriram os ninhos para inspecioná-los internamente e depois os fecharam provisoriamente de novo. Nestas duas ocasiões os ninhos estavam vazios e as fêmeas estavam demorando muito para retornar ao ninho com presas, sendo provável que estivesse encontrando dificuldades para encontrar presas.

Fechamento definitivo do ninho

Por quatro vezes o comportamento de fechamento definitivo do ninho foi observado em detalhes do início ao fim. A vespa primeiro seleciona uma pedra, da mesma forma que faz quando fecha provisoriamente o ninho. Por vezes, a pedra usada no fecho provisório é aproveitada. Contudo, a pedra é colocada bem mais profundamente no interior do ninho. Depois, a fêmea coloca mais pedras, sendo que este número é bastante variável. Em duas ocasiões foram colocadas quatro pedras e em outra 14 pedras. Depois a fêmea passa a colocar areia sobre o ninho, que é arremessada sob o corpo com o primeiro par de pernas, como descrito anteriormente. Às vezes a vespa corta a areia do solo com as mandíbulas, ao mesmo tempo em que a arremessa para trás em direção ao ninho. Em uma ocasião, aproximadamente 10 minutos após colocar as pedras, a vespa voltou a trabalhar no fechamento do ninho. Ela passou oito minutos colocando areia e pedras sobre o ninho. Algumas vezes ela escavou para retirar a terra de sobre o ninho, colocou uma pedra e voltou a colocar areia. A vespa por vezes pressiona com uma pedra a areia sobre a entrada do ninho, de

modo que esta se encrave e compacte a terra. A etapa final do fechamento consiste em colocar pequenos objetos como pedras e pedaços de madeira sobre a entrada do ninho. Este comportamento, que pode ser interpretado como camuflagem do ninho, demora aproximadamente dois minutos. Os objetos utilizados nessa etapa normalmente são selecionados a distâncias maiores do ninho. O tempo total de fechamento é de 10 a 12 minutos. Durante o fechamento do ninho, a vespa freqüentemente espanta formigas que passam nas proximidades.

Paralisia da presa

As larvas depois de aferroadas pela vespa são capazes apenas de expelir fezes e de fazer contrações muito curtas e rápidas com o corpo. Geralmente durante o transporte da presa não é necessário mais aferroá-las. Apenas uma vez isto foi observado. A vespa dobrou o pecíolo e com o gáster alcançou a região ventral da presa, que era segura com as mandíbulas.

Transporte da presa

Para transportar a presa a vespa a morde próximo ao tórax e segura seu corpo com o primeiro par de pernas. A região ventral da presa fica sempre voltada para cima. O transporte é feito exclusivamente pelo chão, embora a vespa freqüentemente bata as asas enquanto anda. Apenas em uma das muitas vezes que este comportamento foi observado a fêmea transportava a presa em vôo. Contudo, esta presa era de um tamanho excepcionalmente pequeno, sendo o transporte em vôo provavelmente relacionado a este fator. Por várias vezes, foram observadas fêmeas transportando presas em dificuldades para encontrar o ninho. Uma fêmea foi seguida durante pouco mais de uma hora nesta situação. Certa vez, uma larva que estava sendo transportada ainda era capaz de fazer alguns movimentos e se agarrou com as pernas traseiras na folhagem. A vespa então teve que largá-la e puxou-a com as mandíbulas desprendendo-a da folhagem. Depois a vespa voltou a carregá-la segurando próximo ao tórax, como estava fazendo anteriormente. O fato de a vespa levar a presa sempre com as pernas para cima e segurá-la próximo do tórax, mantendo as pernas da presa longe do chão, possivelmente é uma adaptação para reduzir a possibilidade da larva se agarrar a objetos pelo caminho e dificultar o transporte. A fêmea coloca a presa próxima a abertura do ninho, entra no ninho de costas e, sem sair totalmente, agarra a presa com as mandíbulas e a puxa para dentro, andando de ré.

Alimentação do adulto

As fêmeas são comumente observadas alimentando-se em *Boreria* sp. (Rubiaceae), planta herbácea de pequeno porte muito abundante na área onde as vespas nidificam. Foi observada uma

fêmea transportando em vôo um pequeno fragmento de fezes de ave, que ela após alguns instantes largou, não voltando mais a procurá-lo. É possível que ela estivesse retirando algum sal mineral ou composto protéico destas fezes.

Desenvolvimento e comportamento da larva em laboratório

Foram levadas cinco presas com ovo para o laboratório, sendo que em três delas a larva da vespa se desenvolveu. Dois ovos não eclodiram por razões que não foram detectadas. O ovo eclode durante o segundo dia de desenvolvimento e a larva insere a porção anterior do corpo na presa, no local onde o ovo havia sido colocado. No início do desenvolvimento, a larva permanece imóvel; é possível observar por transparência movimentos internos em ondas no corpo da larva, provavelmente relacionados à sucção. A presa pode permanecer viva até o segundo dia de desenvolvimento da larva. Em um dos casos observados a presa morreu antes do ovo da vespa eclodir, mesmo assim a larva atingiu a fase madura, mostrando que a presa não tem necessariamente que estar viva para a larva da vespa se desenvolver. À medida que a larva cresce o corpo da presa murcha gradativamente a partir da porção posterior do corpo. No final do terceiro dia de desenvolvimento a presa está quase totalmente consumida. A larva, então, abandona o interior da presa e passa a consumi-la externamente, restando no final apenas a cápsula cefálica. O período alimentar é de três dias, após o que, a larva passa a tecer seu casulo durante dois dias.

Comentários

O comportamento de escavação dos ninhos e manipulação das presas observados em *Ammophila* sp.1 é semelhante ao observado em outras espécies do gênero (e.g. EVANS 1959, POWELL 1964 O'BRIEN & O'BRIEN 1988, WEAVING 1985).

FILOGENIA E EVOLUÇÃO DE PADRÕES COMPORTAMENTAIS EM SPHECINAE

Introdução

Pode-se considerar que a Etologia originou-se com os trabalhos de WHITMAN (1899) e HEINROTH (1911), que independentemente perceberam a existência de padrões fixos de movimento em animais, propuseram estabelecer homologias entre eles e demonstraram sua utilidade para a sistemática (LORENZ 1993). Já nas primeiras décadas do século XX, vários trabalhos relacionando comportamento e sistemática já haviam sido desenvolvidos (uma breve revisão em MCLENNAN *et al.* 1988). A partir do final da década de 1980, embora tenham ocorrido muitos questionamentos iniciais (*e.g.* ATZ 1970, AROSON 1981), as ciências do comportamento interagiram muito frutiferamente com a sistemática filogenética (*e.g.* DOBSON 1985, MCLENNAN *et al.* 1988, CARPENTER 1989, PRUM 1990, PROCTOR 1992, PATERSON *et al.* 1995, KENNEDY *et al.* 1996, RYAN & RAND 1995, 1999, BASIBUYUK & QUICKE 1999, MCLENNAN & MATTERN 2001, CAP *et al.* 2002, NOLL 2002).

Sphecinae é um grupo de vespas solitárias extremamente diverso comportamentalmente. BOHART & MENKE (1976) ressaltam que Sphecinae é a subfamília com maior espectro de variação comportamental dentre as vespas esfeciformes, que por sua vez, são as vespas com maior variabilidade comportamental. Embora exista um considerável acúmulo de informação sobre o comportamento de Sphecinae (para revisão ver BOHART & MENKE 1976, Capítulo 2), estudos comparativos amplos ainda são escassos.

Neste capítulo é feita uma análise cladística dos Sphecinae utilizando-se exclusivamente caracteres comportamentais, tendo como objetivos comparar a hipótese gerada com aquelas obtidas através de outras bases de dados e avaliar o uso de caracteres comportamentais para a reconstrução

filogenética do grupo. Baseado no conhecimento sobre a filogenia dos Sphecinae são levantadas hipóteses sobre evolução de padrões comportamentais relacionados a construção do ninho e manipulação das presas.

Materiais e métodos

Os caracteres comportamentais utilizados na análise cladística dos Sphecinae foram extraídos dos estudos apresentados no Capítulo 4 e de informações retiradas da literatura (Tab. V). Foram levantados 20 caracteres, a maior parte deles relativa à construção do ninho e à manipulação das presas. A lista comentada de caracteres é apresentada no Anexo I ao Capítulo 5. Os três caracteres multi-estado listados foram tratados como não ordenados. Padrões comportamentais complexos foram decompostos em unidades as menores possíveis. Isto foi feito tendo em mente (1) tornar as comparações entre espécies e o estabelecimento de homologias mais exequíveis e (2) avaliar com mais acuidade em que passos dentro de seqüências de padrões comportamentais estereotipadas podem ter ocorrido transformações. Evitou-se utilizar categorias comportamentais como caráter, privilegiando-se os padrões fixos de ação. Vantagens do uso de padrões fixos de ação foram discutidas por STUART *et al.* (2002).

Tabela. V. Matriz de caracteres comportamentais utilizados na análise cladística dos Sphecinae (lista de caracteres comentada no Anexo I ao Capítulo 5).

	1	2	Fonte
	12345678901234567890		
<i>Pepsis</i> sp.	1000-00-0003100-1-10		Anexo II ao Capítulo 5
<i>Ampulex bantuae</i> Gess 1982	00-0-0-000000001210		GESS 1984
<i>Penepodium dubium</i> (Taschenberg, 1869)	000100000110011000-		BUYS 1998
<i>Dynatus nigrepes</i> (Westwood, 1832)	0001-000110011000-		KIMSEY 1978, COOPER 1980
<i>Trigonopsis cameronii</i> (Kohl, 1902)	00010-00011011110011		EBERHARD 1974
<i>Podium rufipes</i> (Fabricius, 1804)	0-0-1001-01111-011		KROMBEIN 1970
<i>Chalybion californicum</i> (Saussure, 1867)	0-1-0-0113111-1-		RAU 1928
<i>Sceliphron assimile</i> (Dahlbom, 1843)	0-11-010113111-1-11		FREEMAN & JOHNSTON 1978
<i>Sceliphron spirifex</i> (Linnaeus, 1758)	0-11-010113111-1-11		WHITE 1962
<i>Sphex opacus</i> Dahlbom, 1845	0110-101010111101000		Capítulo 4
<i>Sphex dorsalis</i> Lepeletier, 1845	0110-101010111101000		Capítulo 4
<i>Isodontia auripes</i> (Fernald, 1906)	01-0-11010111101-00		KROMBEIN 1970
<i>Prionyx fervens</i> (Linnaeus, 1758)	1110-00-000111001100		Capítulo 4
<i>Prionyx thomae</i> (Fabricius, 1775)	1110-00-000111001100		Capítulo 4
<i>Palmodes laevis</i> Cresson, 1865	0110-01-010111001300		LA RIVERS 1954
<i>Eremnophila binodis</i> (Fabricius, 1798)	0120-0011102111-1-00		Capítulo 4
<i>Ammophila</i> sp.1	0120-0011102111-1-00		Capítulo 4
<i>Ammophila aberti</i> Haldeman, 1852	0120-0011102111-1-00		EVANS 1959c, POWELL 1964, PARKER <i>et al.</i> 1980
<i>Podalonia valida</i> Cresson, 1865	0120-00-100211-1-00		STEINER 1974, O'NEILL & EVANS 1999

Foram colocadas como táxons terminais espécies cuja informação sobre biologia era mais ampla e adequada ao presente estudo (Tab. V). Quando possível, foram incluídas duas espécies de cada gênero, ainda que as linhas referentes às espécies do mesmo gênero tenham sido codificadas igualmente. Foram incluídos na análise representantes de todas as tribos e subtribos de Sphecinae, exceto dos Chloriontina e Stangeelini, grupos que apresentam apenas um gênero cada um. Como grupo externo foram utilizados *Ampulex bantuae* Gess, 1982 (Sphecidae: Ampulicinae) e *Pepsis* sp. (Pompilidae).

A análise de parcimônia foi feita com o programa PAUP 4.0b10 (SWOFFORD 1999), utilizando-se o procedimento “branch-and-bound”.

Resultados e discussão

Foram geradas 308 árvores com igual parcimônia máxima a partir da matriz de caracteres (comprimento = 34; índice de consistência = 0,73; índice de retenção = 0,86; índice de consistência reescalado = 0,63). Um cladograma de consenso estrito é apresentado na Figura 46. O monofiletismo dos táxons Sphecinae, Sceliphirini, Podiina e Ammophilini, assim como do agrupamento Sphecini + Ammophilini, é sustentado por apomorfias relacionadas ao comportamento de construção do ninho e manipulação das presas. Por outro lado, não foram encontradas apomorfias desta natureza em Sceliphirina, Sphecini, Sphecina e Prionychina.

A filogenia gerada com caracteres comportamentais é inteiramente congruente com aquelas baseadas em morfologia de adultos (BOHART & MENKE 1976, OHL 1996a, b) e morfologia de imaturos (Capítulo 3). Este resultado é uma evidência de que o cladograma gerado a partir de caracteres comportamentais reflete a filogenia do grupo e, portanto, que os caracteres comportamentais são úteis para a reconstrução filogenética dos Sphecinae. A congruência de hipóteses de filogenias geradas a partir de diferentes bases de dados tem sido apontada como o melhor indicador da validade de determinado tipo de dado para a reconstrução filogenética de um grupo (PENNY *et al.* 1982, BLEDSOE & RAIKOW 1990, ZINK & AVISE 1990). Os índices de consistência e retenção dos cladogramas obtidos foram altos, indicando um grau de homoplasia relativamente baixo. Vários autores recentemente têm indicado que caracteres comportamentais não são necessariamente mais sujeitos a homoplasia que caracteres morfológicos ou moleculares (*e.g.* PRUM 1990, DE QUEIROZ & WIMBERGER 1993, PATTERSON *et al.* 1995). A idéia de que caracteres comportamentais seriam mais sujeitos a homoplasias que caracteres morfológicos foi uma das maiores causas de rejeição inicial ao uso do comportamento para reconstrução filogenética (*e.g.*

ATZ 1970). A resolução obtida nos cladogramas sugere que os caracteres relativos ao comportamento de construção dos ninhos e manipulação das presas são adequados para discutir a relação de parentesco entre gêneros e categorias supra-genéricas dentro de Sphecinae, mas, com o atual conhecimento disponível, pouco pode ser dito sobre relações entre espécies ou grupos de espécies com base em caracteres desta natureza.

Uma vez sendo a hipótese de filogenia dos Sphecinae bem suportada por caracteres de distintas naturezas, torna-se plausível discutir hipóteses sobre a evolução de padrões comportamentais no grupo.

Uma das diferenças comportamentais mais marcantes dos Sphecinae em relação a grupos mais basais de vespas é o desenvolvimento do aprovisionamento múltiplo dos ninhos (Tab. V: caráter 10, estado 1), ou seja, o uso de mais de uma presa por célula. Transformações no plano básico do comportamento de manipulação das presas ocorridas nos Sphecinae provavelmente estão relacionadas a esta forma de aprovisionamento. As vespas que provêem cada ovo com uma única presa têm que necessariamente selecionar um indivíduo de tamanho grande o suficiente para sustentar sua prole durante todo o desenvolvimento, o que implica que a presa usualmente seja mais pesada que a fêmea que a transporta. Os Ampulicinae e os Pompilidae arrastam suas presas pelo chão andando de costas (*e.g.* WILLIAMS 1919, 1929, 1942, GESS 1984, ver também Anexo II ao Capítulo 5). Este provavelmente é o tipo mais primitivo de transporte de presas dentre as vespas, como já havia apontado EVANS (1962). Puxar as presas arrastando-as pelo chão parece ser uma forma de lidar com o problema de carregar presas muito pesadas. Os Sphecinae que colocam várias presas em cada célula, costumam usar presas de tamanho individual menor e, assim, não enfrentam este problema. É uma hipótese aceitável que o transporte das presas andando de frente (Tab. V: caráter 14, estado 1) e em vôo (Tab. V: caráter 15, estado 1) tenha se desenvolvido devido ao uso de presas menores. Desta forma, os Sphecinae têm a possibilidade de transportar as presas com maior velocidade, de percorrer distâncias maiores e percursos que só podem ser transpassados em vôo. Além disso, a maior agilidade da fêmea ao transportar suas presas pode torná-la menos vulnerável a inimigos naturais durante o transporte até o ninho. Estas podem ter sido vantagens evolutivas que contribuíram para o desenvolvimento do aprovisionamento múltiplo dos ninhos neste grupo, além da possibilidade de poder regular o número de presas por células em função do tamanho das presas existentes no ambiente, como já foi observado em *Ammophila sabulosa* (FIELD 1992a) e *Penepodium dubium* (BUYS 1998).

Interessantemente, os Sphecini e os Ammophilini, ainda que tragam as presas até a entrada do ninho andando de frente ou voando, no momento de depositar a presa na célula andam para trás (Tab. V: caráter 20, estado 0), como supostamente se comportavam seus ancestrais. Para isto, estas

vespas fazem a seguinte sequência estereotipada de comportamento: depositam a presa na entrada, entram no ninho andando de frente, mudam de posição no interior do ninho, saem parcialmente do ninho andando de frente e puxam a presa para dentro, andando de ré. Os Sceliphriini, diferentemente, entram no ninho andando de frente (Tab. V: caráter 20, estado 1).

Os Podiina ovipõem antes de colocar a presa no ninho (Tab. V: caráter 17, estado 0), o que é um comportamento muito peculiar, aparentemente único entre as vespas esfeciformes (BOHART & MENKE 1976). Para ovipor, os Podiina assumem uma posição estereotipada muito característica (WILLIAMS 1928, EBERHARD 1974, BUYS 1998). A oviposição fora do ninho possivelmente está relacionada a uma falta de espaço que a fêmea teria dentro do ninho para assumir a posição estereotipada de oviposição. Uma característica que possibilita aos Podiina ovipor fora do ninho é colocar o ovo, que é sempre muito frágil, em um local protegido: atrás de uma das coxas dianteiras da barata que usa como presa (Tab. V: caráter 18, estado 0). Desta forma, o ovo não é deslocado pela manipulação da vespa, nem pelos movimentos da presa, que é paralisada temporariamente em *Penepodium* e *Dynatus* (Tab. V: caráter 13, estado 0). Os Sphecini e os Ammophilini colocam o ovo em locais expostos do corpo da presa, por isso manipular a presa depois da oviposição sem arrebentar o ovo, como fazem os Podiina, não parece possível nestas vespas. Existe a possibilidade do comportamento de entrar no ninho de costas que os Sphecini e Ammophilini apresentam seja relacionado à posição de oviposição destas vespas, mas o pouco conhecimento do comportamento de oviposição das fêmeas deste grupo não permite levantar hipóteses mais embasadas.

Pode-se considerar que existem três estratégias de nidificação em Sphecinae, excluindo as formas de cleptoparasitismo. São elas a utilização de cavidades preexistentes, a escavação de cavidades no chão e a construção de ninhos de barro. Scoliidae e Tiphiidae, grupos de vespas considerados basais, costumam escavar o chão a procura de galerias feitas por larvas de besouro, especialmente Scarabeidae, que são usadas como presas (CLAUSEN 1940). O comportamento destas vespas pode ser interpretado como uma forma de utilizar cavidades preexistentes, desde que a cavidade construída pela presa é usada como ninho. Estas vespas também são cavadoras, desde que elas cavam a procura das presas e, às vezes, aprofundam a cavidade que encontram. Se o comportamento de construção de ninhos é sobreposto a hipóteses de filogenia que existem sobre os Aculeata (BROTHERS 1975, BROTHERS & CARPENTER 1993), pode-se supor que o uso de cavidades preexistentes independentes de estruturas construídas pelas presas surgiu no estoque ancestral dos Apoidea. O passo evolutivo que parece ter ocorrido foi deixar de procurar primariamente uma presa e passar a procurar uma cavidade independente dela. Não se restringir a buscar presas que cavem tocas permite aos Pompilidae e às vespas esfeciformes explorar uma gama maior de presas. A possibilidade de utilizar cavidades preexistentes associada à escavação também está presente nos

Sceliphirini atuais, que usam cavidades preexistentes e usualmente aprofundam ou retiram detritos delas (COOPER 1980, BUYS 1998). Desta forma, supondo-se que o estoque ancestral dos Sphecinae tinha comportamento semelhante ao de grupos atuais, a capacidade de utilizar cavidades preexistentes e a de escavar estariam presentes nele. A diversidade de estratégias de nidificação nos Sphecinae pode ser em parte interpretada a partir disso. A linhagem dos Sceliphirini teria conservado o comportamento de usar cavidades preexistentes, enquanto a dos Sphecini + Ammophilini passaria a ser estritamente escavadora. Alguns padrões de movimento relacionados à escavação são altamente estereotipados na linhagem dos Sphecini e Ammophilini, notadamente a forma de remover (Tab. V: caráter 2, estado 1) e descartar a terra (Tab. V: caráter 3, estado 1). Isto sugere que esta forma de cavar estava presente no ancestral desta linhagem. O comportamento peculiar dos Ammophilini de descartar a terra em vôo (Tab. V: caráter 3, estado 2) supostamente é derivado dentro deste grupo.

Hipoteticamente, na linhagem dos Sceliphirini teria surgido a capacidade de coletar e transportar barro (Tab. V: caráter 4, estado 1) e água (Tab. V: caráter 11, estado 1), o que possibilitou a estas vespas, além de aprofundar as cavidades preexistentes, recompor partes dela com barro, como fazem espécies de *Dynatus* (KIMSEY 1978, COOPER 1980) e de *Chalybion* (RAU 1928). O comportamento de construir ninhos inteiramente de barro evoluiu duas vezes independentemente em Sceliphirini, nos gêneros *Sceliphron* e *Trigonopsis*. Os padrões fixos de ação relacionados à construção do ninho são distintos nestes dois gêneros (EBERHARD 1974), o que evidencia o surgimento independente da construção de ninho de barro nestes dois grupos. Pode-se interpretar o uso de barro para reparar o ninho como uma pré-adaptação para a construção de ninhos totalmente feitos de barro. Um caminho evolutivo que se pode imaginar para o surgimento dos ninhos inteiramente de barro é o uso de uma quantidade crescente de barro para constituir células em cavidades preexistentes cada vez mais rasas, de forma a enfim ficarem independentes de cavidades. EBERHARD (1974) comenta que *Trigonopsis cameroni* eventualmente utiliza cavidades preexistentes para iniciar a construção de seus ninhos, o que sugere que o comportamento plesiomórfico de utilizar cavidades preexistentes ficou, de certa forma, retido nesta espécie. Dentro dos Sceliphirini se desenvolveu o comportamento estritamente escavador em um grupo de espécies do gênero *Penepodium*. Os padrões de movimento destas espécies de *Penepodium* para cavar (WILLIAMS 1928, BUYS 1998) são semelhantes aos utilizados por outros Sceliphirini, como *Dynatus* (COOPER 1980), para aprofundar cavidades preexistentes em madeira e, por outro lado, muito distintos daqueles utilizados pelos Sphecini + Ammophilini para escavar o solo, o que evidencia o surgimento independente e o relacionamento deste grupo com outros Podiina. *Penepodium dubium* freqüentemente usa cavidades preexistentes no solo, que consistem de ninhos antigos abandonados,

e durante o comportamento de busca de local para nidificar explora frestas e pequenas cavidades no solo (BUYS 1998). Desta forma, pode-se supor que o caminho evolutivo destas espécies para nidificar no chão, diferente dos outros Sceliphirini, que nidificam normalmente na vegetação, passaria primeiro pelo uso de cavidades preexistentes no chão, depois para a escavação no solo independente de cavidades preexistentes.

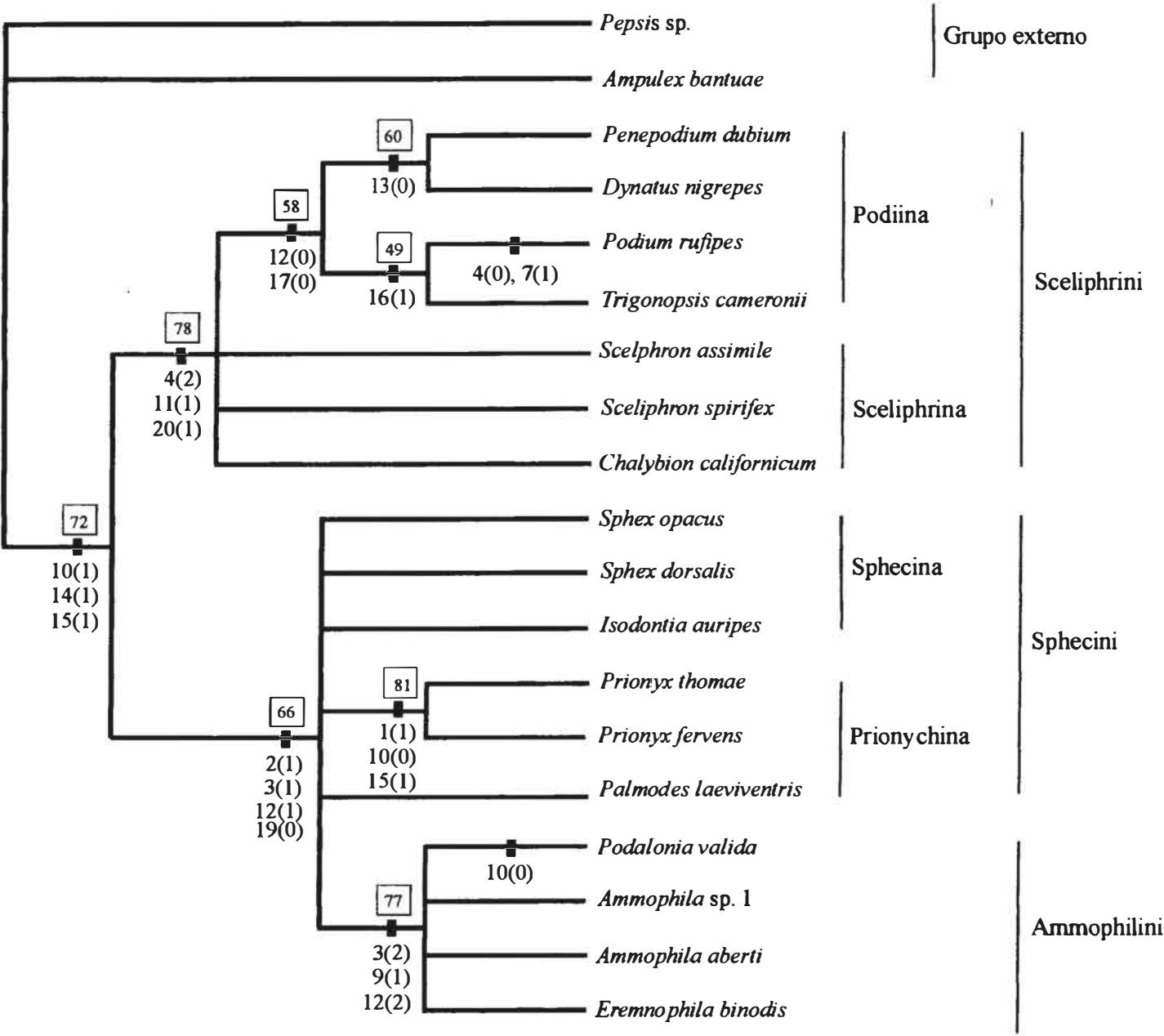


Figura 46. Análise cladística dos Sphecinae baseada em caracteres comportamentais. Cladograma de consenso estrito de 308 árvores mais parcimoniosas obtidas a partir de 20 caracteres comportamentais de Sphecinae (comp. = 34; IC = 0,73; IR = 86; RC = 0,63). O valor de “bootstrap” é indicado na base de cada ramo. Lista de caracteres no Anexo I ao Capítulo 5.

Anexo I ao capítulo 5: Lista de caracteres

1. **Seqüência construção do ninho/caça da presa:** (0) a fêmea primeiro constrói o ninho depois caça a presa; (1) a fêmea primeiro caça a presa depois constrói o ninho.
2. **Estruturas anatômicas utilizadas na remoção de terra ou de outros materiais durante a preparação do ninho (tanto em cavidades preexistentes como escavados no chão):** (0) apenas as mandíbulas; (1) a porção oral da cabeça e o primeiro par de pernas.
3. **Descarte do material retirado do ninho:** (0) arremessando para o lado com um movimento rápido da cabeça; (1) andando para trás; (2) voando.

O comportamento de voar para descartar objetos retirados do ninho é característico dos *Ammophilini*. Contudo, já foi registrado em espécies de *Sceliphринi* e *Sphecini*, mas, aparentemente, mais como um comportamento eventual do que como um padrão fixo de ação. Neste caso estão *Trigonopsis cameroni*, que pode voar carregando restos de casulo (EBERHARD 1974), e *Isodontia nigella*, que, algumas vezes, voa carregando detritos retirados de cavidades preexistentes (PIEL 1933).

4. **Uso de barro na construção do ninho:** (0) ausente; (1) presente.
5. **Forma de aplicar o barro no ninho:** (0) apenas com as mandíbulas; (1) com as mandíbulas e o primeiro par de pernas.
6. **Construção de ramificações em ninhos escavados no chão:** (0) ausente; (1) presente.
7. **Construção de células distribuídas em seqüência linear:** (0) ausente; (1) presente.

Os ninhos, algumas vezes, são constituídos de um conjunto de células dispostas em seqüência linear separadas por tabiques, como fazem espécies de *Podium* (KROMBEIN 1970, CAMILO *et al.* 1996), *Isodontia* (KROMBEIN 1970) e *Palmodes* (LARIVERS 1945).

8. **Fechamento provisório de ninhos e células:** (0) ausente; (1) presente.

Muitos dos *Sphecinae* fecham provisoriamente a célula ou o ninho antes de caçar. A estrutura e o material de construção dos fechos são distintos em diferentes gêneros.

9. **Uso de objeto que serve de apoio para outros durante o fechamento do ninho:** (0) ausente; (1) presente.

O primeiro passo que os *Ammophilini* fazem para fechar seus ninhos é colocar um objeto, usualmente uma pedra, que oblitera a abertura do ninho. Depois, colocam por cima pedras menores e areia ou terra. (*e.g.* EVANS 1959, POWELL 1964, BUYS 1999, ver também Capítulo 4).

10. **Tipo de provisionamento do ninho:** (0) simples; (1) múltiplo.
11. **Transporte de água:** (0) ausente; (1) presente.

Evidências do comportamento de transportar água foram observadas em Sceliphrina e em todos os gêneros de Podiina, exceto em *Podium*. *Penepodium luteipenne* usa água para amolecer o solo antes de iniciar a escavação do ninho e para misturar com terra durante o fechamento do ninho (WILLIAMS 1928a). *Trigonopsis cameronii* umedece a terra que usa na construção de seus ninhos e para abrir o fecho temporário das células (EBERHARD 1974). KIMSEY (1978) observou uma fêmea de *Dynatus nigripes spinolae* Lepeletier eliminando água pela boca, o que aparentemente é a excreção de excesso de água coletado para trabalhar o ninho, como também foi observado em *T. cameroni* (EBERHARD 1974) e *P. dubium* (BUYS 1998). O transporte de água foi bem estudado em espécies de *Chalybion*, que usam água para trabalhar a terra e para fechar o ninho (RAU 1928a, b, WARD 1971). No gênero *Sceliphron*, apenas algumas poucas evidências do uso de água foi registrada. *Sceliphron spirifex* (Linnaeus) umedece a terra seca antes de coletá-la para usar na construção do ninho (WHITE 1962). *S. assimile* Dahlbom regurgita líquido para amolecer a terra para abrir o fecho temporário das células (FREEMAN & JOHNSTON 1978), *S. fistularium* (Dahlbom) se comporta de forma similar (S.C. Buys, não publicado).

12. **Tipo de presa:** (0) baratas; (1) "Orthoptera"; (2) larvas de lepidópteros; (3) aranhas.
 13. **Paralisia da presa:** (0) temporária; (1) permanente.
 14. **Forma de andar transportando a presa:** (0) para trás; (1) para frente.
 15. **Deslocamento da vespa durante o transporte da presa:** (0) exclusivamente andando; (1) predominantemente voando.
 16. **Estrutura por onde a fêmea segura a presa durante o transporte (ortopteróide):** (0) antenas; (1) tórax ou peças bucais.
 17. **Oviposição:** (0) fora do ninho; (1) dentro do ninho.
 18. **Posição do ovo no corpo da presa (ortopteróide):** (0) atrás de uma das coxas anteriores; (1) junto à base de uma das coxas posteriores; (2) junto a uma das coxas mesotorácicas; (3) no centro do tórax; (4) na base do abdômen próximo a uma das pernas posteriores.
- Esta característica é fortemente estereotipada entre os Sphecinae. Assim, todos os Podiina conhecidos se comportam da mesma forma (WILLIAMS 1928, ARLÉ 1933, KROMBEIN 1967, 1970, EBERHARD 1974, GARCIA & ADIS 1993, BUYS 1998).
19. **Comportamento durante a entrada no ninho transportando a presa:** (0) a fêmea entra primeiro depois puxa a presa; (1) a fêmea entra junto com a presa.
 20. **Forma que a fêmea entra no ninho para depositar a presa:** (0) de costas; (1) de frente.

Anexo II ao Capítulo 5:

Observações sobre o comportamento de nidificação de *Pepsis* sp.

(Hymenoptera: Pompilidae) em cativeiro

Uma fêmea de *Pepsis* sp. foi coletada junto a uma aranha que utilizava como presa no Núcleo Mucuri do Parque Estadual de Picinguaba (Município de Ubatuba, SP), no dia 13 de junho de 2003. A fêmea estava atravessando uma estrada de terra batida e arrastava a presa pelo chão, andando de costas. A vespa e a aranha foram acondicionadas em potes plásticos distintos, onde permaneceram até o dia 15 pela manhã, quando a vespa foi colocada em um terrário. Um algodão embebido em água com açúcar foi colocado à disposição da vespa. No dia 16, entre 9:00 e 10:00 horas, foi colocado no terrário um bloco de argila vendida comercialmente para artesanato e a aranha que ela havia caçado. A fêmea logo reconheceu a presa, mas não mudou-a de lugar. Então, passou a andar pelo chão, tocando o substrato com as antenas, a procura de um local para cavar o ninho. Por volta de 11:00 horas a vespa começou a cavar no bloco de argila. Ela cavou um buraco com cerca de 0,5 cm de profundidade, que foi abandonado. Logo em seguida, começou a cavar outro a mais ou menos 2 cm de distância do primeiro. Ambos os buracos foram feitos na lateral do bloco de argila, verticalmente ao solo, sugerindo que a vespa, em condições naturais, provavelmente nidifica em barrancos. A fêmea corta a terra com as mandíbulas e usa o primeiro par de pernas para jogar a terra por debaixo do corpo para trás. Em um dado momento, a fêmea perfurou o bloco de argila e encontrou a terra muito inconsolidada do fundo do terrário. Ela cavou alguns instantes esta terra, arremessando-a para trás a uma distância muito maior do que quando cavava o barro. Ela não usava as mandíbulas para cortar a terra (certamente não era necessário), aparentemente, nem como uma ação fixa estereotipada tentou cortar a terra com as mandíbulas. A fêmea, pouco depois de encontrar a camada de terra, desistiu de cavar neste ponto, sugerindo que este substrato não era adequado para a nidificação. Então, voltou a cavar o buraco que havia abandonado anteriormente. Durante a escavação, por várias vezes dispersou a terra retirada do ninho que se acumulava próximo à entrada, utilizando o primeiro par de pernas para jogar a terra para trás sob o corpo, enquanto andava para trás. Ela interrompeu algumas vezes a escavação para limpar as pernas e as peças bucais e para se alimentar no algodão embebido em açúcar. Enquanto cavava o buraco a fêmea se apoiava no chão com a ponta do abdômen. A escavação foi encerrada 12:30 horas, sendo o tempo total de escavação do ninho cerca de 1 hora e 15 minutos. Logo em seguida, entrou no ninho e saiu andando de frente, diferente das vezes anteriores, que saiu andando de ré. Então pegou a presa pela base de uma das pernas, depois pela base de outra perna e assim puxou-a para mais perto do ninho. Entrou novamente no ninho de frente e saiu de frente. Aproximou ainda mais a presa da entrada do ninho. Mais uma vez, entrou no ninho andando de

frente e saiu também andando de frente. Permaneceu alguns instantes passando as peças bucais na extremidade do abdômen da presa. Depois, diferente das vezes anteriores, entrou de costas no ninho e saiu parcialmente andando de frente, mordeu a extremidade do abdômen da presa e a puxou para dentro. Ovipôs dentro do ninho. Saiu parcialmente do ninho andando de frente, limpou longamente as peças bucais, pernas dianteiras e traseiras. Mais ou menos 12:35, começou a fechar o ninho. Primeiro, a fêmea saiu parcialmente do ninho mordeu toda a lateral da entrada, girando em sentido anti-horário e arrancando pequenos pedaços de argila. Quando chegava na parte de baixo, colocava pequenas quantidades de terra para dentro do ninho, usando as pernas e mandíbulas. Ela corta a terra com as mandíbulas e, dobrando o abdômen, a transfere para a extremidade do abdômen, auxiliada pelo primeiro par de pernas. Então, aplica a terra ao fecho com um movimento rápido. Ela não mexia as pernas ou outras partes do corpo. As asas estavam em repouso. Mexia apenas o abdômen, compactando a terra com o topo do abdômen. Quando compactava a terra com a extremidade do abdômen, mordida o substrato, ajudando a ficar ancorada. Às 11:58 deu uma volta rápida em torno do ninho. Dispersou rapidamente a terra da entrada do ninho arremessando para trás sob o corpo. Continuou a compactação como antes. Depois ficou remodelando a terra, não exatamente da entrada do ninho, mas de um ponto logo abaixo adjacente, o que pode ser interpretado com uma forma de camuflagem da entrada do ninho. Mais ou menos 13:15 horas, ela começou a se afastar do ninho e cortar com as mandíbulas o barro em alguns pontos distantes. Ela andava tocando o substrato com a extremidade do abdômen. 13:45 horas ela se alimentou rapidamente no algodão com açúcar. Continuou andando por volta, subindo no bloco de argila. Se afastou até cerca de 15 cm do ninho. Ela levava alguns fragmentos de argila para a entrada do ninho (talvez estivesse procurando gravetos e/ou folhas para camuflar o ninho e não encontrando, estivesse coletando pequenos pedaços de terra). Ela levava e compactava a terra no fecho do ninho como descrito anteriormente. Quando anda, toca o substrato com as antenas, que neste momento ficam bem retas, e sempre bate as asas levemente. Quando morde o substrato, as asas ficam em repouso, as antenas ficam enroladas nas extremidades e o topo do abdômen fica ancorado no chão. 13:30 horas pela primeira vez foi observada a fêmea limpando as pernas traseiras rapidamente. Depois, compactou brevemente o fecho e continuou andando. Limpou a perna traseira de novo mais longamente e continuou andando. 13:32 horas limpou de novo as pernas traseiras. Parou de voltar ao ninho e de arrancar pedaços de barro, limpou de novo a perna traseira. Vai mais para longe e anda pelo vidro do terrário. Já não toca mais tanto o topo do abdômen no chão. Encerrou o ciclo de nidificação. Depois, começou a cavar outro buraco do outro lado do bloco de argila, que foi abandonado.

Referências Bibliográficas

- Abbot, R. L. 1931. Instinct or intelligence in the great golden digger wasp. *Proceedings of the Iowa Academy of Science*, 38: 255-258.
- Alayo-Soto, R. 1982. Observaciones en himenópteros cubanos. I. Apoidea y Sphecoidea. *Poeyana*, 241: 1-7.
- Alayo-Soto, R. 1984. Interesante lugar de nidificación de *Sphex jamaicensis* (Drury) (Hymenoptera: Sphecoidea). *Miscelanea Zoologica*, 24: 2-3.
- Alcock, J., Barrows, E.M., Gordh, G., Hubbard, L.J., Kirkendall, L., Pyle, D.W., Ponder, T.L., and Zalom, F.G., 1978, The ecology and evolution of male reproductive behaviour in the bees and wasps. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 64, 293-326.
- Alexander, A. B. 1992. An exploratory analysis of cladistic relationship within the superfamily Apoideae, with special reference to sphecid wasp (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research*, 1(1): 25-61.
- Allen, H.W. 1926. North American species of two-winged flies belonging to the tribe Miltogrammini. *Proceedings of the United State Natural Museum*, 68 (9): 1-106.
- Amarante, S. T. P. 1996. Uma revisão sistemática de *Penepodium* Menke, 1976 (Hymenoptera: Sphecidae). Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo. 266 p.
- Amarante, S. T. P. 2002. A synonymic catalogue of the neotropical Crabronidae and Sphecidae (Hymenoptera: Apoidea). *Arquivos de Zoologia*, 37 (1): 1-139.
- Aravena, R. O. 1926. Nota sobre una costumbre de *Sceliphron figulus* (Dahlb.) D.T. *Revista de la Sociedad Entomologica Argentina*, 1 (2): 61-62.
- Arlé, R. 1933. Sobre a nidificação, a biologia e os parasitos de *Sceliphron (Trigonopsis) abdominalis*, Petry. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 5: 205-212 + 3 pls.
- Aronson, L. R. 1981. Evolution of telencephalic function in lower vertebrates, pp 33-58. In P. R. Laming (Ed.), *Brain Mechanism of Behaviour in Lower Vertebrates*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Asís, J. D.; Gayubo, S.F.; Tormos, J. 1987. Notas sobre los estadios preimaginales de los esfecidos ibericos. II. Descripción de la larva madura de *Tachysphex albocinctus* (Lucas, 1848) y algunas consideraciones sobre el capullo y la prepupa (Hymenoptera: Sphecidae). *Eos (Revista Española de Entomología)*, 63: 15-18.
- Asís, J. D., Gayubo, S.F. and Tormos, J. 1989a. Descripción de la larva madura de *Sceliphron destillatorium* (Illiger) (Hymenoptera, Sphecidae). *Miscelanea Zoologica*, 13: 105-108.
- Asís, J. D.; Gayubo, S.F. & Tormos, J. 1989b. Notes on the preimaginal states of Iberian Sphecidae. 4. Description of larvae of *Bembix flavescens bolivari* Handlirsch, 1893 and *Bembix sinuata* Panzer, 1804 (Hymenoptera, Sphecidae). *Nouvelle Revue d'entomologie*, 6 (3): 313-319.
- Asís, J. D.; Gayubo, S.F & Tormos, J. 1989c. Preimaginal stages of Iberian Sphecidae. 5. *Sphex rufocinctus* Brulle and *Ammophila laevicollis* Ed. Andre (Hymenoptera, Sphecidae). *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici*, 81: 239-244.
- Asís, J. D.; Gayubo, S.F & Tormos, J. 1990. Estadios preimaginales de esfecidos ibericos. 5. Descripción de la larva madura de *Harpactus elegans* (Lepelletier) (Hymenoptera, Sphecidae). *Fragmenta Entomologica*, 22 (1): 219-222.
- Asís, J. D.; Gayubo, S.F & Tormos, J. 1991. Description of mature larva and nesting behavior of *Pseudoscolia martinezi* Suarez (Hymenoptera: Sphecidae). *Journal of the New York Entomological Society*, 99 (2) 1991: 261-266.

- Asís, J. D.; Gayubo, S.F. & Tormos, J. 1992. The larva of *Psenulus schencki*, with some remarks on the larval characters of Pemphredonini (Hymenoptera: Sphecidae: Pemphredoninae). *Annales de la Société Entomologique de France* (N.S.), 29 (1): 55-60.
- Asís, J. D.; Gayubo, S.F. & Tormos, J. 1997a. Description of the mature larvae of several species of *Psenulus*, with comments on larval characters in the genus (Hymenoptera: Sphecidae). *Annales de la Société Entomologique de France* (N.S.), 33 (2): 197-203.
- Asís, J. D.; Gayubo, S.F. & Tormos, J. 1997b. Description of the mature larva of the wasp *Dinetus pictus*, with phylogenetic implications for the tribe Dinetini (Insecta: Hymenoptera: Sphecidae). *Journal of Zoology*, 242: 179-183.
- Asís, J. D., Gayubo, S.F. & Tormos, J. 1997c. Description of mature larvae of *Hoplisoides punctuosus* (Eversmann) and *Bembix zonata* Klug (Hymenoptera: Sphecidae). *Doriana*, 6 (299) 1-8.
- Asís, J. D.; Tormos, J.; Gayubo, S.F. 1987. Notes sur les états preimaginaux de sphecides ibériques. 1. - Description de la prepupe de *Stizus continuus* (Klug, 1835) (Hymenoptera, Sphecidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie*, 4 (2): 157-160.
- Asís, J. D.; Tormos, J.; Gayubo, S.F. 1994. Biological observations on *Trypoxylon attenuatum* and description of its mature larvae and its natural enemy *Trichysis cyanea* (Hymenoptera: Sphecidae, Chrysididae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 67 (2): 199-207.
- Asís, J. D., Tormos, J. & Gayubo, S.F. 1997. Description of the mature larva of *Oxybelus lamellatus* Olivier and *O. spectabilis* Gerstaecker (Hymenoptera, Sphecidae). *Miscellanea Zoologica*, 20 (2) 59-64.
- Assis, J. M. F. & Camilo, E. 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 (2): 335-347.
- Atz, J. W. 1970. The application of the idea of homology to behavior. Pp. 53-74. In Arosen, L. R., Tobach, E. Lehrman, D. S. & Rosenblatt, J. S. (Eds). *Development and evolution of behavior: essays in honor of T.C. Schneirla*. W. H. Freeman, San Francisco, C.A. USA.
- Basibuyuk, H. H. & Quicke, D. L. J. 1999. Grooming behaviours in the Hymenoptera (Insecta): potential phylogenetic significance. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 125: 349-382.
- Baudot, E. 1929. *Coelocrabro walkeri* Shuckard (Hym. Sphegidae) prédateur de divers éphéméroptères. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 54: 498-500.1
- Baudot, E. 1934. Description de la larve et du cocon de *Coelocrabro pubescens* Shuckard. *Annales de la Société Entomologique de France*, 103: 383-388 + 4 pls.1
- Benoist, R. 1927. Sur la biologie des *Dolichurus* (Hym. Sphegidae). *Annales de la Société Entomologique de France*, 96: 111-112.
- Benz, G. 1959. Beobachtung über das brutiologische Verhalten von *Sphex albisectus*, Lepeletier. *Vierteljahrsschr. Nat. Ges. Zurich*, 104: 307-319.
- Bequaert, J. 1937. The nest and prey of *Chlorion (Ammobia) caliginosum* in Colombia. *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society*, 32: 186.
- Blackledge, T. A. & Pickett, K. M. 2000. Predatory interactions between mud-dauber wasps (Hymenoptera, Sphecidae) and *Argiope* (Araneae, Araneidae) in captivity. *Journal of Arachnology*, 28 (2): 211-216.
- Bledsoe, A. H. & Raikow R. J. 1990. A quantitative assessment of congruence between molecular and nonmolecular estimates of phylogeny. *Journal of Molecular Evolution*, 30: 247-259.

- Bodkin, G. E. 1917. Notes on some British Guiana Hymenoptera (exclusive of the Formicidae). Transactions of the Entomological Society of London, 1917: 297-321.
- Bohart, R. M. & Grissell, E. E. 1972. Nesting habits and larva of *Pulverro monticola*. Pan-Pacific Entomologist, 48: 145-149.
- Bohart, R. M. & Knowlton, G.F. 1953. Notes on mating, prey provisioning, and nesting of *Sphex procerus* (Dahlbom) (Hymenoptera, Sphecidae). Proceedings of the Entomological Society of Washington, 55 (2): 100-101.
- Bohart, R. M. & Menke, A.S. 1961. A review of the genus *Palmodes* in North America (Hymenoptera: Sphecidae). Proceedings of the Entomological Society of Washington, 63 (3): 179-191.
- Bohart, R. M. & Menke, A. S. 1963. A reclassification of the Sphecinae, with a revision of the Nearctic species of the tribes Sceliphronini and Sphecini (Hymenoptera, Sphecidae). University of California Publications in Entomology, 30: 91 – 182.
- Bohart, R. M. & Menke, A. S. 1976. Sphecidae wasps of the world: a generic revision. University of California Press. 665 p.
- Bondar, G. 1915. Vespas caçadoras de gafanhotos. Boletim Agrícola, 16 (5): 442-444.
- Bréthes, J. 1902. Contribution a l'étude des Hymenopteres de l'Amérique du Sudet specialment de la Republique Argentine. Les Chrysidides. An. Mus. Nac. B.A., 8: 263-294.
- Brockmann, H. J. 1979. Nest-site selection in the great golden digger wasp, *Sphex ichneumoneus* L. (Sphecidae). Ecological Entomology, 4: 211-224.
- Brockmann, H. J. 1980. The control of nest depth in the digger wasp (*Sphex ichneumoneus*). Animal Behaviour, 28: 426-445.
- Brockmann, H. J. 1985. Provisioning behavior of the great golden digger wasp, *Sphex ichneumoneus* (L.) (Sphecidae). Journal of the Kansas Entomological Society, 58 (4): 631-655.
- Brockmann, H. J & Dawkins, R. 1979. Joint nesting in a digger wasp as evolutionary stable preadaptation to social life. Behaviour, 71 (3-4): 203-245.
- Brockmann, H. J; Grafen, A. & Dawkins, R. 1979. Evolutionary stable nesting strategy in a digger wasp. Journal of Theoretical Biology, 77: 473-496.
- Brothers, D. J. 1975. Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae. University of Kansas Science Bulletin, 50: 483-648.
- Brothers, D. J. & Carpenter, J.M. 1993. Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea (Hymenoptera). Journal of Hymenoptera Research, 2 (1): 227-304.
- Bruch, C. 1930. Nidificación de *Sceliphron figulus* (Dahlb.) D. T. y observaciones biológicas sobre esta especie. Anales de la Sociedad de Ciencias Argentina, 110: 367-386.
- Buys, S. C. 1998. História natural e comportamento reprodutivo de *Penepodium dubium* (Tasch.) (Sphecidae, Hymenoptera). Dissertação de mestrado. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 85 p.
- Buys, S. C. 1999. Notes on the nesting behavior of *Eremnophila binodis* (Hymenoptera, Sphecidae). Entomological News, 110 (3): 184-186.
- Buys, S. C. 2001. Last instar larva of *Penepodium dubium* (Hymenoptera: Sphecidae). Revista de Biología Tropical, 49 (1): 329-332.
- Buys, S. C. 2002. Last instar larva of *Microstigmus nigrophthalmus* Melo (Hymenoptera, Crabronidae, Pemphredoninae), with notes on biology. Revista Brasileira de Zoologia, 19 (3): 677-679.

- Buy, S. C. 2003. Last instar larva of *Trypoxylon* (*Trypoxylon*) *maidli* Richards, 1934 (Hymenoptera: Crabronidae), with notes on one nest. *Revista Brasileira de Zoologia*, 20 (3): 447-449.
- Camillo, E. 2002. The natural history of the mud-dauber wasp *Sceliphron fistularium* (Hymenoptera: Sphecidae) in southeastern Brazil. *Revista de Biologia Tropical*, 50 (1): 127-134.
- Camilo, E.; Garófalo, C.A.; Assis, J.M.F. & Serrano, J.C. 1996. Biologia de *Podium denticulatum* Smith em ninhos armadilhas (Hymenoptera: Sphecidae: Sphecinae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 25 (3): 439-450.
- Campadelli, G., Pagliano, G., Scaramozzino P. L. & Strumia, F. 1998. Parasitoids of *Sceliphron caementarium* (Drury) (Hymenoptera: Sphecidae) and other insects utilizing its nests in Romagna. *Museo Naturali Regionale di Scienze Bollettino Turin*, 16 (1-2): 225-240.
- Cap, H., Aulagnier, S. & Deleporte, P. 2002. The phylogeny and behaviour of Cervidae (Ruminantia Pecora). *Ethology, Ecology and Evolution*, 14: 199-216.
- Carpenter, J. M. 1989. Testing scenarios: wasp social behavior. *Cladistics*, 5: 131-144.
- Cazier, M. A. & Mortenson, M. A. 1965. Studies on the bionomics of the Sphecoid wasps VI, *Fernaldina lucae*. *The Pan-Pacific Entomologist*, 41: 34 - 43.
- Chiappa, E. 1996. Comportamiento reproductivo de machos de *Sphex latreillei* Lepeletier (Hymenoptera: Sphecidae). *Revista Chilena de Entomologia*, 23: 19-27.
- Chiappa, E. & Toro, H. 1995. Estrategias de aprovisionamiento de nidos en la avispa *Sphex latreillei* Lepeletier (Hymenoptera: Sphecidae). *Acta Entomologica Chilena*, 19: 7-11.
- Chiappa, E., Alfaro, C. & Toro, H. 1996a. Comportamiento de nidificación de *Sphex latreillei* Lepeletier (Hymenoptera: Sphecidae) *Acta Entomologica Chilena*, 20: 83-97.
- Chiappa, E., Lizana M. & Toro, H. 1996b. Descripción de los estados preimaginales de *Sphex latreillei* Lepeletier (Hymenoptera: Sphecidae). *Revista Chilena de Entomologia*, 23: 5-13.
- Clausen, C. P. 1940. *Entomophagus insects*. New York and London, MacGraw-Hill. 688 p.
- Coelho, J. R. & Ladage, L.D. 1999. Foraging capacity of the great golden digger wasp *Sphex ichneumoneus*. *Ecological Entomology*, 24: 480-483.
- Collinson, P. 1749. *Phil. Transactions of the Royal Society of London*, Dec, 21.
- Conil, P. A. 1878. Etude sur l'*Acridium paranense* Burm., ses variétés et plusieurs insectes qui le détruisent. *Periodico Zoologico (Cordoba)*. 3: 177-257, pl. II-V.
- Cooper, M. 1980. Notes on the biology of *Dynatus nigrepes* (West.) and *Penepodium albovillosum* (Cam.) (Hym., Sphecidae). *Entomologists' Monthly Magazine*, 116: 87-89.
- Crawford, R. L. 1986. Spider prey of the mud-dauber, *Sceliphron caementarium* (Sphecidae) in Washington. *Washington State Entomological Society Proceedings*, 48: 797-800.
- Criddle, N. 1924. Observations on the habits of *Sphex procera* in Manitoba. *Canadian Field Naturalist*, 38: 121-123.
- Cushman, R. A. 1935. A study of the larva of *Larra analis* Fabricius. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 37 (4): 82-87.
- Dahlbom, A. G. 1843-1845. Hymenoptera Europaea praecipue borealia; formis typicis nonnullis Specierum Generumve Exoticorum aut Extraneorum propter nexum systematicus associatis; per Familias, Genera, Species et Varietates disposita atque descripta. Tomus: *Sphex* in sensu Linneano. Lund, Officina Lundbergiana. xlv + 528 p. [Fasc. 1: 1-172, 1843; Fasc. 2: 173-352, 1844, Fasc. 3: 353, 1-xlv, tables, 1845].
- Davis, W. T. 1911. Miscellaneous notes on collecting in Georgia. *Journal of the New York Entomological Society*, 19: 218.

- Davis, F. M. 1963. A biological study of two common mud-daubers, *Trypoxylon politum* Say and *Sceliphron caementarium* (Drury). M.S. Thesis. Mississippi State University. 60 p.
- Della Lucia, T. M. C. & Chandler, L. 1984. Mortality in the overwintering generation of *Sceliphron caementarium* (Drury) (Hymenoptera: Sphecidae) and nest-associated wasps and bees. *Experientiae*, 29 (4): 1-13.
- De Quieroz, A. & Winberger, P. H. 1993. The usefulness of behavior for phylogeny estimation: levels of homoplasy in behavioral and morphological characters. *Evolution*, 47(1): 46-60.
- Dobson, F. S. 1985. The use of phylogeny in behavior and ecology. *Evolution*, 39 (6): 1384-1388.
- Dorris, P. R. 1970. Spiders collected from mud-daubers nests in Mississippi, *Journal of the Kansas Entomological Society*, 43: 10-11.
- Dow, R. 1932. Biological notes on the Cuban wasps and their parasites. *Psyche*, 39: 8-19.
- Eberhard, W. G. 1971. The predatory behaviour of the two wasps, *Agenioideus humilis* (Pompilidae) and *Sceliphron caementarium* (Sphecidae) on orb-weaving spider *Araneus cornutus* (Araneidae). *Psyche*, 77: 243-251.
- Eberhard, W. G. 1972. Altruistic behavior in a sphecid wasp: support for kin-selection theory. *Science*, 175: 1390-1391.
- Eberhard, W. G. 1974. The natural history and behaviour of the wasp *Trygonopsis cameronii* Kohl (Sphecidae). *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 125 (3): 295-328.
- Enslin, E. 1922. Beiträge zur Biologie der Hymenoptera. I. Mit einem Anhang: Eine neue newwürdge Braconidenzattung by F. Rushka. *Archiv für Naturgeschichte, Abteilung A, heft 5*, 233-248.
- Evans, H. E. 1957. Studies on the larvae of digger wasps (Hymenoptera, Sphecidae) Part III: Philanthinae, Trypoxylinae, and Crabroninae. *Transaction of the American Entomological Society*, 83: 79-117 + IX to XX.
- Evans, H. E. 1958a. Studies on the nesting behaviour of the digger wasps of the tribe Sphecini. Part I: Genus *Pryononyx* Dahlbom. *Annals of the Entomological Society of America*, 51: 177-186.
- Evans, H. E. 1958b. Studies on the larvae of digger wasps (Hymenoptera, Sphecidae) Part IV: Astatinae, Larrinae, and Pemphredoninae. *Transactions of the American Entomological Society*, 84: 109-139 + II to VIII.
- Evans, H. E. 1959a. Studies on the larvae of digger wasps (Hymenoptera, Sphecidae) Part V: Conclusion. *Transactions of the American Entomological Society*, 85: 137-191 + pls XVIII - XXIV.
- Evans, H. E. 1959b. The larvae of the Ampulicidae (Hymenoptera). *Entomological News*, 70 (3): 57-61.
- Evans, H. E. 1959c. Observations on the nesting behavior of digger wasps of the genus *Ammophila*. *American Midland Naturalist*, 62 (2): 449-473.
- Evans, H. E. 1962. The evolution of prey-carrying mechanism in wasps. *Evolution*, 16: 468-483.
- Evans, H. E. 1963. Notes on the prey and nesting behavior of some solitary wasps of Jackson Hole, Wyoming. *Entomological News*, 74: 233-239.
- Evans, H. E. 1964a. Further studies on the larvae of digger wasps (Hymenoptera: Sphecidae). *Transactions of the American Entomological Society*, 90: 235-299 + pls VIII - XIX.
- Evans, H. E. 1964b. The classification and evolution of digger wasp as suggested by larval characters (Hymenoptera: Sphecoidea). *Entomological News.*, 75: 225-237.
- Evans, H. E. 1965. Simultaneous care of more than one nest by *Ammophila azteca* Cameron (Hymenoptera, Sphecidae). *Psyche*, 72: 8-23.
- Evans, H. E. 1966. The behavior patterns of solitary wasps. *Annual Reviews of Entomology*, 11: 123-154.
- Evans, H. E. 1970. Ecological-behavioural studies of the wasp of Jackson Hole, Wyoming. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 140: 451-511.
- Evans, H. E. 1971. The larva of *Heliocausus larroides* (Hymenoptera, Sphecidae). *Psyche*, 81: 166-168.

- Evans, H. E. 1983. The larva of *Ammatomus icarioides* (Turner) (Hymenoptera: Sphecidae, Nyssoninae). Pan-Pacific Entomologist, 59 (1-4): 52-54.
- Evans, H. E. 1987. Hymenoptera. In Stehr, F. W. Immature insects. Kendall / Hunt Publishing Company. 754 pp.
- Evans, H. E. & Lin C. S. 1956a. Studies on the larvae of digger wasps (Hymenoptera, Sphecidae) Part I: Sphecinae. Transactions of the American Entomological Society, 81: 131-153 + pls. I to VIII.
- Evans, H. E. & Lin C. S. 1956b. Studies on the larvae of digger wasps (Hymenoptera, Sphecidae) Part II: Nyssoninae. Transactions of the American Entomological Society, 82: 35-66 +pls. II to XIV.
- Evans, H. E. & Linsley, E.G. 1960. Notes on a sleeping aggregation of solitary bees and wasps. Bull. So. Calif. Acad. Sci., 59 (1): 30-37.
- Evans, H. E.; Hook, A.W & Matthews, R.W. 1982. Nesting behaviour of Australian wasps of the genus *Sphex* (Hymenoptera, Sphecidae). Journal of Natural History, 16 (2): 219-225.
- Evans, H. E. & Matthews R.W. 1968. The larva of *Microstigmus comes*, with comments on its relationship to other Pemphredoninae genera. Psyche, 75 (2): 132-134.
- Evans, H. E. & Matthews R.W. 1971. Nesting behaviour and larval stages of some Australian Nyssonine sand wasps. Australian Journal of Zoology, 19: 293-310.
- Evans, H. E.; Matthews, R.W. & Callan, E. 1974. Observations of the nesting behavior of *Rubrica surinamensis* (DeGeer). Psyche, 81 (2): 334-352.
- Evans, H. E. & West-Eberhard, M.J. 1970. The Wasp. Devon, David e Charles Abbot. 265 p.
- Ferguson, C. S. & Hunt, J. H. 1989. Near-nest behavior of a solitary mud-daubing wasp, *Sceliphron caementarium* (Hymenoptera: Sphecidae). Journal of Insect Behavior, 2(3): 315-323.
- Fernald, H. T. 1945. A colony of solitary wasps. Annals of the Entomological Society of America, 38: 458-460.
- Field, J. 1992. Patterns of nest provisioning and parental investment in the solitary digger wasp *Ammophila sabulosa*. Ecological Entomology, 17: 43-51.
- Fowler, H. G. 1987. Life table and behavior of *Sceliphron asiaticum* (Hymenoptera: Sphecidae). Boletim de Zoologia, 11: 40 -45.
- Freeman, B. E. 1973. Preliminary studies on the population dynamics of *Sceliphron assimile* (Dahlbom) (Hymenoptera: Sphecidae) in Jamaica. Journal of Animal Ecology, 42: 173-182.
- Freeman, B. E. 1974. The distribution in Jamaica of the mud wasp *Sceliphron assimile* Dahl. and its associates. Caribbean Journal of Science, 11 (3-4): 115-124.
- Freeman, B. E. 1977. Aspects of the regulation of size of the Jamaican population of *Sceliphron assimile* (Dahlbom) (Hymenoptera: Sphecidae). Journal of Animal Ecology, 46: 231-248.
- Freeman, B. E. 1980. A population study in Jamaica on adult *Sceliphron assimile* (Dahlbom) (Hymenoptera: Sphecidae). Ecological Entomology, 5 (1): 19-30.
- Freeman, B. E. 1981a. Parental investment, maternal size and population dynamics of a solitary wasp. The American Naturalist, 117 (3): 357-362.
- Freeman, B. E. 1981b. Parental investment and its ecological consequences in the solitary wasp *Sceliphron assimile* (Dahlbom) (Sphecidae). Behavioral Ecology and Sociobiology, 9(4): 261-268.
- Freeman, B. E. 1982. The comparative distribution and population dynamics in Trinidad of *Sceliphron fistularium* (Dahlbom) and *S. asiaticum* (L.) (Hymenoptera: Sphecidae). Biological Journal of the Linnean Society, 17(4): 343-360.

- Freeman, B. E. & Johnston, B.Y. 1978. The biology in Jamaica of the adults of the sphecid wasp *Sceliphron assimile* Dahlbom. *Ecological Entomology*, 3: 39-52.
- Freeman, B. E. & Pernell, J.R. 1973. Mortality of the wasp *Sceliphron assimile* Dahlbom (Sphecidae) caused by the eulophid *Mellitobia chalybii* Ashmed. *Journal Animal Ecology*, 42: 779-784.
- Freeman, B. E. & Ittyeipe, K. 1976. Field studies on the cumulative response of *Mellitobia* sp (*hawaiiensis* complex) (Eulophidae) to varying host densities. *Journal of Animal Ecology*, 45: 415-423.
- Frisch, J. A. 1937. The life history and habits of the digger wasp *Ammobia ichneumonea* (Linn.). *The American Midland Naturalist*, 18: 1043-1062..
- Frisch, J. A. 1938. The life history and habits of the digger wasp *Ammobia pensylvanica* (Linn.). *American Midland Naturalist*, 19: 673-677.
- Fritz, M. A. & Genise, J.A. 1980. Notas sobre nido de barro de Sphecidae (Hymenoptera) constructores, inquilinos, parasitoides, cleptoparasitos y detritivoros. *Revista de la Sociedad Entomologica de la Argentina* 39 (1-2): 67-81.
- 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*, 95 (4): 547-553.
- Garófalo, C. A.; Camilo, E. & Serrano, J. C. 2000. Hábitos de nidificação e ciclo de vida de *Penepodium latro* (Kohl), 1902 (Hymenoptera, Sphecidae). XXIII Congresso Brasileiro de Zoologia . Resumos. 195 p.
- Gauld, I. & Bolton, B. 1988. *The Hymenoptera*. British Museum of Natural History & Oxford University Press, London.
- Gayubo, S. F.; Asis, J. D. & Tormos, J. 1992. A new species of *Palarus* Latreille from Spain with a comparative study on nesting behavior and larvae in the genus. *Annals of the Entomological Society of America*, 85 (1): 26-33.
- Gayubo, S. F.; Asis, J. D. & Tormos, J. 1998. Systematic and larval morphology of the European *Ampulex* Jurine, 1807 (Hymenoptera: Sphecidae). *Journal of Natural History*, 32: 107 – 115.
- Genaro, J. A. 1994. Inquilinos de *Sceliphron assimile*, con énfase en *Podium fulvipes* (Hymenoptera: Vespidae, Sphecidae, Megachilidae). *Caribbean Journal of Science*, 30 (3-4): 268-270.
- Genaro, J. 1998. Behavior of *Sphex jamaicensis* during nesting and notes on *S. mandibularis* and *S. cubensis* (Hymenoptera: Sphecidae). *Caribbean Journal of Science*, 34 (3-4): 238-242.
- Genaro, J. A. & Sanchez-Alonso, C. 1990. Notas sobre la conducta de nidificación de *Ammophila apicalis* Guérin-Meneville (Hymenoptera: Sphecidae). *Poeyana Instituto de Zoología Academia de Ciências de Cuba*, 406: 1-6.
- Genaro, J. A. & Sanchez, A.C.S. 1990. Reporte de *Podium fulvipes* Cresson (Hymenoptera: Sphecidae) predando sobre Gryllidae (Orthoptera). *Sphecos*, 19: 23.
- Genise, J. F. 1980a Utilización de moldes acrílicos en el estudio de nidos de avispa cavadoras. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 38 (1-4): 79-82.
- Genise, J. F. 1980b. Comportamiento de nidificación de *Prionyx bifoveolatus* (Tasch.) (Hymenoptera: Sphecidae). *Physis* (Sección C, los Continentes y los Organismos Terrestres), 39 (96): 51-54.
- Genise, J. F. 1980c. Comportamiento de nidificación de *Sphex argentinus* Tasch. y *S. dorsalis* Lep. (Hymenoptera, Sphecidae). Revisión de esta actividad en el género. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 39 (3-4): 251-262.
- Genise, J. F. 1980d. Comportamiento de copula de *Sceliphron asiaticum* (L.) en cautiverio (Hym., Sphecidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 39 (3-4): 315-323.
- Genise, J. F. 1981a. Utilización de excrementos de herbívoros en la nidificación de *Penepodium fumipenne* (Tasch.) (Hymenoptera, Sphecidae). *Ecosur*, 8(15): 51-52.

- Genise, J. F. 1981b. Observaciones sobre el comportamiento de nidificación de *Eremnophila eximia* (Lep.) (Hymenoptera, Sphecidae). *Ecosur*, 8 (15): 47-49.
- Genise, J. F. 1981c. Influencia de factores meteorológicos en la actividad de *Prionyx bifoveolatus* (Tasch.) (Hymenoptera: Sphecidae). *Physis*, Sección C (los Continentes y los Organismos Terrestres), 39 (97): 19-24.
- Genise, J. F. 1982. Descripciones de larves de Bembicini (Hym., Sphecidae). *Comunicaciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales (Entomología)*, 1 (8): 113-123.
- Genise, J. F. 1984. Observaciones sobre el comportamiento de nidificación de *Sphex mendozanus* Brethes (Hymenoptera, Sphecidae). *Physis* (Sección C), 42 (102): 22.
- Gepp, J & Bregant, E. 1986. Zur Biologie der synanthropen, in Europa eingeschleppten Orientalischen Mauerwespe *Sceliphron (Prosceliphron) curvatum* (Smith, 1870) (Hymenoptera, Sphecidae). *Mitteilugen des Naturwissenschaftlichen Vereines Fuer Steiermark*, 116: 221-240.
- Gess, F. W. 1984. Some aspects of the ethology of *Ampulex bantuae* Gess (Hymenoptera: Sphecidae: Ampulicinae) in the Eastern Cape Province of South Africa. *Annals of the Cape Provincial Museums Natural History*, 16 (2): 23-40.
- Gess, F. W. & Gess, S. K. 1982. Ethological studies of *Isodontia simoni* (du Buysson), *I. pelopoeiformis* (Dahlbom), and *I. stanleyi* (Kohl) (Hymenoptera: Sphecidae: Sphecinae) in the eastern Cape Province of South Africa. *Annals of the Cape Provincial Museums Natural History*, 14 (6): 151-171.
- Gillasp, J. E. 1962. Nesting behaviour of *Sphex tepanecus* Saussure (Hymenoptera: Sphecidae). *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society*, 57: 15-17.
- Girard, M. 1879. Les insectes. *Traité élémentaire d'entomologie comprenant l'histoire des espèces utiles et leurs produits, des espèces nuisibles et des moyens de les détruire, l'étude des métamorphoses et des mœurs, les procédés de chasse et de conservation*. Libraire J.B. Baillière, Paris. Vol 2. Orthopteres – Néuropères – Hyménopteres. Parte – Aiguillon, 1 unnumbered + 1028 p.
- Goidanich, A. 1928. Reperti biologici e morfologici sul *Crabro (Coelocrabro) podagricus* Vander Linden. *Boll. Lab. Ent. Bologna*, 2: 96-106.
- Gonzales-Bustamante, L. 1993. *Micrathena* spp. (Araneida: Araneidae), presas preferidas por *Sceliphron* sp. (Hymenoptera: Sphecidae) en Plicopa (Cuzco). *Revista Peruana de Entomología*, 36: 22.
- Goulet, H. & Huber, S. T. 1993. *Hymenoptera of the world: a identification guide of families*. Agriculture Canada, Ottawa.
- Grandi, G. 1925. Contributi alla conoscenza degli Imenotteri melliferi e predadori II. Documenti etologici e morfologici sul *Crabro (Entomognathus) brevis* .v. d. Lind. *Crabronide predatore di Alticidi*. *Redia*, 16: 69-78.
- Grandi, G. 1927. Contributi alla conoscenza degli Imenotteri melliferi e predadori VI. *Bolletino dell Laboratorio d'Entomologie e Ricerca dell' Instituto Superiore Agronomico di Bologna*, 1: 3-30+2.
- Grandi, G. 1928. Contributi alla conoscenza degli Imenotteri melliferi e predadori VII. *Bolletino dell Laboratorio d'Entomologie e Ricerca dell' Instituto Superiore Agronomico di Bologna*, 1: 259-324, pl. II-IX.
- Grandi, G. 1930. Contributi alla conoscenza degli Imenotteri melliferi e predadori XI. *Bolletino dell Laboratorio d'Entomologie e Ricerca dell' Instituto Superiore Agronomico di Bologna*, 3: 302-343, pl. IX-XII.
- Grandi, G. 1934. Contributi alla conoscenza degli Imenotteri melliferi e predadori XIII. *Bolletino dell Laboratorio d'Entomologie e Ricerca dell' Instituto Superiore Agronomico di Bologna*, 7: 1-144.

- Grandi, G. 1954. Contributi alla conoscenza degli Imenotteri Aculeati, XXVI. Bolletino dell'Istituto di Entomologia della Università di Bologna, 20: 81-255.
- Grandi, G. 1957. Contributi alla conoscenza degli Imenotteri Aculeati, XXVII. Bolletino dell'Istituto di Entomologia della Università di Bologna, 22: 307-398.
- Grandi, G. 1961. Studi di un Entomologo sugli Imenotteri superiori. Bolletino dell'Istituto di Entomologia della Università di Bologna, 25: 1-659.
- Grandi, G. 1962. Contributi alla conoscenza degli Imenotteri Aculeati, XXXI. Bolletino dell'Istituto di Entomologia della Università di Bologna, 26: 55-102.
- Grissell, E. E. 1981. Nesting behavior of *Prionyx 'thomae'* (Fabricius) (Hymenoptera: Sphecidae). Journal of the Kansas Entomological Society, 54 (1): 16-21.
- Hachfeld, G. 1945. Ökologische und morphologische beobachtungen an mittenlenropäischen crabron (Hym. Sphec.). I. Zoologische jahrbücher. Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere, 77: 49-80.
- Hager, B. J. & Kurczewski, F. E. 1985b. Reproductive behaviour of male *Ammophila harti* (Fernald) (Hymenoptera: Sphecidae). Proceedings of the Entomological Society of Washington, 87(3): 597-605.
- Hamon, J.; Bitsch, J.; Schwartz, F.; Maldes, J. M.; Delmas, R.; Adamski, A. & Tussac, H. 1989. Quelques observations sur la distribution en France d'un insecte americain *Sceliphron caementarium* (Drury 1773) (Hymenoptera, Sphecidae). Entomologiste, 45 (2): 115-120.
- Hancock, J. L. 1911. Nature Sketches in the Temperate America. A. C. McClung and Company, pp 195-201.
- Hanson, P. & Gauld, I. 1995. The Hymenoptera of Costa Rica. The Natural History Museum, London.
- Harris, A. C. 1998. Nesting behaviour, life history and description of the mature larva of the beetle predator, *Podagritus parrotti* Leclercq (Hymenoptera: Sphecidae: Crabroninae). Journal of the Royal Society of New Zealand, 28 (4) 591-604.
- Harris, A. C. 2000. New nest and prey records for the genus *Podagritus* in southern New Zealand, with a description of the mature larva of *P. cora* (Hymenoptera: Sphecidae: Crabroninae). New Zealand Entomologist, 22: 73-80.
- Harris A. C. 2001. Nesting behaviour of *Podalonia tydei suspiciosa* (Smith) (Hymenoptera: Apoidea: Sphecidae; Sphecinae) at Castlecliff Beach, Wanganui, with a description of the mature larva. New Zealand Entomologist, 24: 57-62.
- Hartman, C. G. 1905. Observations on the habitats of some solitary wasps of Texas. Bulletin of the University of Texas, 65 (Sci. Ser. 6): 1-72 + 4 pls.
- Heinroth, O. 1911. Beitrage zur Biologie der Anatiden. Verh. Ver. Int. Ornithol. Kongr. (Berlin). 1910: 589-702.
- Hensen, R. V. 1987. Revision of the subgenus *Prosceliphron* van der Vecht (Hymenoptera, Sphecidae). Tijdschrift voor Entomologie, 129 (8): 217-261.
- Hensen, R. V. 1988. Revision of the nominate subgenus *Chalybion* Dahlbom (Hymenoptera, Sphecidae). Tijdschrift voor Entomologie, 131: 13-63.
- Hicks, C. H. 1931. On the digger wasp, *Podalonia luctuosa* (F. Smith). Pan-Pacific Entomologist, 8: 49-51.
- Hicks, C. H. 1932a. Notes on *Sphex aberti* (Hald.). The Canadian Entomologist, 64 (7): 145-151.
- Hicks, C. H. 1932b Nesting habits of *Sphex xanthoptera* (Cam.) (Hymen.). Canadian Entomologist, 64 (9): 193-198.
- Hicks, C. H. 1935. Notes on rare western sphecids wasps. The Pan-Pacific Entomologist, 11 (3): 97-102.
- Hennig, W. 1950. Grundzüge einer theorie der phylogenetischen systematik. Berlim, Deutsche Zentralverlag,.
- Hennig, W. 1966. Phylogenetic systematic. Urbana, University of Illinois Press.
- Howes, P. G. 1919. Insect behavior. Badger, Boston. 176 p.

- Howes, P. G. 1969. Photographer in the rain-forests. Norton, Connecticut. 218 p.
- Hunt, J. H. 1993. Survivorship, fecundity, and recruitment in a mud dauber, *Sceliphron assimile* (Hymenoptera: Sphecidae). Annals of the Entomological Society of America, 86 (1): 51-59.
- Iida, T. 1967. A study on the larvae of the genus *Sphex* in Japan (Hymenoptera: Sphecidae). Etizenia, 19: 1-8.
- Iida, T. 1969a. Contributions to the knowledge on the sphecid larvae in Japan (Hymenoptera). Part I. Kontyû, 37 (3): 272-279.
- Iida, T. 1969b. Contributions to the knowledge on the sphecid larvae in Japan (Hymenoptera). Part II. Kontyû, 37 (3): 280-289.
- Irving, W. G. & Hinman, H. E. 1935. The mud-dauber as a predator of the black widow spider. Science, 2130 (82): 395-396.
- Janvier, H. 1923. Observaciones entomológicas. Instinto i costumbres del Celifrón (*Sceliphron vindex* Lep.). Anales de la Universidad de Chile, 1 (2): 81-115.
- Janvier, H. 1926. Los esfexos de Chile. Anales de la Universidad de Chile, 4 (2): 5-69.
- Janvier, H. 1928. Recherches biologiques sur les prédateurs du Chili. Annales des Sciences Naturelles Zoologie, (10) 16: 209-356.
- Janvier, H. 1956. Sur deux prédateurs chasseurs d'homoptères (Hym. Sphegidae). Annales de la Société Entomologique de France. 124: 203-208.
- Janvier, H. 1960a. Recherches sur les Hyménoptères nidifiants aphidivores. [I. *Pemphredon* Latreille]. Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, 2 (12): 281-321, figs 1-15.
- Janvier, H. 1960b. Recherches sur les Hyménoptères nidifiants aphidivores. II Le genre *Pemphredon* [cont.]. Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, 3: 1-51, figs 16-30.
- Janvier, H. 1961a. Recherches sur les Hyménoptères nidifiants aphidivores. Le genre *Passaloecus* (Shuckard). Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, 3: 847 – 883, figs 1-17.
- Janvier, H. 1961b. Recherches sur les Hyménoptères nidifiants aphidivores. IV – VII. Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, 4: 489-514.
- Janvier, H. 1962. Recherches sur les Hyménoptères nidifiants aphidivores. Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, 12: 489-516.
- Janvier, H. 1975. Nidificación de *Psenulus concolor* (Dahlbomm, 1843) (Hymenoptera). Graellsia, 29: 117-142.
- Janvier, H. 1982. Observations sur les *Ampulex fasciata* (Hym., Ampulicidae). Entomologiste, 38 (6): 230-237.
- Jimenez, M. L.; Servin, R.; Tejas, A. & Aguilar, R. 1992. Prey composition of the mud-dauber wasp *Sceliphron jamaicense lucae* in the Cabo region, Mexico. Southwestern Entomol., 17 (2): 169-180.
- Kazenas, V. L & Alexander, B. A. 1993. The nest, prey and larva of *Entomosericus kaufmani* Radoszkowski (Hymenoptera: Sphecidae). Journal of Hymenoptera Research, 2: 221-226.
- Kellogg, V.L., 1905. American insects. H. Holt & Co., New York. 647 p.
- Kennedy, M; Spencer, H. G. & Gray, R. D. 1996. Hop, step and gape: do the social displays of the Pelecaniformes reflect phylogeny ? Animal behavior: 51: 273-291.
- Kimsey, L. S. 1978. Nesting and male behavior in *Dynatus nigripes spinolae* (Lepeletier) (Hymenoptera, Sphecidae). The Pan-Pacific Entomologist, 54 (1): 65-68.
- Kitching, I. J.; Forey, P. L.; Humphries, C. J. & Williams, D. M. 1998. Cladistics: the theory and practice of parsimony analysis. 2^o edição. Systematics Association Publications, 11. xiii + 228 p.
- Kohl, F. F. 1896. Die Gattungen der Sphegiden. Ann. Naturhist. Hofmus., 11:233-516 + pl. V-XI.

- Kohl, F. F. 1890. Die Hautflüglergruppe der Sphecinen I. Monographie der natürlichen Gattung *Sphex* Linne (sens. Lat.) Abt. I-II. Ann. Naturh. Hofmus. Wien., 5: 77-104, 317-461.
- Krombein, K. V. 1951. *Ammophila procera*. American Philosophical Society Yearbook, 1950: 148, 1951.
- Krombein, K. V. 1955. Some notes on wasps of Kill Devil Hills, North Carolina, 1954. Proceedings of the Entomological Society of Washington, 57: 145-160.
- Krombein, K. V. 1955. Miscellaneous prey records of solitary wasp I. Bulletin of the Brooklyn Entomological Society, 50: 13-17.
- Krombein, K. V. 1958a. Biological notes on some wasps from Kill Devil Hills, North Carolina, and additions to faunal list. Proceedings of the Entomological Society of Washington, 60: 97-110.
- Krombein, K. V. 1958b. Biology and taxonomy of the cuckoo wasps of coastal North Carolina. Transactions of the American Entomological Society, 84: 141-168.
- Krombein, K. V. 1959. Biological notes on some ground-nesting wasps at Kill Devil Hills, North Carolina, 1958, and additions to the faunal list. Proceedings of the Entomological Society of Washington, 61: 193-199.
- Krombein, K. V. 1964. Miscellaneous prey records of solitary wasp. V. Bulletin of the Brooklyn Entomological Society, 53: 118-120.
- Krombein, K. V. 1967. Trap-nest wasp and bees: life stories, nest and associates. Smithsonian Inst. Press. 570 p.
- Krombein, K. V. 1970. Behavioral and life-history notes on three Floridian solitary wasps (Hymenoptera: Sphecidae). Smithsonian Contribution to Zoology, 46: 1-26.
- Krombein, K. V. & Evans, H. E. 1954. A list of the wasps collected in Florida, March 29 to April 5, 1953, with biological annotations (Hymenoptera, Aculeata). Proceedings of the Entomological Society of Washington, 56: 225-236.
- Kurczewski, F. E. & Evans, H. E. 1972. Nesting behavior and description of the larva of *Bothynostethus distinctus* Fox (Hymenoptera, Sphecidae). Psyche, 79: 88-103.
- Landes, D. A.; Obin, M. S.; Cady, A. B. Hunt, J. H. 1987. Seasonal and latitudinal variation in spider prey of the mud dauber *Chalybion californicum* (Hymenoptera, Sphecidae). Journal of Arachnology, 15(2): 249-256.
- Landes, D. A. & Hunt, J. K. 1987. Occurrence of *Chalybion zimmermanni zimmermanni* Dahlbom in a mixed sleeping aggregation with *Chalybion californicum* (Saussure) in Missouri (Hymenoptera: Sphecidae). Journal of the Kansas Entomological Society, 61 (2): 230-231.
- La Rivers, I. 1945. The wasp *Chlorion laeviventris* as a natural control of the mormon cricket. The American Midland Naturalist, 33: 743-763.
- Leclercq, J. 1954. Monographie systematique, phylogénétique et zoogéographique des hyménoptères cbronien. Liege, Lejeunia. 367 pp.
- Leclercq, J. & Claparede, L. 1978. La guepe maconne *Sceliphron caementarium* (Drury) (Hymenoptera: Sphecidae) s'installe en Europe meridionale. Entomops, 47: 245-252.
- Lepelletier, S. F. 1845. Histoire naturelle des Insectes. Hyménoptères. Paris, Librairie Encyclopédique de Roret. v. 3, 646 + 4 p., pl. 25-36.
- Liebermann, J. 1931. Esféidos argentinos del género *Sphex* con la descripción de una nueva especie de esfégido tucuricida. Anales de la Sociedad Científica Argentina, 112: 5-26, 79-101.
- Lin, C. S. 1966. Bionomics of *Isodontia mexicana* with a review of generic ethology. The Wasman Journal of Biology, 24 (2): 239-247.

- Linsley, E. G. 1962. Sleeping aggregations of aculeate Hymenoptera. II. *Annals of the Entomological Society of America*, 55: 148-164.
- Llano, R. J. 1959. Observaciones biológicas de insectos bonaerense. *Revista Educ. Prov. Buenos Aires*, n.s. supl. (12): 1-141.
- Llano, R. J. 1960. Observaciones sobre *Chlorion (Ammobia) pergamum* Willink. *Actas y Trabajos del Primer Congreso Sudamericano de Zoología*, tomo III, sec IV: 95-102.
- Lomholdt, O. 1982. On the origin of the bees (Hymenoptera: Apidae, Sphecidae). *Entomologica Scandinavica*, 13: 185-190.
- Lorenz, K. 1993. *Fundamentos de Etología*.
- Maneval, H. 1932. Notes recueillies sur les Hyménoptères. *Annales de la Société Entomologique de France*, 101 (6): 85-110.
- Maneval, H. 1936. Nouvelles notes sur divers Hyménoptères et leurs larves. *Revue Française d'Entomologie*, 3: 18-32.
- Maneval, H. 1937. Notes sur les Hyménoptères (5^a série). *Revue Française d'Entomologie*, 4: 162-181.
- Maneval, H. 1939. Notes sur les Hyménoptères (6^a série). *Annales de la Société Entomologique de France*, 108 (6): 49-108.
- Manley, D.G. & Carithers, T.P. 1998. A new host record for *Sphaerophthalma pensylvanica pensylvanica* (Hymenoptera: Mutillidae). *Entomological News*, 109 (3) 198-200.
- Marechal, P 1927. Études sur les rubicoles. I. *Coelocrabro capitosus* Shuck. (Hym. Sphegidae). *Annales de la Société Entomologique de France*, 96: 101-109 + pl. I.
- Marechal, P. 1929. Etudes sur les rubicole. 2. *Rhopalum clavipes* L. et *R. tibiale* (Hymen. Sphegidae). *Annales de la Société Entomologique de France*, 98: 111-122, pl. I-II.
- Maréchal, P. 1936. Ethologie des *Trypoxylon* (Hym. Sphég.) et observations sur *T. attenuatum* Sm. *Bulletin Annales de la Société Entomologique de Belgique*, 76: 373-396.
- Matthews, R. W. & Matthews, J. R. 1968. A note on *Trypargilum arizonense* in trap nests from Arizona, with a review of prey preferences and cocoon structure in the genus (Hymenoptera, Sphecidae). *Psyche*, 75 (3): 285-293.
- Mayer, J. & Schulthess. 1923. Beobachtungen an Nestern von geselligen und solitären Wespen. *Mitt. Ent. Zurich umgebung* 6: 357-367.
- McGinley, R. J. 1981. Systematics of the Colletidae based on mature larvae with phenetic analysis of apoid larvae (Hymenoptera: Apoidea). *University of California Publication on Entomology*, 91: 1-307.
- McGinley, R. J. 1989. A catalog and review of immature Apoidea (Hymenoptera). *Smithsonian Contribution to Zoology*, 494: 1-24.
- McLennan, D. A., Brooks, D. R. & McPhail, J. D. 1988. The benefits of the communication between comparative ethology and the phylogenetic systematics: a case study using gasterosteid fishes. *Canadian Journal of Zoology*, 66: 2177-2190.
- McLennan, D. A. & Mattern, M. Y. 2001. The phylogeny of the Gasterosteidae: combining behavioral and morphological data sets. *Cladistics*, 17: 11-17.
- Medler, J. T. 1965. Biology of *Isodontia (Murrayella) mexicana* in trap nests in Wisconsin. *Annals of the Entomological Society of America*, 58: 137-142.
- Melo, G. A. R. 1999. Phylogenetic relationship and classification of the major lineage of Apoidea (Hymenoptera), with emphasis on crabronid wasps. *Scientific papers. Natural History Museum. The University of Kansas*, 14: 1-55.
- Mendoza, G. 1969. The digger wasp. Nova Iorque. The Dial Press.

- Menke, A. S. 1961. A review of the nearctic species of *Chlorion* (Hymenoptera: Sphecidae) with description of a new species from Baja California. *Annals of the Entomological Society of America*, 54: 667-669.
- Menke, A. S. 1964. A new subgenus of *Ammophila* from Neotropical region (Hymenoptera: Sphecidae). *Canadian Entomologist*, 96: 874-883.
- Menke, A. S. 1966. The genera of Ammophilini (Hymenoptera: Sphecidae). *Canadian Entomologist*, 98: 147-152.
- Menke, A. S. 1998. Family-Group Names in Sphecidae (Hymenoptera: Apoidea). *J. Hym. Res.* 6 (2): 243-255.
- Micheli, L. 1928. Note biologiche e morfologiche sugli imenotteri (Contributo 1°). *Boll. Soc. Ent. Italiana*, 61: 34-43.
- Micheli, L. 1929. Note biologiche e morfologiche sugli imenotteri (Contributo 2°). *Memorie della Società Entomologica*, 9: 46 – 66.
- Micheli, L. 1937. Note biologiche e morfologiche sugli imenotteri (serie VIII). *Megachile nigriventris* Schenck (Apidi), *Solierella xambeui* Gir. (Sfegidi). *Atti Soc. Ital. Sci. Nat. Milano*, 76: 287-290.
- Michener, C. D. 1952. A note on the larvae of sphecid wasp. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 25: 115-116.
- Michener, C. D. 1953. Comparative morphological and systematic studies of bee larvae with a key to the families of hymenopterous larvae. *University of Kansas Science Bulletin*, 35: 987-1102.
- Mickel, C.E. 1928. Biological and taxonomic investigations on the mutilid wasps. *Bull. U.S. Nat. Mus.*, 143: 1-351.
- Minkiewicz, P. 1932. Gniazda i zwierzyna lowna grzebaczowatych – Nids et proies des Sphéguins de Pologne. Deuxième série de fragments éthologiques. *Polskie pismo Entomologiczne*, 11: 98-112, pl. vi.
- Mitchell, P. S. & Hunt, J. H. 1984. Nutrient and energy assays of larval provisions and faeces in the black and yellow mud dauber, *Sceliphron caementarium* (Drury) (Hymenoptera: Sphecidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 57(4): 700-704.
- Morato, E. F. & Araújo, S. M. S. R. 1996. Biologia de *Podium* spp. (Hymenoptera, Sphecidae, Sceliphronini) de florestas primária e secundária da Amazônia ocidental, Acre, Brasil. XXI Congresso Brasileiro de Zoologia, Porto Alegre. Livro de resumos.
- Muma, M. H. & Jeffers, W. F. 1945. Studies of the spider prey of several mud-dauber wasps. *Annals Entomological Society of America*, 38: 245-255.
- Nagy, C. G. 1969. A new taxon of the family Heterogynidae Latreille (Hym., Aculeata). *Entomologische Mitteilungen aus Zoologischen Museum Hamburg*, 64: 7-12.
- Nicolas, M. 1893. Le *Sphex splendidulus* da Costa. *Assoc. Française Avancement Sci., Compte Rendu 22 Sess, Besançon 1893* (2): 636-647.
- Noll, F. B. 2002. Behavioral phylogeny of Corbiculate Apoidea (Hymenoptera: Apoidea), with special reference to social behavior. *Cladistics*, 18: 137-153.
- Novacek, M. 1992. Fossils as critical data for phylogeny. In *Extinction and phylogeny* (Wheeler, Q. D. & Novacek, M eds) pp. 46-88. Columbia University Press, New York.
- O'Brien, M. F. & O'Brien, A.M. 1988. Biology of *Ammophila evansi* and *A. mediata* in northern Michigan (Hymenoptera: Sphecidae). *Pan-Pacific Entomologist*, 64 (1): 73-79.
- Ohl, M. 1996a. Die phylogenetischen Beziehungen der Sphecinae (Hymenoptera: Apoidea: "Sphecidae") aufgrund morphologischer Merkmale des Exoskellerts. *Zoologische Beiträge, Neue Folge*, 37: 3-40.
- Ohl, M. 1996b. The Phylogenetic Relationships within the Neotropical Podiinae with Special Reference to *Podium* Fabricius (Hymenoptera: Apoidea: "Sphecidae"). *Deutsche entomologische Zeitschrift*, 43 (2): 189-218.
- O'Neill K. M. & O'Neill R. P. 2003. Sex allocation, nests, and prey in the grass-carrying wasp *Isodontia mexicana* (Saussure) (Hymenoptera: Sphecidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 76 (3): 447-454.

- Orifila, R. N. & Salellas, J. 1929. Nota biológicas sobre *Sceliphron figulus* (Dahl.) D.T. Revista de la Sociedad Entomológica de Argentina, 2: 247-250.
- Packard, A. S. 1970. Guide to the Study Insects.
- Packard 1896, J. N. Y. Ent. Soc., 4: 161-163.
- Paetzel, M. 1974. Day of the mud-daubers. Insect World Digest, 1(4): 1-4.
- Parker, F. D.; Tepedino, V. J. & Vincent, D. L. 1980. Observations on the provisioning behavior of *Ammophila aberti* Haldeman (Hymenoptera: Sphecidae). Psyche, 87 (3-4): 249-258.
- Paterson, A. M; Wallis G. P. & Gray, R. D. 1995. Penguins, petrels, and parsimony: does cladistics analysis of behavior reflect sebird phylogeny ? Evolution, 49 (5): 974-989.
- Peckham, G. W. & Peckham, E. G. 1898. On the instincts and habits of the solitary wasps. Wisconsin Geological Natural History Survey, Science Series, Bulletin no. 2, iv + 245 p.
- Peckham, G. W. & Peckham, E. G. 1905. Wasps social and solitary. Houghton, Mifflin & Co., Cambridge. 311 pp.
- Penny, D.; Foulds, L. R. & Hendy, M.D. 1982. Testing the theory of evolution by comparing phylogenetic trees constructed from five different protein sequences. Nature, 297: 197-200.
- Pereira, T. S.; Luchiari, C.; Moraes, L. F. D. & Barbosa, H. 1997. Aspectos climáticos da Reserva Biológica de Poço das Antas. III Encontro de Pesquisadores da Reserva Biológica de Poço das Antas, Silva Jardim. Livro de resumos, p.13-14.
- Pergande, T. 1892. Peculiar habit of *Ammophila gryphus* Sm. Proceedings of the Entomological Society of Washington, 2: 256-258.
- Piek, T. 1986. *Sceliphron caementarium* (Drury) supersedes *S. spirifex* Linnaeus in the Provence, France (Hymenoptera: Sphecidae). Entomologische Berichten 46(6): 77-79.
- Piel, R. P. 1933. Recherches biologiques sur les Hyménoptères du Bas Yang-Tse (Chine): *Sphex* (*Isodontia*) *nigellus* Smith. Annales de la Societe Entomologique de France, 102: 109-154.
- Pizón, J. & González, V. H. 2000. Un posible caso de selectividad de *Sceliphron asiaticum* (Hymenoptera: Sphecidae) sobre *Alpaida veniliae* (Araneae: Araneidae), en Caquetá (Colômbia). Actualidades Biológicas, 22 (72): 91-93.
- Platnick, N. I., Griswold, C. E. & Coddington, J. A. 1991. On missing entries in cladistics analysis. Cladistics, 7: 337-343.
- Poulton, E. B. 1917. Predaceous reduviid bugs and fossors, with their prey from the S. Paulo district of South-east Brazil. Proceedings of the Entomological Society of London (1917): 34-41.
- Powell, J. A. 1964. Addition to the knowledge of the nesting behavior of North American *Ammophila* (Hymenoptera: Sphecidae). Journal of the Kansas Entomological Society, 37 (3): 240-258.
- Prentice, T.R. & Walker, G.P. 1991. Nocturnal clustering of the solitary wasp, *Chalybion californicum* (Saussure) (Hymenoptera: Sphecidae). Pan-Pacific Entomologist, 67 (3): 222-224.
- Proctor, H. C. 1992. Sensory exploitation and the evolution of male mating behaviour: a cladistics test using water mites (Acari: *Parasitengona*). Animal Behaviour, 44: 745-752.
- Prum, R. O. 1990. Phylogenetic analysis of the evolution of display behaviour in neotropical manakins (Aves: Pipridae). Ethology, 84: 202-231.
- Rau, P. 1915a. The differentiation of the cocoons of *Pelopoeus caementarius* and *Chalybion caeruleum* (Hymen.). Psyche, 22: 62-63.
- Rau, P. 1915b. The ability of the mud-dauber to recognize her own prey (Hymenoptera). Journal of Animal Behaviour, 5: 240-249.

- Rau, P. 1922. Ecological and behavior notes on Missouri insects. Transactions of the Academy of Science of Saint Louis, 24: 1-71.
- Rau, P. 1926. The ecology of a sheltered clay bank; a study in insect sociology. Transactions of the Academy of Science of Saint Louis, 25: 157-260.
- Rau, P. 1928a. The nesting habits of the wasp, *Chalybion caeruleum*. Annals of the Entomological Society of America, 21: 25-35.
- Rau, P. 1928b. Field studies in the behavior of the non-social wasp. Transactions of the Academy of Science of Saint Louis, 25: 325-489.
- Rau, P. 1933. The jungles bees and wasp of Barro Colorado Island. Phil. Rau, Kirkwood, Mo. 317 p.
- Rau, P. 1935a. The wasp, *Chalybion cyaneum* Fab., preys upon the black widow spider, *Latrodectus mactans* Fab (Hymen., Aranae). Entomological News, 46 (10): 259-260.
- Rau, P. 1935b. The spider prey of the mud wasp, *Sceliphron caementarium* (Aranae, Hymen.: Sphecidae). Entomological News, 46: 267-270.
- Rau, P. 1937. A note on the nesting habits of the roach-hunting wasp, *Podium (Parapodium) carolina* Rohwer (Hym.). Entomological News, 48 (4): 91-94.
- Rau, P. 1938. Additional observations on the sleep of insects. Annals of the Entomological Society of America., 31: 540-556.
- Rau, P. 1940. Some mud-daubing wasps of Mexico and their parasites. Annals of the Entomological Society of America, 33: 540-556.
- Rau, P. 1942. The sleep of *Chalybion zimmermanni* Dahlb. Canadian Entomologist, 64: 196.
- Rau, P. 1943. The nesting habits of certain sphecids wasps of Mexico, with notes on their parasites. Annals of the Entomological Society of America, 36: 647-653.
- Rau, P. 1944. The nesting habits of the wasp, *Chlorion (Ammobia) pennsylvanicum* L. Annals of the Entomological Society of America, 37: 439-440.
- Rau, P. 1946. Notes on the behavior of a few solitary wasps. Bulletin of the Brooklyn Entomological Society, 41: 10-11.
- Rau, P. & Rau, N. 1916a. The biology of mud-daubing nests as revealed by the contents of the nests. Journal of Animal Behavior, 6: 27-63.
- Rau, P. & Rau, N. 1916b. The sleep of insects: an ecological study. Annals of the Entomological Society of America, 9: 227-274.
- Rau, P. & Rau, N. 1918. Wasp studies afield. Princeton University Press. 372 p.
- Reinhard, E. G. 1929. The witchery of wasps. New York Century Co. 291 p.
- Richards, O. W. 1935. A note on the genus *Pachyophthalmus* B. and B. (Dipt., Tachinidae, Miltogramminae). Stylops, 4: 209-213.
- Richards, O. W. 1937. Results of the Oxford University expedition to British Guiana, 1929. Hymenoptera, Sphecidae and Bembecidae. Transactions of the Royal Entomological Society of London, 86: 101-118.
- Ristich, S. S. 1953. A study of the prey, enemies, and habits of the great golden digger wasp *Chlorion ichneumoneum* (L.). The Canadian Entomologist, 85: 374-386.
- Rozen, J. G. Jr. 1965.
- Rozen, J. G. Jr. 1996. Phylogenetic analysis of the cleptoparasitic bees belonging to the Nomadinae based on mature larvae (Apoidea: Apidae). American Museum Novitates, 3180: 1-39.

- Ryan, M. J. & Rand, A. S. 1995. Females responses to ancestral advertisement calls in the túngara frog. *Science*, 269: 390-392.
- Ryan, M. J. & Rand, A. S. 1999. Phylogenetic influence on mating call preference in female túngara frogs, *Physalaemus pustulosus*. *Animal Behaviour*, 57: 945-956.
- Scaramozzino, P.L. & Currado, I. 1988. Prime notizie sull'approvvigionamento dei nidi pedotrofici di *Isodontia mexicana* (Saussure) in Italia (Hymenoptera: Sphecidae). *Atti del Congresso Nazionale Italiano di Entomologia*, 15: 871-878.
- Scaramozzino, P.L.; Currado, I.; Vergano, G.; Tromellini, C. 1991. Nesting behaviour of adventive *Isodontia mexicana* (Saussure) in Piedmont (Italy north-west) (Hymenoptera Sphecidae). *Ethology Ecology Evolution* (Special issue), 1: 39-42.
- Schoenly, K & Calabrese, D. M. 1983. An aggregation of *Chalybion californicum* (Hymenoptera: Sphecidae) in a bell. *Entomological News*, 94 (4): 145-146.
- Shafer, G. D. 1949. The ways of a mud-dauber. Stanford Univ. Press, Stanford. ix + 78p.
- Smith, F. 1862. Description of news species of aculeata Hymenoptera collected at Panama by R.W. Steth, with a list of described species. *Transactions of the Entomological Society of London*, ser 3, I: 29.
- Smith, F. 1869. Wasps and their habits. *Annals and Mag. Nat. Hist.* Ser 4, III: 389.
- Snodgrass, R. E. 1935. Principles of insect morphology. McGraw-Hill Book Company, Inc. New York & London. 667p.
- Soika, A.G. 1933. Sull'etologia dell'*Ammophila tydei* Guill. *Boll. Soc. Ent. Italiana*, 65 : 60-64.
- Soika, A.G. 1934. Études sur les larves des hyménoptères. *Annales de la Société Entomologique de France*, 103: 337-344 + pls 1-3.
- Steiner, A. L. 1974. Unusual caterpillar-prey records and hunting behavior for *Podalonia digger* wasp: *Podalonia valida* (Cresson). *Pan-Pacific Entomologist*, 50: 73-77.
- Steiner, A. L. 1975. Description of the territorial behavior of *Podalonia valida* (Hymenoptera, Sphecidae) females in Southeast Arizona, with remarks on digger wasp territorial behavior. *Quaestiones Entomologicae*, 11 (2): 113-127.
- Steiner, A. L. 1981a. Digger wasp predatory (Hym., Sphecidae). IV. Comparative study of some distantly related Orthoptera-hunting wasps (Sphecinae vs. Larrinae), with emphasis on *Prionyx parkeri* (Sphecini). *Zeitschr. Tierpsychol.*, 57: 305-339.
- Steiner, A. L. 1981b. Anti-predator strategies II. Grasshoppers (Orthoptera, Acrididae) attacked by *Prionyx parkeri* and some *Tachysphex* wasps (Hymenoptera, Sphecinae and Larrinae): a descriptive study. *Psyche*, 88 (1-2): 1-24.
- Strand, E. 1912. Hymenopterifauna von Paraguay. *Zool. Jahrb. (Abt. Syst.)* 33: 257-346.
- Strandtmann, R.W. 1945. Observations on the nesting habits of some digger wasps (Sphecidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 38: 305-313.
- Strandtmann, R.W. 1953. Notes on the nesting habits of some digger wasps. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 26 (2): 51-52.
- Stuart, A. E. Hunter, F. F. & Currie, D. C. 2002. Using behavioural characters in phylogeny reconstruction, *Ethology, Ecology and Evolution*, 14: 129-139.
- Swofford, D. L. 1999. PAUP 4.0 Beta for Windows. Sinauer Associates Press.
- Templeton, R. 1841. Description of a new strepsipterous insect. *Transactions of the Entomological Society of London*, 3: 51-56, pl. IV.

- Tilden, J.W. 1953. The digging and provisioning behaviour of *Ammophila saeva* Smith (Hymenoptera: Sphecidae). *Pan-Pacific Entomologist*, 29: 211-218.
- Toro, H. & Chiappa, E. 1994. Hipotesis sobre factores determinantes de dimorfismo sexual en *Sphex latreillei* Lep. (Hymenoptera: Sphecidae). *Acta Entomologica Chilena*, 19: 13-19.
- Toro, H & Gallardo, S. 1966. Variación en *Chlorion latreillei* (Hymenoptera, Sphecidae). *Publicaciones del Centro de Estudios Entomológicos*, 8: 45-60.
- Toro, H & Magunacelaya, J. C. 1980. Factores mecanicos en la precopula de *Sphex latreillei* Lepeletier (Hymenoptera - Sphecidae). *Anales del Meseo de Historia Natural de Valparaiso*, 13: 245-253.
- Tsuneki, K. & Iida, T. 1969. The biology of some species of the Formosan Sphecidae, with descriptions of their larvae. *Etizenia*, 37: 1-21.
- Tussac, H & Voisin, J. F. 1989. Observations sur la nidification d'*Isodontia mexicana* (Saussure, 1867) en France et en Espagne (Hym. Sphecidae). *Bulletin de la Societe Entomologique de France*, 94 (3-4): 109-111.
- Valdeyron-Fabre, L. 1952. Sur le Parasitisme de *Brachytripes megacephalus* Lef. par un *Sphex*, *S. xanthocerus* Guérin. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de Tunisie*, 5: 107-108.
- Valdeyron-Fabre, L. 1955. Observations sur le biologie de *Brachytripes megacephalus* Lef. en Tunisie. *Rev. Path. Vég. Ent. Agr. France*, 34: 136-158.
- Valkeila, E. 1955. Observations on the biology and development of the *Nitela spinolai* Dhlb. (Hym., Sphecidae). *Annales Entomologici Fenici*, 21: 54-57.
- Valkeila, E. 1957. Mitteilungen über die nordeuropäischen *Spilonema*-Arten (Hym., Sphecoidea). *Annales Entomologici Fenici*, 23: 163-178.
- van der Vecht, J. & van Breugel, F.M.A. 1968. Revision of the nominate subgenus *Sceliphron* Latreille (Hym., Sphecidae) (Studies on the Sceliphronini, part I). *Tijdschrift voor Entomologie*, 3: 185-225.
- Vardy, C. R. 1978. A revision of the Neotropical wasp genus *Trigonopsis* Perty (Hymenoptera: Sphecidae). *Bulletin of the British Museum of Natural History (Entomology Series)*, 37(4): 117-152.
- Vardy, C. R. 1984. Is *Chlorion viridocoeruleum* Lep. & Serv. (Hym., Sphecidae) a mixed species? *Entomologist' Monthly Magazine*, 120: 129-130.
- Volkova, T., Matthews R. W. & Barber, M. C. 1999. Spider prey of two mud dauber wasps (Hymenoptera: Sphecidae) nesting in Georgia's Okefenokee Swamp. *Journal of Entomological Science*, 34 (3): 322-327.
- von Heyden, L. 1867. Exotische *Xenos*-Arten. *Berliner Entomologische Zeitschrift*, 11: 398.
- Walsh, B. D. & Riley, C. V. 1869. Wasps and their habits. *American Entomologist*, 1: 123-143.
- Ward, G. 1971. Nest site preference of *Chalybion zimmermenni* Dahlbom (Hymenoptera: Sphecidae). *Proceedings of the Indiana Academy of Science*, 80: 264-266.
- Ward, G. 1972. Aggregations of *Chalybion californicum* (Saussure) near Centreville, Wayne Country, Indiana. *Proceedings of the Indiana Academy of Science*, 81: 177-181.
- Ward, G. 1973a. Growth of *Chalybion zimmermenni* Dahlbom in captivity (Hymenoptera: Sphecidae). *Proceedings of the Indiana Academy of Science*, 82: 231-233.
- Ward, G. 1973b. *Melittobia chalybii* Ashmed (Hymenoptera: Eulophidae) as a parasite of *Chalybion zimmermenni* Dahlbom (Hymenoptera: Sphecidae). *Proceedings of the Indiana Academy of Science*, 82: 233-234.
- Ward, G. L. & Ode, P. 1984. Current status of the blue wasp, *Chalybion zimmermanni* Dahlbom, in southeastern Indiana. *Proceedings of the Indiana Academy of Science*, 92: 229-230.

- Weaving, A. J. S. 1985. Nesting behaviour of some southern African digger wasps of the genus *Ammophila* (Hymenoptera: Sphecidae). Proceedings of the Entomological Congress Organised by the Entomological Society of Southern Africa, 5: 44. Abstract.
- Weaving, A. J. S. 1988. Prey selection in several sympatric species of *Ammophila* Kirby (Hymenoptera: Sphecidae) in southern Africa. Annals of the Cape Provincial Museums Natural History, 16 (13): 327-349.
- Weaving, A. J. S. 1989a. Nesting strategies in some southern African species of *Ammophila* (Hymenoptera: Sphecidae). Journal of Natural History, 23 (1): 1-16.
- Weaving, A. J. S. 1989b. Habitat selection and nest construction behaviour in some Afrotropical species of *Ammophila* (Hymenoptera: Sphecidae). Journal of Natural History, 23 (4): 847-871.
- Weiss, H. 1944. Permanent "sleeping" quarters of *Chalybion caeruleum* (Linn.) (Sphecidae, Hymen.). Entomological News, 55: 270-271.
- Wheeler, G. C. & Wheeler, E. H. 1924. The use of a tool by a sphecid wasp. Science, 59: 486.
- Whitman, C. O. 1899. Animal. pp 285-338. In Whitman, C. O. (Ed.). Biological Lectures, Wood's Hole. Ginn and Co., Boston, MA USA.
- White, E. 1962. Nest-building and provisioning in relation to sex in *Sceliphron spirifex* L. (Sphecidae). Journal of Animal Ecology, 31: 317-329.
- Williams, F. X. 1913. Notes on the habitats of some wasps that occur in Kansas with description of a new species. Kansas University Science Bulletin, 8: 223-239, 1 fig., 1 pl.
- Williams, F. X. 1919. Philippine wasp studies. Bull. Exp. Sta. Hawaiian Sugar Planters' Assoc. (Ent.) (14): 1-186.
- Williams, F. X. 1927. Notes on the habitats of the bees and wasps of the Hawaii Islands. Proceedings of the Hawaiian Entomological Society, 6 (3): 425-464.
- Williams, F. X. 1928a. Studies in tropical wasps - their host and associates. Bulletin of the Experimentia Station of Hawaiian sugar Planter's Association. Entomological Series Bulletin, 19.
- Entomological Society, 7 (1): 163.
- Williams, F. X. 1929. Notes on the habitats of the cockroach-hunting wasp of the genus *Ampulex sens. lat.*, with particular reference to *Ampulex (Rhinopsis) canaliculatus* Say. Proceedings of the Hawaiian Entomological Society, 7: 315-329.
- Williams, F. X. 1942. *Ampulex compressa* (Fabr.), a cockroach-hunting wasp introduced from New Caledonia into Hawaii. Proceedings of the Hawaiian Entomological Society, 11: 221-233.
- Williams, F. X. 1945. The aculeata wasps of New Caledonia with natural history notes. Proceedings of the Hawaiian Entomological Society, 12 (2): 407-452.
- Willink, A. 1951. Las especies argentinas y chilenas de "Chlorionini" (Hym., Sphecidae). Acta Zool. Lilloana, 11: 53-225.
- Williston, S. W. 1892. Notes on the habits of *Ammophila*. Entomological News, 3: 85-86.
- Yasumatsu, K & Masuda, E. 1933. On a new hunting wasp from Japan. Fukuoka Hakubutsugaku Zasshi, 1: 53-65.
- Yoshimoto, C. M. 1964. Nesting activity and larval description of *Trypoxylon (Trypoxylon) bicolor* Smith in Hawaii. Pacific Insects, 6: 517-521.
- Zink, R. M. & Avise, J. C. 1990. Patterns of mitochondrial DNA and allozyme evolution in the avian genus *Ammodramus*. Systematic Zoology, 39: 148-161.