

Coexistência Interespecífica em *Mischocyttarus* Saussure (Hymenoptera: Vespidae, Mischocyttarini) durante a Fase Inicial de Desenvolvimento de um Ninho

NOZOR PAULO OUTEIRO PINTO¹, NIVAR GOBBI¹, FERNANDO B. NOLL², MARCELO ANTONIO HARADA PENNA¹ E SÉRGIO L. NAZARETH¹

¹Universidade Estadual Paulista, Rio Claro

²Universidade Estadual Paulista, São José do Rio Preto

Um ninho no qual duas espécies distintas de *Mischocyttarus* coexistiram por 138 dias foi observado durante dez meses no Biotério do Instituto de Biociências da UNESP, Rio Claro, Brasil. As espécies foram identificadas como *Mischocyttarus (Haplometrobium) cerberus styx* Richards, 1940 e *Mischocyttarus (Phi) Saussure 1854 = Monocyttarus Richards, 1978) cassununga* R. von Ihering, 1903. Ninhos de ambas as espécies são comumente encontrados o ano todo no local, às vezes muito próximos uns dos outros. As principais ocorrências comportamentais observadas no ninho foram: coexistência inicial entre duas fêmeas de cada espécie, trofalaxis, emergência de uma segunda fêmea de *M. cassununga* que coabitou o ninho por curto espaço de tempo, gradativo aumento de dominância da fêmea de *M. cerberus styx*, canibalismo, abandono do ninho pela fêmea de *M. cassununga* originalmente encontrada, desenvolvimento de apenas a prole de *M. cerberus styx* e declínio do ninho.

Descritores: Coexistência interespecífica. Dominância. Vespas. *Mischocyttarus cerberus styx*, *Mischocyttarus cassununga*.

Interspecific coexistence in *Mischocyttarus* Saussure (Hymenoptera: Vespidae, Mischocyttarini) during the initial stage of the development of a nest. A nest in which two different species of wasps coexisted during 138 days was observed during 10 months at the Instituto de Biociências of the Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, Brazil. The species were *Mischocyttarus (Haplometrobium) cerberus styx* (Richards, 1940) and *M. (Phi) Saussure, 1854 = Monocyttarus Richards, 1978) cassununga* (R. von Ihering, 1903) (Hymenoptera: Vespidae, Mischocyttarini). Nests of both species are frequently found all year long in the study area, sometimes very close to each other. The study nest was observed for 10 months and the most important behaviors were: initial coexistence between two females from different species, trophallaxis, emergence of a *M. cassununga* female which cohabited the same nest by short period, gradual increase of dominance of *M. cerberus styx* female, cannibalism, abandonment of the nest by the older *M. cassununga*, exclusive development of brood of *M. cerberus styx*, and nest decline.

Index terms: Interspecific coexistence. Dominance. Wasps. *Mischocyttarus cerberus styx*, *Mischocyttarus cassununga*.

Vespas primitivamente eusociais podem iniciar seus ninhos solitariamente ou agregar-se a ninhos já estabelecidos colaborando com a

Nozor Paulo Outeiro Pinto, Departamento de Ecologia, UNESP, Av. 24A, 1515, Bela Vista, 13506-900 Rio Claro; e-mail npopinto@rc.unesp.br. Nivar Gobbi, Marcelo Antonio Harada Penna, Dep. de Ecologia/CEA, ; Sérgio L. Nazareth, Dep. de Ecologia; UNESP, Rio Claro. Fernando B. Noll, Departamento de Zoologia e Botânica, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, UNESP, São José do Rio Preto.

fundadora. Além disso, essas vespas podem aposar-se de pequenos ninhos que estejam sem liderança por enfraquecimento ou com baixa motivação defensiva das fundadoras (Nonacs & Reeve, 1995). A usurpação pode ocorrer em espécies de vespas sociais pela atração que ninhos e proles exercem sobre outras fêmeas que estejam buscando locais de nidificação (Röseler, 1991) e é comum em espécies fundadoras solitárias (Klahn, 1988; Litte, 1979; Lorenzi & Cervo, 1992; Makino, 1989b). Taylor (1939) formulou um es-

quema que abrange quatro estágios para explicar a origem e a evolução do parasitismo social: (1) parasitismo temporário facultativo, intraespecífico, (2) parasitismo temporário facultativo, interespecífico, (3) parasitismo temporário obrigatório, interespecífico e (4) parasitismo permanente obrigatório, interespecífico. Cervo e Dani (1996), observaram o estágio 1 em onze espécies de *Polistes*; o estágio 3 é um provável passo intermediário ainda não documentado em vespas sociais; o estágio 4, também denominado inquilinismo, ocorre em três espécies de *Polistes*, e também em espécies de Vespinae; e o estágio 2 do esquema ocorre quando a vespa de uma espécie pode fundar sua própria colônia bem como invadir o ninho de outra espécie.

A ocupação ou invasão de ninhos de uma espécie de vespa por outra está relatada em trabalhos de Hunt e Gamboa (1978); O'Donnell e Jeanne (1991); Giannotti (1995); Gamboa, Greig e Thom (2002). Prezoto e Nascimento (1999), relataram a usurpação de uma colônia ativa de *Mischocyttarus cassununga* por duas fêmeas de *Polistes versicolor* e Prezoto, Lima e Andrade (2002), descreveram a ocupação e modificação de um ninho abandonado de *M. cassununga* por *Polistes ferreri* em Juiz de Fora, Minas Gerais. Fêmeas de *Polistes simillimus* e *P. versicolor* são taxonomicamente próximas e ninhos nos quais ambas estavam associadas foram mencionados por Richards (1978), em São Paulo. Em vespas sociais, como *Mischocyttarus*, foi demonstrado que fundadoras, de uma mesma espécie, podem usurpar ninhos e roubar as crias. Esse fenômeno ocorre preferivelmente em ninhos com fêmeas solitárias (Clouse, 1995).

No presente estudo relatamos uma ocorrência de coexistência entre duas fêmeas de *Mischocyttarus (cerberus styx e cassununga)* durante a fase inicial de desenvolvimento de um ninho, com o posterior domínio de uma na continuidade do desenvolvimento e efetivação de sua descendência.

Método

O Biotério do Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista, UNESP, Campus de Rio Claro, SP (22°, 25' S; 47°, 32' W; 612 m de altitude) é um prédio com 1100 m²

e com um jardim interno que contém plantas ornamentais, árvores frutíferas e pequenos canteiros com crucíferas. No dia 16 de abril de 2001, durante a execução de levantamento fenológico foi localizado um pequeno ninho, na parte superior de uma janela, no qual estavam pousadas duas vespas com colorações distintas: uma com o corpo quase totalmente em tons escuros e a outra com o corpo predominantemente em tons amarelos com o gaster parcialmente escuro. Repetiu-se essa observação no mesmo dia para verificar se se tratava de uma circunstância casual (uma espécie pousada temporariamente no ninho de outra espécie) ou se ocorria alguma cooperação nas atividades. Confirmou-se a segunda hipótese e, no final do dia, ambas as vespas estavam juntas no ninho.

Optamos por fotografar o ninho com as vespas e observar e descrever as atividades de ambas as espécies. Decidimos não marcar as vespas no intuito de evitar distúrbios que pudessem descaracterizar os comportamentos a serem observados, caso a coexistência perdesse.

A identificação dos espécimes foi realizada pelo Dr. Nivar Gobbi, a partir de material de referência preparado e identificado pelo Dr. O. W. Richards, depositados no MZUSP e também a partir de espécimes coletados em Rio Claro e depositados no Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências, UNESP, Rio Claro, São Paulo. Foram constatadas pequenas diferenças, relativas a coloração dos tergitos e esternitos, entre as duas espécies descritas por Richards (1978) e os espécimes coletados no Biotério.

O ninho em que as espécies coexistiram foi observado durante 10 meses. O total de tempo despendido nas observações foi de 30h 01', o número de observações foi de 434 com o tempo médio de cada observação de 4' 14".

Resultados

O ninho com as duas vespas pode ser observado na Figura 1. Quando visto pela primeira vez continha onze células (três eram pequenas), duas pupas e não podemos afirmar com exatidão qual das espécies iniciou a sua cons-



Figura 1. Ninho com as vespas *M. cassununga* e *M. cerberus styx*.

trução. Ambas são vespas não agressivas (Poltronieri & Rodrigues, 1976; Noda, Silva, & Giannotti, 2001).

No local onde foi realizada a pesquisa, os ninhos das duas espécies são encontrados frequentemente vizinhos uns aos outros (algumas vezes a cerca de 10 a 15 cm de distância). Colônias de *Mischocyttarus* podem ser fundadas por mais de uma fêmea (pleometrose) (Richards, 1978), ou por apenas uma fêmea (haplometrose) como ocorre com *M. cerberus styx* (Poltronieri & Rodrigues, 1976) e a monoginia parece ser a regra geral para esta espécie (Giannotti, 1998). Pode ocorrer haplometrose na fase de fundação assim como pleometrose na fase inicial (já com a presença de pupas) em ninhos de *M. cassununga* (Poltronieri & Rodrigues, 1976). A ocorrência de sincronização entre os ciclos de fundação e dispersão das colônias de *M. cassununga* e de não-sincronização entre os ciclos das colônias de *M. cerberus styx*, em colônias estudadas na região de Rio Claro, foram mencionadas por Poltronieri e Rodrigues (1976) enquanto Gobbi e Simões (1988) encontraram assincronismo sazonal nas fundações e abandonos de *M. cassununga*, em experimento efetuado no biotério da UNESP, Rio Claro, SP. Giannotti (1998, 1999) relatou que as colônias de *M. cerberus styx* são assincrônicas.

Em estágios posteriores de desenvolvimento os ninhos de *M. cerberus styx* apresentam um menor número médio de células quando comparados àqueles de *M. cassununga* (Giannotti, 1998; Poltronieri & Rodrigues, 1976; Richards,

1978; Simões, Gobbi, & Batarce, 1985).

Os substratos usados para o fixação dos ninhos de *M. cerberus styx* e *M. cassununga*, no local da pesquisa, foram os beirais de edifícios, janelas e as partes inferiores dos suportes de aparelhos de ar condicionado. A abundância das colônias em ambiente urbano demonstra uma elevada adaptação aos substratos não naturais (Simões et al., 1985). Os galhos de árvores também são utilizados como substratos e observamos em *Cereus* sp (Cactacea) ninhos dessas duas espécies de *Mischocyttarus* construídos próximos aos ninhos ativos e inativos das espécies agressivas *Polistes simillimus* (Zikán), *P. versicolor* (Olivier) e de *Polybia paulista* (R. von Ihering) (Nozor Paulo Outeiro Pinto observação pessoal, janeiro de 2004). Windsor (1972) relatou que a associação de ninhos de *M. immarginatus* (Rich.), não agressiva, junto aos ninhos das agressivas *Polybia* spp, na Costa Rica, traria proteção às primeiras dos ataques das aves. Starr (1988) assinala a necessidade de se saber quais são os predadores de *Mischocyttarus* e quais poderiam ser repelidos pela proximidade de *Polybia*.

As larvas de *Mischocyttarus* distinguem-se das demais larvas de Polybiini por apresentarem um, dois, ou três lóbulos no lado ventral do primeiro segmento abdominal (Reid, 1942, citado por Jeanne, 1972; Poltroniere & Rodrigues, 1976; Richards, 1978; Silveira, 2000). Observamos dois lóbulos abdominais nas larvas maiores encontradas em ninhos de *M. cerberus styx* e de *M. cassununga*, próximos ao ninho pesquisado.

O maior número de observações com as vespas no ninho pesquisado ocorreu nos meses de abril, maio e junho de 2001 e as principais ocorrências que notamos foram, por data, agrupadas em três períodos: o primeiro de 18 de abril a 7 de maio de 2001, o segundo de 8 de maio a 31 de agosto de 2001 e o terceiro de 3 de setembro a 7 de março de 2002.

O primeiro período abrange a observação inicial da coexistência entre as duas vespas, a emergência de outra *M. cassununga* e em seguida o seu desaparecimento do ninho. O segundo período compreende a fase de gradativo

domínio de *M. cerberus styx* até o desaparecimento de pupas que coincidiu com a última observação da presença da fêmea *M. cassununga* originalmente encontrada. O terceiro período foi aquele em que ocorreu o desenvolvimento do ninho apenas com os descendentes da fêmea *M. cerberus styx* originalmente encontrada.

As principais ocorrências observadas no primeiro período foram as seguintes: O ninho continha 11 células e duas pupas. Houve trofalaxis entre as vespas; ambas inspecionaram as células do ninho que, em algumas ocasiões, ficou sem a presença das vespas. *M. cerberus styx* retornou ao ninho com água (ou alimento líquido) e realizou trofalaxis com *M. cassununga*. Foi observada uma fêmea de *M. cassununga* recém-emergida (25 de abril, 11h22'). No decorrer do dia, *M. cerberus styx* esfregou várias vezes os tergitos sobre as células. Houve contato de antenas entre as vespas e trofalaxis, *M. cassununga* retornou com alimento que foi repassado às outras duas vespas. Desapareceu uma das pupas (causa não detectada). Pela primeira vez, foi vista a fêmea mais jovem deixando o ninho (27 de abril, 15h05'). Foi anotada a existência de dois ovos e de uma pequena larva. As três vespas foram observadas no ninho pela última vez, no dia 7 de maio, às 9h00). A partir dessa data, apenas *M. cerberus styx* e a fêmea *M. cassununga* originalmente encontrada, foram vistas.

As principais ocorrências observadas no 2º período foram as seguintes. 25 de maio: desaparecimento de uma larva, sem inferência da causa. Constatou-se maior presença no ninho de *M. cerberus styx*, *M. cassununga* permanecia longos períodos fora, forrageando. 4 de junho: Observou-se oviposição, no mesmo dia, por ambas as vespas. 6 de julho: *M. cassununga* retornando ao ninho realizou trofalaxis com *M. cerberus styx* que, em seguida, alimentou uma larva. As células foram ampliadas por ambas as vespas. 1 de agosto: foram observadas duas pupas, além das duas observadas anteriormente. 9 de agosto: observou-se uma larva, notou-se maior permanência de *M. cerberus styx* no ninho. 20 de agosto: foi vista apenas uma nova pupa, sem conclusão da causa do desaparecimento das outras. Foi novamente constatada maior permanência de *M. cerberus styx* no ninho.

27 de agosto: foram vistas uma pupa e três larvas. 30 de agosto (15:55'): *M. cerberus styx* foi vista se alimentando de substância amarela e a pupa que vinha sendo observada não foi mais localizada. 31 de agosto (11:10'): *M. cassununga* vista pela última vez no ninho; com comportamento agitado, percorrendo as células. A coexistência entre as vespas perdurou por 138 dias: em nenhuma das observações notamos comportamento agressivo entre ambas.

As principais ocorrências observadas no 3º período, apenas com a presença de adultos de *M. cerberus styx*, foram as seguintes. 3 de setembro: vista uma pupa. 31 de agosto, 3, 4, 5 e 6 de setembro: o ninho ficou sem a presença de *M. cerberus styx*. De 7 de setembro a 9 de outubro, não foram feitas observações. 10 de outubro: foi notada pela primeira vez, outra fêmea de *M. cerberus styx* no ninho que continha (11 de outubro) 19 células, 3 larvas desenvolvidas e 5 menores. 26 de novembro, emergiu uma fêmea de *M. cerberus styx*, presentes 3 pupas. Também emergiu um macho de *M. cerberus styx*. 6 de dezembro: foram observados 5 adultos no ninho sendo 3 machos e duas pupas. 10 de dezembro: o ninho continha 23 células. 11 de dezembro: verificou-se oviposição. Desta data até 7 de março de 2002 foram feitas 60 observações. O ninho se desenvolveu até 15 de fevereiro de 2002 quando foi visto pela última vez um adulto de *M. cerberus styx* movimentando-se sobre as 44 células (18 maiores e 26 pequenas). 7 de março: o ninho foi retirado do local e levado para o laboratório

Discussão

Nossas observações (não havendo certeza de qual das vespas iniciou a construção do ninho, já com onze células quando visto pela primeira vez) indicam a existência de um fenômeno de coexistência inicial seguida de domínio. A emergência de uma fêmea de *M. cassununga* a 25 de abril de 2001 pode ser uma indicação que essa espécie tenha sido a fundadora e que *M. cerberus styx* tenha sido a invasora, tornando-se gradualmente tornou-se dominante, o que foi constatado pela sua longa permanência no ninho e pelas atividades que

desenvolveu (como a de esfregar os tergitos sobre as células e pedúnculo e receber alimento de *M. cassununga*). Pode-se interpretar a eliminação de larvas e o desaparecimento das pupas a 30 de agosto de 2001 (no final desse dia, não foi notada a presença de outras vespas recém-emergidas no ninho) como uma mudança comportamental em *M. cerberus styx* e conseqüentemente em *M. cassununga* que não foi mais vista a partir de 31 de agosto de 2001 caracterizando-se o domínio de *M. cerberus styx*.

M. cassununga é uma espécie variável e é possível encontrar pequenas diferenças de caracteres em grandes grupos dessa espécie (Richards, 1978). *M. cassunungoides* Zikán, 1949, e *M. curupiroides* Zikán, 1949, foram descritas como espécies supostamente parasitas; Richards (1978), sem outras evidências desse comportamento parasítico, não as reconheceu como espécies e relatou: "...sem maiores evidências positivas de comportamento parasita, não posso aceitar esta como uma espécie. De qualquer modo, sem que se trate de uma divergência de espécies, alguns indivíduos podem ocasionalmente agir como usurpadores, o que é o caso com *Vespula*" (Richards, 1978, p.364).

A circunstância na qual o ninho se desenvolveu, a partir da cooperação inicial das duas fêmeas, certamente trouxe benefícios a ambas as vespas. Embora existam diversas explicações para a função da associação, não é possível priorizar qualquer uma delas devido à possibilidade de ter ocorrido morte natural de *M. cassununga* ou de ela ter sido alvo de predação.

Como foi sugerido para *Polistes* por Nonacs e Reeve (1995), fundadoras solitárias são mais fáceis de tomar os ninhos de outras vespas por adoção ou usurpação. Fêmeas solitárias em *Mischocyttarus* são mais vulneráveis a ataques do que em grupos (Clouse, 1995). Em *Mischocyttarus* muitos ninhos são iniciados solitariamente (Giannotti, 1998; Jeanne, 1972; Richards, 1978) e somente um baixo número é bem sucedido (Litte, 1981). O pequeno número de indivíduos no ninho pode ser a causa provável da grande atividade das rainhas de *M. cerberus styx* em colônias pós-emergentes (Giannotti, 1999).

Assim como Hunt e Gamboa (1978) que relataram a utilização simultânea de um ninho por duas espécies de *Polistes*, acreditamos que esse aspecto de cooperação social, também, entre essas duas espécies de *Mischocyttarus* é intrincado não sendo suficientemente apoiado pelas teorias genéticas aplicadas para as vespas sociais em geral. Muito raramente ocorre cooperação entre fundadoras de espécies diferentes (Röseler, 1991). Ninhos dessas duas espécies de *Mischocyttarus* são comumente encontrados próximos uns aos outros durante o ano todo no local desse estudo, e muitas vezes há um baixo número médio de vespas adultas por ninho, alta densidade de ninhos e alta mobilidade das vespas em fundar novos ninhos.

A situação incomum, como a prolongada coexistência descrita, ocorreria nos casos em que fêmea solitária que apresentasse baixo nível de agressividade na defesa do ninho, aceitasse cooperação de fêmea de outra espécie com características similares e presumivelmente oportunista.

Referências

- Cervo, R., & Dani, F. R. (1996). Social parasitism and its evolution in *Polistes*. In S. Turillazzi & M. J. West-Eberhard (Eds.), *Natural history and evolution of paper-wasps* (pp 98-112). Oxford: Oxford University Press.
- Clouse, R. M. (1995). Nest usurpation and intercolonial cannibalism in *Mischocyttarus mexicanus* (Hymenoptera: Vespidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 68(1), 67-73.
- Gamboa, G. J, Greig, E. I., & Thom, M. C. (2002). The comparative biology of two sympatric paper wasps, the native *Polistes fuscatus* and the invasive *Polistes dominulus* (Hymenoptera, Vespidae). *Insectes Sociaux*, 49, 45-49.
- Giannotti, E. (1995). Notes on an occurrence of interspecific, facultative temporary social parasitism between two species of *Polistes* from Brazil (Hymenoptera, Vespidae). *Revta bras. Ent* 39, 787-791.
- Giannotti, E. (1998). The colony cycle of the social wasp, *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae). *Revta bras. Ent* 41, 217-224.
- Giannotti, E. (1999). Social organization of the eusocial wasp *Mischocyttarus cerberus styx* (Hymenoptera, Vespidae). *Sociobiology*, 33, 325-338.

- Gobbi, N., & Simões, D. (1988). Contribuição ao entendimento do ciclo básico de colônias de *Mischocyttarus* (*Monocyttarus*) *cassununga* von Ihering, 1903 (Hymenoptera, Vespidae). *An. Soc. Ent. Bras.* 17(2), 421-436.
- Hunt, J. H., & Gamboa, G. J. (1978). Joint nest use by two paper wasp species. *Insectes sociaux*, 25, 373-374.
- Jeanne, R. L. (1972). Social biology of the Neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 144, 63-150.
- Klahn, J. (1988). Intraspecific comb usurpation in the social wasp *Polistes fuscatus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 23, 1-8.
- Litte, M. (1979). *Mischocyttarus flavitarsis* in Arizona: Social and nesting biology of a polistine wasp. *Zeitschrift Fur Tierpsychologie*, 50, 282-312.
- Litte, M. (1981). Social biology of the polistine wasp *Mischocyttarus labiatus*: survival in a Colombian rain forest. *Smithsonian Contr. Zool.* 327: 1-27.
- Lorenzi, M. C., & Cervo, R. (1992). Behaviour of *Polistes bimaculatus* (Hymenoptera: Vespidae) foundresses on alien conspecific nests. In J. Billen (Ed.), *Biology and evolution of social insects* (pp. 273-279). Leuven: Leuven University Press.
- Makino, S. (1989b) Usurpation and nest rebuilding in *Polistes riparius*: two ways to reproduce after the loss of the original nest (Hymenoptera: Vespidae). *Insectes Sociaux*, 36, 116-128.
- Noda, S. C. M.; Silva, E. R., & Giannotti, E. (2001). Dominance hierarchy in different stages of development in colonies of the primitively eusocial wasp *Mischocyttarus cerberus styx* (Hymenoptera, Vespidae). *Sociobiology*, 38(3B), 603-614.
- Nonacs, P., & Reeve, H. K. (1995). The ecology of cooperation in wasps: Causes and consequences of alternative reproductive decisions. *Ecology*, 76, 953-967.
- O'Donnell, S., & Jeanne, R. L. (1991). Interspecific occupation of a tropical social wasp colony (Hymenoptera: Vespidae: *Polistes*). *Journal of Insect Behavior*. 4, 397-400.
- Poltroniere, H. S., & Rodrigues, V. M. (1976). Vespídeos sociais: Estudos de algumas espécies de *Mischocyttarus* Saussure, 1853 (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). *Dusenía*, 9(3), 99-105.
- Prezoto, F., & Nascimento, F. S. (1999). Nota sobre a ocorrência de usurpação de um ninho de *Mischocyttarus cassununga* por *Polistes versicolor* (Hymenoptera, Vespidae). *Revista de Etologia*, 1, 69-71.
- Prezoto, F., Lima, M. A. P., & Andrade, F. R. (2002). Nest of tropical paper wasp *Mischocyttarus cassununga* occupied and modified by *Polistes ferreri* (Hymenoptera: Vespidae) in south-eastern Brazil. *Sociobiology*, 39, 407-410.
- Richards, O. W. (1978). *The social wasps of the Americas excluding the Vespinae*. London: British Museum (Natural History).
- Röseler, P. F. (1991). Reproductive competition during colony establishment. In K. G. Ross & R. W. Matthews (Eds.), *The social biology of wasps* (pp.309-335). Ithaca, NY: Cornell University Press.
- Silveira, O. T. (2000). *Relações filogenéticas dos subgêneros de Mischocyttarus Saussure e revisão taxonômica do subgênero Kappa Saussure (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae)*. Tese de Doutorado, Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo. São Paulo.
- Simões, D., Gobbi, N., & Batarce, B. R. M. (1985). Mudanças sazonais na estrutura populacional em colônias de três espécies de vespas do gênero *Mischocyttarus* (Hymenoptera, Vespidae). *Naturalia* 10, 89-105.
- Starr, C. K. (1988). The nesting association of the social wasps *Mischocyttarus immarginatus* and *Polybia* spp. *Biotopica*, 2(2), 171-173
- Taylor, L. H. (1939). Observations on social parasitism in the genus *Vespula* Thomson. *Annals Entomological Society of America*, 32, 304-315.
- Windsor, D. M. (1972). Nesting association between two neotropical polybiine Wasps (Hymenoptera, Vespidae). *Biotropica*, 4(1), 1-3.

Recebido em 7 de agosto de 2004

Revisão recebida em 6 de abril de 2005

Aceito em 2 de maio de 2005