

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE FEIRA DE SANTANA
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

Coleta de recursos glucídios por vespas sociais: mecanismos que regem seu padrão de atividade diário

Cassia Alves de Sá

Feira de Santana–BA
2013

Cassia Alves de Sá

Coleta de recursos glucídios por vespas sociais: mecanismos que regem seu padrão de atividade diário

Dissertação de mestrado apresentado ao Colegiado de Curso do Mestrado em Zoologia da Universidade Estadual de Feira de Santana como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Zoologia. Sob a orientação do professor Dr. Gilberto Marcos de Mendonça Santos e Co-orientação do professor Dr. Paulo Enrique Cardoso Peixoto.

Feira de Santana – BA

2013

Ficha Catalográfica – Biblioteca Central Julieta Carteado

S111c Sá, Cassia Alves de
Coleta de recursos glucídios por vespas sociais : mecanismos que regem seu padrão de atividade diário / Cassia Alves de Sá. – Feira de Santana, 2013.
46 f.: il.

Orientador: Gilberto Marcos de Mendonça Santos.

Co-orientador: Paulo Enrique Cardoso Peixoto.

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Feira de Santana, Programa de Pós-Graduação em Zoologia, 2013.

1. Vespas sociais - Comportamento. I. Santos, Gilberto Marcos de Mendonça, orient. II. Peixoto, Paulo Enrique Cardoso, co-orient. III. Universidade Estadual de Feira de Santana. IV. Título.

CDU: 595.798

Cassia Alves de Sá

Feira de Santana, Bahia, 21/03/2013

Dr. Paulo Enrique Cardoso Peixoto – UEFS

(Examinador – Co-orientador)

Dr. Evandro – UEFS

(Examinador)

Dr. Paulo De Marco Júnior- UFG

(Examinador)

*Há muito tempo que eu saí de casa
Há muito tempo que eu caí na estrada
Há muito tempo que eu estou na vida
Foi assim que eu quis, e assim eu sou feliz.*

Gonzaguinha

A minha mãe, que sua benção e seu colo nunca me faltem. •

AGRADECIMENTOS

•Ao Professor Dr. Paulo Enrique Cardoso Peixoto (que é cantrideloquinheiropsicoínatchola) pela orientação, ensinamentos científicos e pelas tão valiosas aulas de estatísticas, discussões teóricas e rigor científico não apenas cobrado e sim ensinado e lapidado, tudo sempre com uma pitada revigorante de bom humor, saio daqui não só um profissional melhor como também uma pessoa melhor, palavras me faltam para agradecer.

•Ao Professor Dr. Gilberto Marcos de Mendonça Santos, pela orientação, por não medir esforços para garantir minha permanência e conclusão do mestrado.

•Aos agora mestres Anderson Matos Medina e Elkiaer Morais por todas as contribuições feitas a esse trabalho, apoio e amizade, e pelas frases mais “doces” e estimulantes que ouvi na vida e pela assistência técnica.

•Aos Professores, Eddy Francisco Oliveira e Miriam Gimenes, por todos os ensinamentos e incentivos, carinho e cuidado.

•A professora Cândida Aguiar por ter me apresentado o meu orientador professor Gilberto, pelos cuidados e contribuições valiosas no andamento da pesquisa.

•Ao amigo Enéas Shramm, pelo colo, carinho, praticidade, conselhos sempre sábios e por me ensinar a ‘ter preguiça’ (Aí lindo.. I hateyou!rs).

•As ‘crias’ e ‘monstros’ de “Painha”; o GESSEX formado pelos ICs mais hilários e inteligentes que já tive o prazer de conviver, aprender e humorizar: Cátia Lirane (Beusebú), Larissa Evelyn (Larissão), Luana e Felipe (Brother) e a única filha legítima, nem por isso a mais querida, Cibele Paiva (Lohâyne) bipolar de meu coração.

A Lilian, Isana e Maria Flor, Gerson Limoeiro (Limas),Guilherme, Bianca, Bruno, Alberto, Vanessa e Denise pelo carinho, almoços, jantares, pizzarias e grades, sempre regadas a trufas e muitas risadas e muito``bullying corretivo``.

•Ao Laboratório de Entomologia (LENT) pelo auxílio técnico e infraestrutura.

•Aos também mestres João Vitor Nery, pela amizade, pelos abraços e conversas tão acolhedoras e reconfortantes e Vinicius Mendes pelas contribuições tão necessárias na etapa de finalização, pelas conversas sempre amigáveis. .

•Aos velhos amigos Talita Merieli, Náyra Milla, Marcos Vinicius, Alan Freire, Marcela Laize, Adriane Freire, Emaisa, Cibele Paiva, David e Daniel Amaral, pelo amor, cuidado, risos e afagos, sem os quais não teria conseguido concluir essa etapa.

•

•Aos meus familiares, que mesmo não apoiando ou entendendo minhas escolhas, se fizeram presentes nos momentos difíceis.

Por tudo que tens feito, e por tudo que ainda vais fazer, Obrigada Senhor.

SUMÁRIO

RESUMO.....	10
INTRODUÇÃO GERAL.....	12
1 INTRODUÇÃO.....	21
2 MATERIAL E MÉTODOS	24
3 RESULTADOS.....	27
4 DISCUSSÃO.....	39
5 REFERÊNCIAS.....	41

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1: Padrão de forrageio das espécies nas duas áreas de cultivo (EA= menor complexidade, AS= maior complexidade). Os pontos representam a média da abundância em cada horário e as barras o intervalo de 95% de confiança.....35

Figura 2: Horário de início e término das atividades de vespas sociais em ambas nas plantações de feijão caupi circundadas pelas matrizes de pastagem ou de plantas arbóreas no município de Feira de Santana, Brasil..... 37

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 01: Abundância das espécies de vespas sociais encontradas nas monoculturas de feijão caupi circundadas por matriz de pastagem ou matriz de frutífera no município de Feira de Santana, Brasil.....	27
Tabela 2: Valores de sobreposição (calculada pelo índice de schoener) temporal de pares de espécies forrageando o NEFs do feijão cultivado com pastagem no entorno.....	28
Tabela 3:Valores de sobreposição temporal de pares de espécies de vespas sociais forrageando os NEFs do feijão cultivados com frutíferas no entorno.....	29

1 RESUMO

A coleta de recursos glucídios pelas vespas sociais ao longo do dia pode variar como resposta a diferentes mecanismos, podendo responder a restrições ambientais ou a interações interespecíficas. Porém, a importância relativa das interações interespecíficas pode ser reduzida em sistemas com maior complexidade ambiental. Para compreender esse efeito, avaliamos as seguintes hipóteses: 1) A sobreposição nos horários de forrageamento das espécies de vespas sociais ao longo do dia é menor quando a complexidade ambiental é maior e 2) o padrão de atividade diário das vespas ao longo do dia é determinado por restrições ambientais. Para isso, quantificamos a abundância de diferentes espécies de vespas sociais forrageando em nectários extraflorais em duas plantações de do feijão caupi: uma circundada por matriz de pasto (baixa complexidade estrutural) e outra por frutíferas (alta complexidade estrutural). Iniciamos as observações e coletas ao longo do dia, depois que os NEFs do feijão estavam ativos, e avaliamos o padrão de sobreposição temporal de abundância, o padrão de abundância em cada horário, bem como a relação entre o horário de início e fim de atividade e o tamanho de cada espécie. A sobreposição temporal foi alta para as duas áreas. O padrão de abundância foi bimodal ao longo do dia. As espécies de maior tamanho entraram em atividade em horários mais tardios enquanto as espécies de pequeno tamanho não apresentaram um padrão de início e fim de atividade. Esses resultados indicam que a competição entre espécies de vespas sociais é baixa, permitindo a alta sobreposição do horário de atividade nas duas áreas. Já a temperatura parece restringir o horário de atividade para vespas de grande porte.

Palavras - chave: Sobreposição temporal; padrão de atividade diário, mecanismos de coexistência.

ABSTRACT

The daily activity pattern of social wasps can be influenced by different mechanisms such as environmental restrictions or interspecific interactions. However, the importance of interspecific interactions on the determination of the daily activity patterns may decrease on habitats with high environmental complexity. In this sense, we evaluated two hypotheses in order to understand what factors affect the daily activity patterns of social wasps: 1) The abundance overlap of different species during the day is lower when environmental complexity is greater, and 2) Thermal restrictions may constrain wasp activity. We counted the abundance of several wasp species foraging throughout the day on extrafloral nectaries in two plantations of caupi bean: one surrounded by a pasture matrix (low structural complexity) and the other surrounded by fruit trees (high structural complexity). Afterwards, we evaluated the abundance overlap during the day, the abundance variations per hour and the preferential time of start and end of day activity. Temporal overlapping between species during the day was high for both plantations. The majority of species had a bimodal abundance pattern, with one abundance peak during the morning and the other during the afternoon. Species of major size started their activity during later hours, while species of minor size were active on every hour. These results indicate two scenarios: first, competition seems to be low in these communities and second, temperature seems to be particularly restrictive for the activity of species of greater size.

Keywords: Temporal overlap; diel activity, coexistence mechanisms, niche.

2 INTRODUÇÃO GERAL

O estudo de comunidades biológicas baseia-se no princípio da coexistência, que é brevemente definida como a sobreposição espaço-temporal da distribuição de algumas espécies (Tokeshi, 1998; Giacomini, 2007). As descrições de como as comunidades biológicas estão estruturadas é baseada no número e abundância de espécies presentes, sua organização em guildas (conjuntos de espécies com habitats de alimentação semelhantes) (Root, 1967) e teias alimentares retratando relações de alimentação entre as espécies (Mc Peek e Miller, 1996; Molles, 2010). Sendo assim os mecanismos que regem a coexistência dessas espécies agem como uma forte influência a estrutura da comunidade em questão, sua capacidade de suporte, tolerância à migração e imigração, exclusão e, conseqüentemente a manutenção da diversidade local. Dentre os mecanismos apontados como facilitadores da coexistência a predação (Abrams, 1999) e as diferentes formas de competição (exploração, aparente e interferência) são as mais presentes nos estudos de comunidade (May, 1972; Pianka, 1973; Schoener, 1974; Leibold, 1998). De fato a organização das comunidades em guildas (Root 1967) indivíduos pertencentes ao mesmo nível trófico, sugerem que as comunidades biológicas são formadas por conjuntos de competidores (Giacomini, 2007). Partindo dessa premissa a partilha de recursos passou a ser considerado um fator determinante para a manutenção dessa comunidade (Pianka, 1973; Schoener, 1974; Pledger e Geange, 2009).

SOBREPOSIÇÃO DE NICHOS

A presença de espécies simpátricas em uma dada comunidade pode ser explicada pela diferenciação de nicho (Schoener, 1974). Nicho é um conceito que expressa o conjunto de fatores bióticos e abióticos requeridos por um indivíduo (Hutchinson, 1957; Colwell e Futuyma, 1971). A sobreposição de nicho baseia-se no princípio de que se em uma comunidade existem diferentes espécies com nichos semelhantes, e esses se sobrepõem altamente, a competição entre elas será mais intensa, o que resultaria na redução da chance de coexistência entre elas (Krebs, 2001).

Em uma comunidade, o número de nichos a ser explorado é limitado. Quando não há sobreposição dos nichos, o número de espécies que pode existir na comunidade é determinado pelo tamanho dos nichos. Quanto maior o tamanho médio do nicho, menor será o número de espécies na comunidade. Quando há sobreposição dos nichos, o número de espécies na comunidade depende do grau de sobreposição média (Jaksic, 2001). Neste caso, quanto menor o grau de sobreposição, menor o número de espécies na comunidade (Krebs, 2001). Sendo assim, a coexistência de espécies simpátricas nessas comunidades só seria possível se existissem diferenças em um dos eixos do nicho como uso diferenciado do habitat, alimento e período de atividade (Pianka, 1973, Schoener, 1974). A partir da descrição e do nível de sobreposição de nicho das espécies de uma determinada comunidade é possível descrever a estrutura das comunidades ecológicas (Pledger e Geange, 2009).

PARTIÇÃO TEMPORAL NO USO DE RECURSOS

Schoener (1974) sugere que as três principais formas de segregar o uso de recursos por espécies simpátricas são tempo, habitat e alimento. A partição temporal é apontada como um importante facilitador da coexistência, uma vez que pode reduzir a competição ao diminuir a frequência de encontros interespecíficos de espécies coexistentes que exploram uma base comum de recursos (Kronfeld-Schor e Dayan, 2003).

A priori a partição temporal de recursos por ser dividida em duas escalas: sazonal e diária (Aguilar e Santos, 2007; Castro-Arellano, 2009; Santos e Presley, 2010; Brito et al., 2012). Na escala sazonal, se espera que espécies que só estão presentes no ambiente apenas durante uma estação específica do ano não estejam sujeitas a interagir e competir por recursos com espécies que surgem em outra estação. Portanto, a separação temporal na escala sazonal não seria considerada um efeito facilitador da coexistência. No entanto, a separação temporal na escala sazonal pode atuar como facilitadora da coexistência se originalmente as duas espécies se sobrepunham no uso um recurso começassem a apresentar indivíduos com deslocamento temporal no uso do recurso. Nessa situação, esse deslocamento poderia favorecer os indivíduos de cada espécie até que um novo padrão de separação temporal se estabeleça. Outra forma da separação temporal na escala sazonal permitir a coexistência seria quando novas

espécies ao chegar numa comunidade apresentassem baixa sobreposição temporal com as espécies já preestabelecidas, tendo assim altas chances de estabelecimento por encontrarem poucos competidores.

Diferentemente da separação sazonal, a partição de uso de recursos durante o dia pode possibilitar que espécies que compartilham um mesmo recurso coexistam sem a expulsão de espécies subordinadas devido a interações agressivas com espécies dominantes (Kronfeld-Schor e Dayan, 2003). De fato, diversos estudos comprovam que a partição temporal possibilita a coexistência de espécies simpátricas (Schoener, 1974; Presley et al., 2009; Santos e Presley, 2010). No entanto, é importante salientar que a heterogeneidade do ambiente pode determinar o padrão de sobreposição temporal ao longo do dia (e.g. Santos et al., 2009). Quanto mais heterogêneo for o ambiente, maior o número e a variedade de recursos e micro-habitats a serem explorados (Giller, 1984). Nessa situação, espécies subordinadas poderão se refugiar durante o período de atividade das dominantes e só entrar em atividade quando as outras saírem. Necessariamente, esse padrão geraria uma divisão temporal de uso de recurso ao longo do dia, enquanto que comunidades localizadas em habitats mais homogêneas, a falta de refúgios pode forçar um padrão de alta sobreposição temporal entre as espécies.

Por fim, é importante salientar que diferenças no horário de atividade ao longo do dia podem não ser dependentes somente de relações interespecíficas. Limitações fisiológicas associadas à variação de temperatura e umidade podem ser fatores limitantes a atividade de animais ectotérmicos (Herrera, 1990). Diferenças nas limitações fisiológicas das espécies simpátricas, podem gerar baixa sobreposição entre as espécies a exemplo de sistemas em que o efeito da temperatura sobre a atividade dos animais é dependente do tamanho deles de modo que os grandes demoram mais para aquecer/resfriar que os pequenos (Cerdá, 1988) e assim essa restrição fisiológica resultante do tamanho evitaria os encontros de espécies em classes de tamanho distintas. Em particular, padrões bimodais de abundância ao longo do dia podem ser gerados como uma resposta dessas espécies de modo a evitar altas temperaturas (Gotlieb et al., 2005)

VESPAS SOCIAIS

A maioria das espécies de vespas sociais pertence à família Vespidae, composta pelas subfamílias; Eupaagiinae, Masarinae, Eumeninae, Stenogastrinae, Polistinae e Vespinae. Vespas sociais são extremamente abundantes tanto nos trópicos quanto em regiões temperadas (Richter 2000). As subfamílias Masarinae, Eumeninae e Polistinae são encontradas no Brasil. A subfamília Polistinae é a única qualificada como verdadeiramente social, representa o grupo mais diverso dentre as vespas sociais, tanto pela riqueza de espécies (mais de 900 espécies descritas), como pela diversidade morfológica e comportamental (Carpenter e Marques, 2001). As espécies da subfamília polistinae geralmente são cosmopolitas, embora a maior diversidade de espécies esteja concentrada nos trópicos, especialmente na América Latina (Carpenter, 1991; Carpenter e Marques, 2001).

Vespas sociais quando adultas utilizam quase que exclusivamente substâncias líquidas como alimento; comumente o néctar, hemolinfa, mel, exsudatos de insetos, seiva de frutas maduras e outros produtos açucarados, conteúdos celulares e água (Richards e Davies, 1977). Vespas sociais coletam carboidratos a partir de uma variedade de fontes de recursos naturais e antropogênicos. Esses carboidratos são fontes de energia para os adultos e os imaturos em desenvolvimento (Richter, 2000; Marques et al., 2005). Já foram registradas vespas sociais se alimentando em diversas fontes de néctar (Alves-Silva et al., 2012). Além da coleta de néctar de flores, essas vespas sugam seiva da planta, líquido de frutas, eliasomo de sementes de liliaceae (Jules, 1996), exsudatos de afídeos, psylídeos e coccídeos (Moller et al., 1991; Spradbery, 1973; apud Richter, 2000), e também forrageiam em nectários extraflorais (Marques et al., 2005; Alves-Silva et al., 2012). A importância dos recursos glucídeos para as vespas sociais está associada principalmente à nutrição e desenvolvimento da ninhada (Rossi, 1988).

Diferentemente do que ocorre em outros himenópteros (Brito et al., 2012) vespas sociais apresentam uma alta sobreposição de período de atividade e de uso de recursos (Aguiar e Santos, 2007, Santos e Presley, 2010). No entanto, as causas da alta sobreposição de nicho pode ser consequência de baixa competição entre elas resultada de variações na complexidade do ambiente ou de restrições fisiológicas. Portanto,

identificar qual fator explica a alta sobreposição de atividade nas vespas nos dará informações mais específicas sobre o real papel da temperatura e das interações interespecíficas na estruturação de comunidades de vespas.

REFERÊNCIAS

- Abrams, P.A. 1999. Is predator-mediated coexistence possible in unstable systems? *Ecology* 80, 608-621.
- Aguiar, C. M. L., Santos, G. M. M. 2007. Compartilhamento de recursos florais por vespas sociais (Hymenoptera: Vespidae) e abelhas (Hymenoptera: Apoidea) em uma área de Caatinga. *Neotropical Entomology* 36, 836-842.
- Alves-Silva, E. Barônio, G. j., Torezan-Silingardi, H. M., Del-Claro, K. 2012. Foraging behavior of *Brachygastra lecheguana* (Hymenoptera: Vespidae) on *Banisteriopsis malifolia* (Malpighiaceae): Extrafloral nectar consumption and herbivore predation in a tending ant system. *Entomological Science* 1-8.
- Bichara-Filho, C. C. 2003. Aspectos da biologia e ecologia de *Polybia (Trichothorax) sericea* (Olivier, 1791) (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae) no semiárido baiano. 120p. Tese (Doutorado em Ciências). Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.
- Brito, A. F., Santos, G. M. M., Presley, S. J. 2012. Temporal and trophic niche overlap in a guild of flower-visiting ants in a seasonal semi-arid tropical environment. *Journal of Arid Environments* 87, 161-167.
- Canevazzi, N. C. S., NOLL, F. B. 2011. Environmental Factors Influencing Foraging Activity in the Social Wasp *Polybia paulista* (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini). *Psyche: A Journal of Entomology* 2011, 1-8.
- Carpenter, J. M. 1991. Phylogenetic relationships and the origin of social behavior in the Vespidae. P. 7-32. In: ROSS, K.G. e MATTHEWS, R.W. (ed.). *The social biology of wasps*. Ithaca: Cornell University Press, 678 p.
- Carpenter, J. M., Marques, O. M. 2001. Contribuição ao estudo de vespídeos do Brasil (Insecta, Hymenoptera, Vespoidea, Vespidae). Série: Publicações digitais, volume 2, versão 1.0. Universidade Federal da Bahia, Brasil.
- Carvalho, J.C., Gomes, P. 2001. Food habits and trophic niche overlap of the red fox, european wild cat and common genet in the peneda-gerês national park. *Galemys* 13,39-48.

Castro-Arellano, I., Lacher Jr., T.E., 2009. Temporal niche segregation in two rodent assemblages of subtropical Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 25, 593-603.

Colwell, R. K., Futuyma, D.J. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52, 567-576.

Elisei, T., Guimaraas, D. L., Ribeiro Junior C., Melo, A. C., Grazinoli, D. J., Lopes, J. F. S., Prezoto, F. 2008. Influence of environmental factors on the foraging activity of the paper wasp *Polistes simillimus* (Hymenoptera, Vespidae). *Sociobiology* 51, 219-230.

Elmhagen, B., Tannerfeldt, M., Angerbjorn, A. 2002. Food-niche overlap between arctic and Red Fox. *Canadian Journal of Zoology* 80, 1274-1285.

Giacomini, H. C. 2007. Os mecanismos de coexistência de espécies como vistos pela teoria ecológica. *Oecologia brasiliensis* 11, 521-543.

Giller, P. S. 1984. *Community structure and the niche*. Chapman and Hall, London, New York, 176 p.

Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science* 171, 1292-1297.

Henrique-Simões, M., Cuozzo, M. D., Frieiro-Costa, F. A. 2011. Social wasps of Unilavras/Boqueirão Biological Reserve, Ingaí, state of Minas Gerais, Brazil. *Journal of species lists and distribution* 7, 656-667.

Herrera, C. M. 1990. Daily patterns of pollinator activity, differential pollinating effectiveness, and floral resource availability in a summer-flowering Mediterranean shrub. *Oikos* 58, 277-288.

Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia in Quantitative Biology* 22, 415-427.

Jaksic, F.A. 2001. *Ecología de Comunidades*. Universidad Católica De Chile, 233p.

Jules, E.S. 1996. Yellow jackets (*Vespula vulgaris*) as a second seed disperser for the myrmecochorous plant, *Trillium ovatum*. *American Midland Naturalist* 135, 367-369.

Krebs, C. J. 1989. *Ecological methodology*. London, Harper e Row. 654 p.

Krebs, C.J.; 2001. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. Benjamin Cummings, an imprint of Adisson Wesley Longman, Inc.. San Francisco, California.

Kronfeld-Schor, N., Dayan, T. 2003. Partitioning of time as an ecological resource. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34, 153-181.

Leibold, M. 1998. Similarity and local coexistence of species in regional biotas. *Evol. Ecol.* 12, 95-100.

MacArthur, R., Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American naturalist*, 377-385.

Marques, O. M., Santos, P. A., Vinhas, A. F.; Souza, A. L. V.; Carvalho, C. A. L., Meira, J. L. 2005. *Vespas sociais (hymenoptera: vespidae) visitantes de nectários de Vigna unguiculata (l.) Walp. na região do recôncavo da Bahia. Magistra* 17, 64-68.

May, M. L. 1979. Insect thermoregulation. *Annual Review of Entomology* 24, 313-49.

Mc Peek, M. A., Miller, T.E. 1996. Evolutionary biology and community ecology. *Ecology* 77, 1319-1320.

Moller, H., Tilley, J., Thomas, B. W., Gaze, P. D. 1991. Effect of introduced social wasps on the standing crop of honeydew in New Zealand beech forests. *New Zealand journal zoology* 18, 171-79.

Molles, M. C. 2010. *Ecology: concepts and applications*. McGraw-Hill. Science. 608 p.

Pianka, E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4, 53–74.

Pledger, S., Geange, S. 2009. Niche Overlap: a unified definition and analysis for data of different types. School of Mathematics, Statistics and Operations Research. Research Report, 28p.

Presley, S. J., M., Willig, R., Castro-Arellano, I., Weaver, S. C. 2009. Effects of habitat conversion on temporal activity patterns of phyllostomid bats in lowland Amazonian rain forest. *J. Mammal* 90, 210–221.

Resende, J. J., Santos, G. M. M., Bichara Filho, C. C., Gimenes, M. 2001. Atividade diária de busca de recursos pela vespa social *Polybia occidentalis occidentalis* Olivier, 1791 (Hymenoptera, Vespidae). *Revista Brasileira de Zootecias* 3, 105-115.

Richards, O.W., Davies, R.G. 1977 Hymenoptera (ants, bees, wasps, ichneumon flies, sawflies etc.). In: Imms' general textbook of entomology 10, 1175-1279.

Richter, M. R. 2000. Social wasps (Hymenoptera, Vespidae) foraging behavior. *Annual Review of Entomology* 45, 121-150.

Rocha, A.A., Giannotti, E. 2007. Foraging Activity of *Protopolybia exigua* (Hymenoptera, Vespidae) in Different Phases of the Colony Cycle, at an Area in the Region of the Médio São Francisco River, Bahia, Brazil. *Sociobiology* 50, 813-831.

Root, R. B. 1967. The niche exploitation pattern of the Bluegray Gnatcatcher. - *Ecol. Monogr* 37, 317-350.

Rossi, A. M., Hunt, J.H. 1988. Honey supplementation and its developmental consequences: evidence for food limitation in a paper wasp, *Polistes metricus*. *Ecological Entomology* 13, 437–42.

Santos, G. M. M., Presley, S. J. 2010. Niche overlap and temporal activity patterns of social wasps (Hymenoptera: Vespidae) in a brazilian cashew orchard. *Sociobiology* 56, 121-131.

Santos, G. M. M. Bispo, P. C., Aguiar, C. M. L. 2009. Fluctuations in richness and abundance of social wasps during the dry and wet seasons in three phyto-Physiognomies at the tropical dry forest of Brazil. *Environmental entomology* 38, 1613-1617.

Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*. 185, 27-39.

Spradbery, J. P. 1973. *Wasps, an account of the biology and natural history of solitary and social wasps*. Seattle: Universidad of Washington. Press. 408 p .*Appud* Richter, M. R. 2000. Social wasps (Hymenoptera, Vespidae) foraging behavior. *Annual Review of Entomology* 45, 121-150.

Tokeshi, M. 1998. *Species coexistence: ecological and evolutionary perspectives*. Blackwell Science.Oxford, 454p.

3. INTRODUÇÃO

Em comunidades biológicas é comum a ocorrência de espécies simpátricas que usam recursos e espaço de forma semelhante (Root, 1967). Uma vez que tais espécies podem competir entre si, o fato de encontrá-las em uma mesma comunidade indica que devem existir mecanismos que permitam sua coexistência (Pianka, 1973). Um dos mecanismos propostos para tal explicação se baseia na diferenciação de nicho (Schoener, 1974). De acordo com esse mecanismo, populações que utilizam o mesmo tipo de recurso de forma similar estão sujeitas a uma pressão maior de competição quando esse recurso se torna escasso. Nesse sentido, diferenças entre as espécies em algum eixo do nicho poderiam reduzir a competição e evitar exclusões (Hardin, 1960).

Quando diferentes espécies usam o mesmo recurso alimentar em habitats similares, a partição do padrão temporal de utilização de recursos pode se tornar o principal determinante da coexistência entre elas (Pianka, 1973; Schoener, 1974; Pledger & Geange, 2009). A partição temporal pode ser dividida em duas escalas: sazonal (Brito et al., 2012; Castro-Arellano, 2009) e diária (Aguiar & Santos, 2007; Santos & Presley, 2010). A partição em escala sazonal possibilita que diferentes espécies façam uso dos mesmos recursos em diferentes épocas do ano (Castro-Arellano, 2009). Já a partição diária garante que espécies que compartilham um mesmo recurso não interajam diretamente, evitando consequentemente a expulsão de espécies menos subordinadas por espécies dominantes (Kronfeld-Schor & Dayan, 2003). Porém, para que segregação no horário de forrageio seja de fato, um fator facilitador da coexistência é necessário que o recurso disputado seja repostado dentro do tempo de separação no horário de forrageio entre as espécies, de forma que a depleção dele em um período não restrinja a sua disponibilidade em outro (MacArthur & Levins, 1967; Kronfeld-Schor & Dayan, 2003).

A competição é um dos tipos de interações mais comumente sugerido como determinante do padrão de atividade diário das espécies (Kronfeld-Schor & Dayan, 2003). Sendo assim, se a competição for o fator mais influente na determinação do padrão de atividade diário, a complexidade ambiental deveria exercer influência sobre ele (Santos & Presley, 2010; Presley, et. al., 2009). Giller (1984) sugere que a heterogeneidade do ambiente aumenta a variedade de recursos a serem explorados, aumentando a capacidade de suportar mais espécies. Esse aumento ocorreria em parte

porque em ambientes mais complexos, espécies subordinadas (que são incapazes de explorar o recurso quando ele está sendo usado por espécies dominantes) podem usar refúgios quando as espécies dominantes forrageiam sobre o recurso compartilhado. Adicionalmente, as espécies dominantes também estariam sujeitas a variações nas condições climáticas e deveriam evitar a exploração de recursos quando as condições ambientais estiverem mais adversas. Isso criaria uma janela de oportunidade para as espécies subordinadas que poderiam focar sua atividade de forrageio nesses horários (Cerdá, 1988). Nesse sentido, sistemas cuja estrutura foi simplificada (como monoculturas) podem apresentar menor disponibilidade de refúgios para as espécies subordinadas, forçando conseqüentemente a ocorrência de uma alta sobreposição temporal das espécies ao longo do dia (Aguilar & Santos, 2007; Santos & Presley, 2010).

Apesar de interações bióticas poderem afetar os padrões de co-ocorrência das espécies ao longo do tempo, o padrão de atividades delas ao longo do dia também pode ser afetado pelo clima (Kronfeld-Schor & Dayan, 2003). Em insetos, a ectotermia, e o tamanho reduzido tornam esses animais altamente susceptíveis à variações de temperatura. Em particular, organismos muito pequenos têm uma relação superfície/volume muito grande, o que acelera as trocas térmicas com o meio e a perda de água por transpiração (May, 1979). Portanto, sob essa lógica, espécies menores entrariam em atividade mais cedo ao longo do dia e cessariam a atividade sob pequenas elevações de temperatura acima ou abaixo do seu ótimo fisiológico. Já espécies de maior tamanho corporal devem responder de maneira contrária, pois a velocidade de aquecimento ou resfriamento é mais lenta. Assim, espécies de insetos com maior tamanho devem demorar mais tempo para se aquecer e entrar em atividade, assim como para resfriar e cessar a atividade quando comparadas com espécies de pequeno porte.

Em vespas sociais que ocorrem nos trópicos, o padrão de atividade ao longo do dia parece responder principalmente a variações de temperatura (Canevazzi & Noll, 2011), havendo dois picos diários: um antes e outro depois do meio dia (Resende et al., 2001, Bichara-Filho, 2003; Marques et al., 2005). A sobreposição temporal entre espécies de vespas geralmente é alta (Aguilar & Santos, 2007; Santos & Presley, 2010), o que indica que, apesar da alta similaridade de dieta entre as espécies (Richard & Davies, 1977), interações entre elas por recursos compartilhados parecem ter pouca importância para definir o padrão de atividade diário. No entanto, um padrão bimodal de atividade ao longo do dia não demonstra inequivocamente que a atividade diária das vespas é gerida por restrições climáticas, pois ele também pode ocorrer em resposta à

disponibilidade de alimento ao longo do dia (Gottlieb et al., 2005). Por isso, para avaliar se há uma restrição climática, é necessário testar se, em adição ao padrão de abundância em relação à temperatura, as espécies menores entram e saem de atividade mais cedo quando comparadas com as maiores. Por outro lado, com relação ao padrão de alta sobreposição temporal como indicativo de baixa competição, muitos estudos não levam em consideração o efeito da complexidade do ambiente sobre o nível de separação temporal no uso do recurso (Aguiar & Santos, 2007; Santos & Presley, 2010). Por isso, avaliar o padrão de sobreposição temporal entre espécies ao longo do dia em locais com diferentes graus de complexidade ambiental permite avaliar se de fato as espécies apresentam baixa competição ou se elas estão respondendo a falta de refúgios ambientais. Se a competição for baixa, a sobreposição temporal deverá ser alta em qualquer tipo de ambiente. Porém, se a competição for alta, a sobreposição deverá ser baixa quando o ambiente oferecer maior disponibilidade de refúgio para as espécies.

Para distinguir os diferentes efeitos sobre o padrão de atividade de forrageio de vespas ao longo do dia, propomos duas hipóteses: 1) a sobreposição nos horários de forrageamento das espécies de vespas sociais ao longo do dia é menor quando a complexidade ambiental é maior e 2) o padrão de atividade diário das vespas ao longo do dia é determinado por restrições térmicas. Para avaliar tais hipóteses, quantificamos o padrão de atividade de coleta de néctar pelas vespas ao longo do dia em duas monoculturas de uma espécie de feijão circundadas por uma matriz de pastagens (baixa complexidade ambiental) ou por uma matriz de árvores frutíferas (alta complexidade ambiental). Para a primeira hipótese, prevemos que o valor de sobreposição de abundância em cada hora do dia será maior em uma monocultura circundada por pastagens quando comparada com uma monocultura circundada por plantações florestais. Caso a segunda hipótese seja verdadeira, nossa previsão é que vespas com menor tamanho corporal entram e saem de atividade em temperaturas menores que as temperaturas de início e fim de atividade das vespas de tamanho corporal maior. Além disso, deverá haver padrões bimodais de abundância em relação aos horários de forrageamento, com um pico pela manhã e outro pela tarde e diminuição ao meio dia as temperaturas estão mais elevadas.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1 Modelo de estudo

A interação vespa-planta constitui um sistema mutualista efêmero de baixa intimidade no qual a vespa oferece serviços de proteção contra herbivoria e demanda recursos alimentares da planta. O feijão caupi (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) é amplamente cultivado na região norte e nordeste, suas flores e nectários extraflorais (NEFs) são uma importante fonte de recurso glucídeo para vespas sociais (Marques, 2005). Os NEFs do feijão caupi se encontram no pendão floral e, embora tenham função obviamente matrimonial, não apresentam função nupcial. São cavidades formadas por várias flores que abortam e deixam floemas abertos que exudam seiva.

4.2 Área de estudo e coleta de dados

Conduzimos o estudo em dois cultivos de feijão (*Vigna unguiculata* L.) localizados no município de Feira de Santana (12° 16' S; 38° 58' O), região semi-árida do Nordeste brasileiro. A localidade apresenta clima que varia entre seco a sub-úmido e semi-árido, com temperatura média anual de 23,5°C, pluviosidade média anual de 867 mm e altitude de 234 m (SEI 2012). O primeiro cultivo ocupou uma área de 3600 m² (aproximadamente 22000 plantas). Nesta plantação, a paisagem de entorno é caracterizada pelo domínio de uma matriz de pastagens (*Brachiara decumbens*) com pequenas áreas de plantio de feijão e milho. O segundo cultivo ocupava uma área de 2750 m² (aproximadamente 17000 plantas), havendo diversas propriedades pequenas que desenvolvem policultivo familiar no seu entorno. Por essa razão, o entorno é caracterizado por um mosaico de pequenos cultivos de árvores frutíferas, culturas anuais (feijão e milho) e áreas de jardins domésticos. Ambas as plantações de feijão foram estabelecidas usando cultivo manual com três sementes por cova e espaçamento de 80x60 cm. Não houve aplicação de fertilizantes ou de defensivos agrícolas e uma dista da outra por volta de 4,1 km, garantindo assim o isolamento das comunidades estudadas.

Iniciamos as coletas de dados 60 dias após a plantação de cada cultivo, quando as plantas estavam floridas e mais de 70% dos NEFs estavam ativos. Realizamos quatro incursões de coleta. Em cada um, iniciamos a captura das vespas forrageando nos NEFs

as 07:00 h e terminamos às 18:00 h. A cada hora, durante 20 min, um coletor e um auxiliar percorriam o sistema agrícola coletando as vespas encontradas. As coletas se deram sempre no terço médio de cada hora (7:20 a 7:40, 8:20 a 8:40 h e assim sucessivamente). Para cada espécie de vespa calculamos o tamanho médio corporal usando como estimador medidas do comprimento alar (ponto de inserção da asa anterior no tórax até o seu ápice). Os insetos coletados encontram-se depositados na coleção Entomológica Prof. Johan Becker do Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Feira de Santana (MZUEFS).

4.3 Análises dos dados

Para testar a previsão de que o valor de sobreposição do nicho temporal é maior em uma monocultura circundada por pastagens quando comparada com uma monocultura circundada por plantações de espécies arbóreas fizemos testes de sobreposição temporal entre pares de espécies, utilizando o índice de sobreposição de Schoener. Esse índice usa a equação: $NO_{ih} = 1 - 1/2 \sum_k |p_{ik} - p_{hk}|$, na qual "i" e "h" denotam as espécies de vespas comparadas e p_{ik} e p_{hk} as proporções de indivíduos pertencentes a espécies de vespas "i" e "h" coletados durante o período k de tempo (p_{ik} é calculado pela divisão do número de indivíduos da espécie "i" coletados durante k pelo número total de indivíduos da espécie "i" coletados em todos os horários. p_{hk} é calculado da mesma forma). Quanto maior o índice, maior a sobreposição temporal entre as espécies. Adicionalmente, calculamos os índices de sobreposição temporal geral usando os índices de Pianka (Pianka, 1973) e Czechanowski (Feinsinger et al., 1981), seguindo Castro-Arellano (2010) e Santos e Presley (2009), utilizando o software Time Overlap. Utilizamos uma abordagem baseada em modelos nulos para gerar 10.000 simulações de distribuições estocásticas de abundância das vespas ao longo do dia. A significância dos índices de sobreposição foi calculada comparando os dados encontrados com as simulações geradas pelo algoritmo Rosário (Castro-Arellano, 2010).

Para testar a previsão de que espécies de vespas sociais menores iniciam e cessam a atividade de coleta de néctar em horários anteriores ao de espécies de vespas maiores realizamos quatro modelos lineares generalizados de efeito misto com distribuição de erros binomial e função de ligação logit. Em cada período o a diferença de horário de início e fim de atividade era de uma hora. Consideramos a presença de

pelo menos um indivíduo como indicativo de início de atividade e a ausência total de indivíduos de cada espécie como fim de atividade. Usamos o horário de início e final de forrageio das espécies de vespas, como variável resposta, o tamanho das espécies como variável explicativa fixa e as coletas como variável explicativa aleatória. Sendo assim, se a nossa hipótese for verdadeira, as vespas menores deveriam iniciar a atividade de forrageio nos primeiros horários e se ausentar em horários com temperaturas mais extremas.

Por fim, para avaliar se o padrão de atividade das vespas é bimodal ao longo do dia (com menor atividade nas horas mais quentes) calculamos a média e o intervalo de confiança do número de indivíduos em cada intervalo de tempo. Realizamos todas as análises estatísticas no programa R (www.R-project.org). Para a realização dos GLMM usamos o pacote lme4 (Bates et. al., 2012)

5. RESULTADOS

Registramos, ao todo, quinze espécies de vespas sociais forrageando nos NEFs do feijão caupi. Observamos 14 espécies na plantação circundada por pastagens e 10 espécies na plantação circundada por plantas arbóreas (Tabela 1). Nove espécies ocorreram em ambas às áreas, dentre essas espécies a sobreposição temporal foi maior na matriz de frutífera com média de sobreposição ($NO_{ih} = 0,095$), ($t=2,07$, $df=35$, $p=0,046$).

Tabela 1

Abundância e comprimento médio das asas das espécies de vespas sociais encontradas nas monoculturas de feijão caupi circundadas por matriz de pastagem ou matriz de árvores frutíferas no município de Feira de Santana, Brasil.

Espécie	Código	Comprimento alar (mm)	Abundância na matriz de pastagem	Abundância na matriz de árvores frutíferas
<i>Apoica pallens</i>	APPA	17,18(5)	6	7
<i>Brachygastra lecheguana</i>	BRLE	7,44 (5)	72	93
<i>Mischocyttarus lanei</i>	MILA	7,19 (5)		8
<i>Polistes billardieri</i>	PLBI	12,25 (4)	2	
<i>Polistes canadensis</i>	PLCA	7,55 (2)	50	65
<i>Polistes similimus</i>	PLSI	15,47 (5)	3	
<i>Polistes versicolor</i>	PLVE	14,73 (5)	25	4
<i>Polybia ignobilis</i>	POIG	10,27 (3)	236	88
<i>Polybia occidentalis</i>	POOC	7,12 (5)	549	470
<i>Polybia paulista</i>	POPA	7,13 (5)	41	18
<i>Polybia chrisotorax</i>	POCH	11,40 (5)	11	
<i>Polybia sericea</i>	POSE	12,15 (5)	122	180
<i>Protonectarina syveirae</i>	PRSY	6,22 (5)	46	90
<i>Protopolybia exigua</i>	PTEX	5,55 (5)	1	
<i>Sinoeca cianea</i>	SICI	18,42 (5)	13	
Total			1177	1023

*Valores entre parênteses indicam o número de indivíduos medidos para o cálculo do comprimento alar.

Na plantação de feijão circundada por pastagens, a sobreposição de abundância entre os horários dos pares de espécies variou de nenhuma sobreposição (0,0) a uma sobreposição de 0,86 (índice de Schoener). Os maiores valores ocorreram entre *Polistes versicolor* e *Polybia ignobilis* (NOih=0,86), *Polistes versicolor* e *Sinoeca cianea* (NOih=0,86) e entre *Protonectarina syveirae* e *Sinoeca cianea* (NOih=0,85). Cinquenta e quatro pares de espécies tiveram sobreposição abaixo de 50% e, destes, 16 pares não se sobrepuseram em qualquer horário de forrageio (*Polistes biladieri* e *Polistes similimus*, *Polybia chrysotorax* e *Protopolybia exigua*, *Polistes similimus* e *Protopolybia exigua*, *Polistes billardieri* e *Protopolybia exigua* e todos os pares de *Apoica pallens*, aqualentava em atividade exclusivamente as 18:00h). A comunidade de vespas apresentou um alto índice de sobreposição geral (Pianka= 0,85; $p = 0,001$; Czechanowski = 0,99; $p < 0,001$).

Tabela 2

Matriz com os valores de sobreposição (calculada pelo índice de Schoener) temporal de pares de espécies forrageando nos NEFs de feijão caupi em plantação circundada por matriz de pastagem no município de Feira de Santana, Brasil.

	APPA	BRLE	PLBI	PLCA	PLSI	PLVE	POCH	POIG	POOC	POPA	POSE	PRSY	PTEX
<i>Brachygastra lecheguana</i>	0,00												
<i>Polistes biladieri</i>	0,00	0,15											
<i>Polistes canadensis</i>	0,00	0,19	0,03										
<i>Polistes similimus</i>	0,00	0,23	0,00	0,05									
<i>Polistes versicolor</i>	0,00	0,78	0,19	0,24	0,19								
<i>Polybia chrysotorax</i>	0,00	0,57	0,31	0,16	0,31	0,61							
<i>Polybia ignobilis</i>	0,00	0,68	0,22	0,25	0,19	0,88	0,57						
<i>Polybia occidentalis</i>	0,00	0,66	0,17	0,58	0,16	0,59	0,44	0,59					
<i>Polybia paulista</i>	0,00	0,76	0,13	0,16	0,09	0,59	0,44	0,71	0,57				
<i>Polybia sericea</i>	0,00	0,65	0,08	0,19	0,09	0,66	0,28	0,79	0,48	0,89			
<i>Protonectarina syveirae</i>	0,00	0,59	0,42	0,17	0,42	0,66	0,84	0,72	0,87	0,54	0,39		
<i>Protopolybia exigua</i>	0,00	0,29	0,00	0,07	0,00	0,29	0,00	0,22	0,14	0,22	0,13	0,14	
<i>Sinoeca cianea</i>	0,00	0,67	0,21	0,21	0,42	0,89	0,64	0,85	0,48	0,55	0,60	0,76	0,21

Nos NEFs do cultivo de feijão circundado por árvores frutíferas a sobreposição temporal dos 45 pares de espécies de vespas variou de 0,00 a 0,88 (índice de Schoener). *Polybia occidentalis* e *Brachygastra lecheguana* mostram o maior grau de sobreposição (NOih=0,88), seguidos de *Polybia occidentalis* e *Polybia sericea* (NOih=0,87). Dezesete pares de espécies tiveram sobreposição abaixo de 50% e, destes, nove pares não se sobrepuseram em qualquer horário de forrageio (todos os pares ocorreram entre as outras espécies de vespa e *Apoica pallens* que entrava em atividade exclusivamente as 18:00h). A comunidade apresentou um alto índice de sobreposição geral (Pianka=0,89; $p < 0,001$ e Czechanowski=0,99, $p < 0,001$).

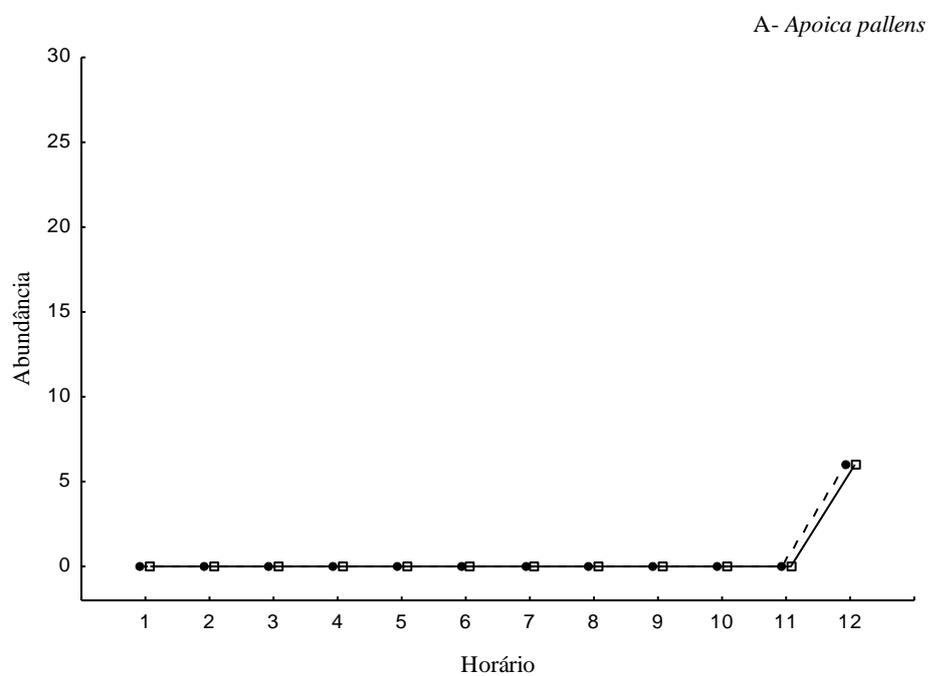
Tabela 3

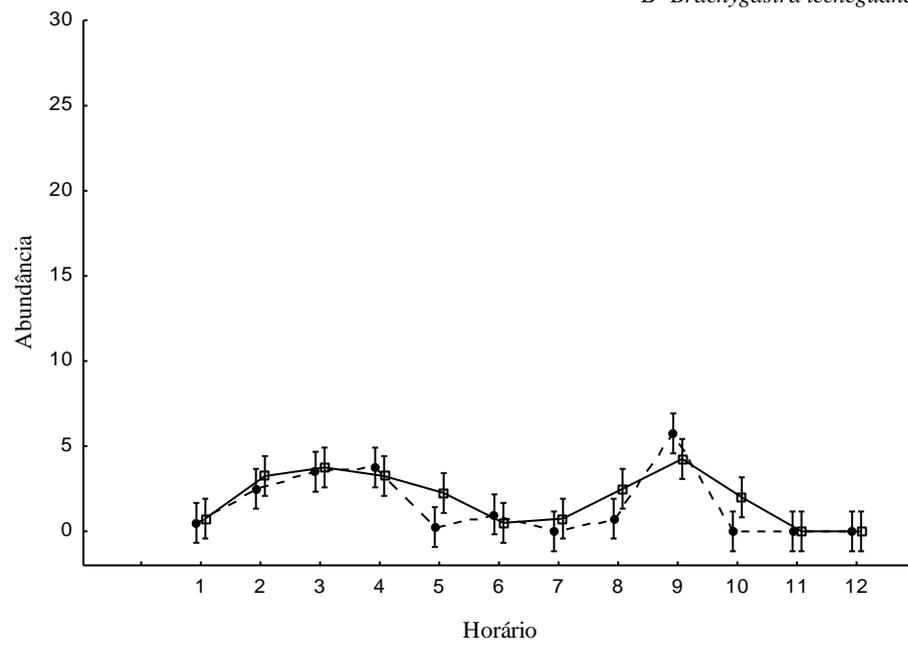
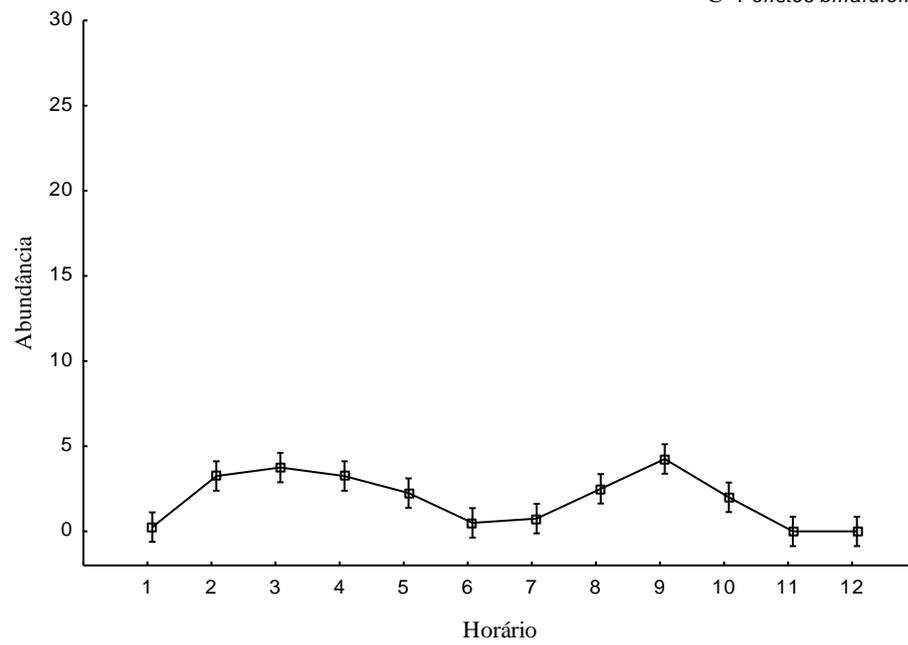
Matriz com os valores de sobreposição (calculada pelo índice de Schoener) temporal de pares de espécies forrageando nos NEFs de feijão caupi em plantação circundada por matriz de plantas arbóreas no município de Feira de Santana, Brasil.

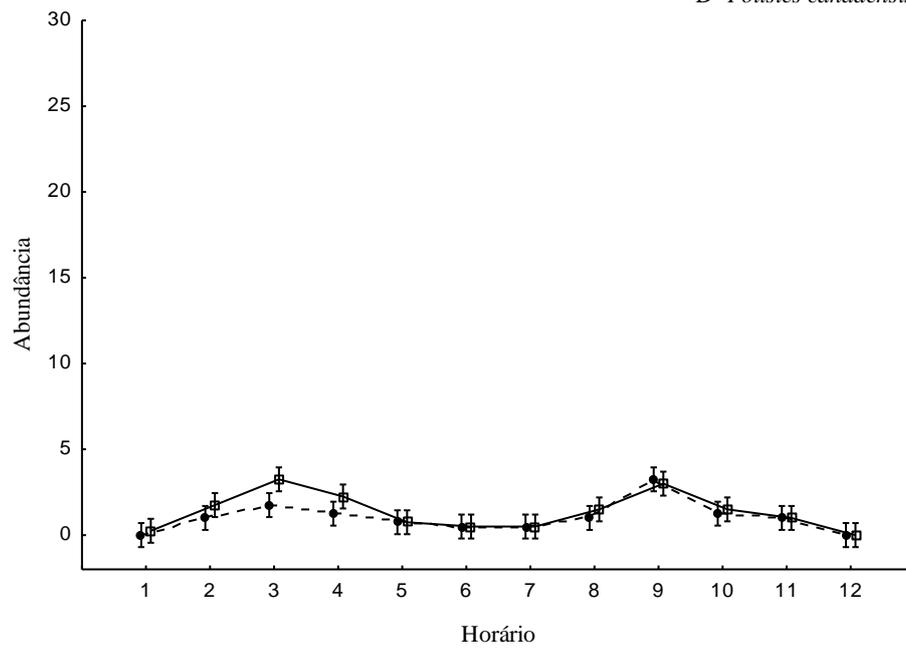
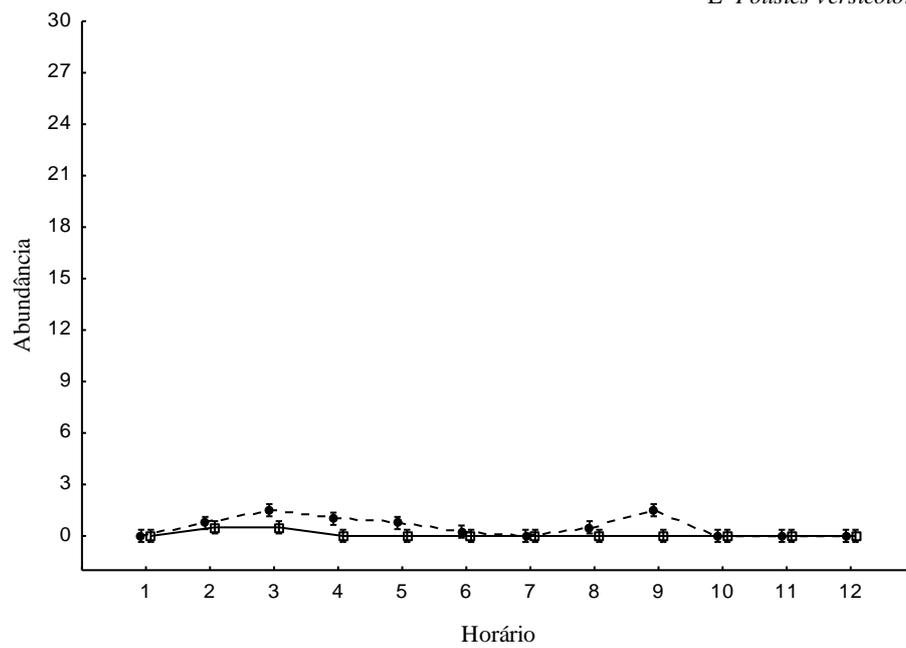
	APPA	BRLE	MILA	PLCA	PLVE	POIG	POOC	POPA	POSE
<i>Brachygastra lecheguana</i>	0,00								
<i>Mischocyttarus lanei</i>	0,00	0,48							
<i>Polistes canadensis</i>	0,00	0,88	0,49						
<i>Polistes versicolor</i>	0,00	0,30	0,75	0,31					
<i>Polybia ignobilis</i>	0,00	0,84	0,56	0,78	0,44				
<i>Polybia occidentalis</i>	0,00	0,80	0,65	0,81	0,45	0,82			
<i>Polybia paulista</i>	0,00	0,70	0,58	0,67	0,56	0,81	0,79		
<i>Polybia sericea</i>	0,00	0,84	0,58	0,83	0,39	0,82	0,88	0,71	
<i>Protonectarina syveirae</i>	0,00	0,72	0,52	0,78	0,38	0,80	0,75	0,69	0,72

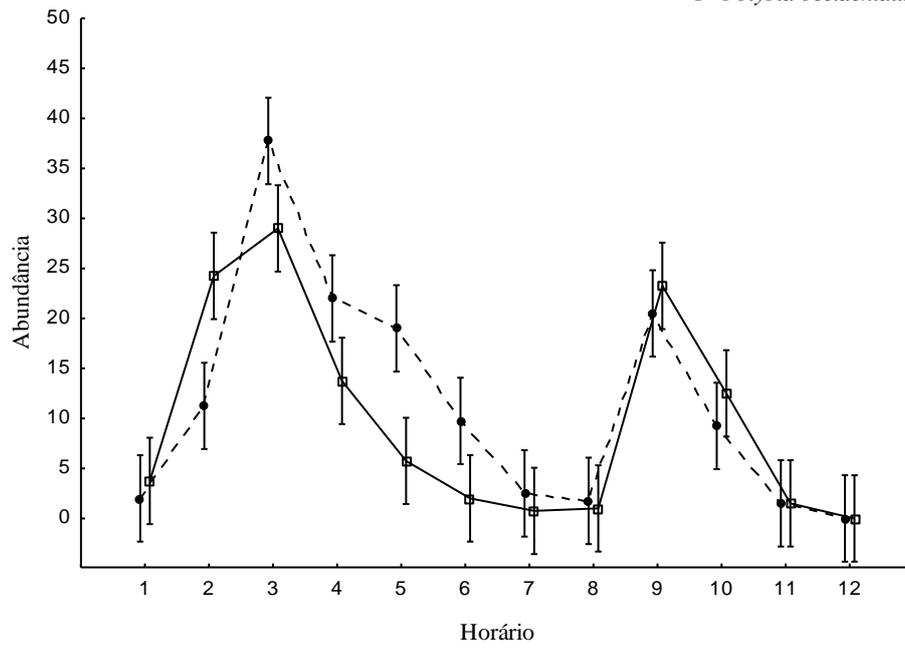
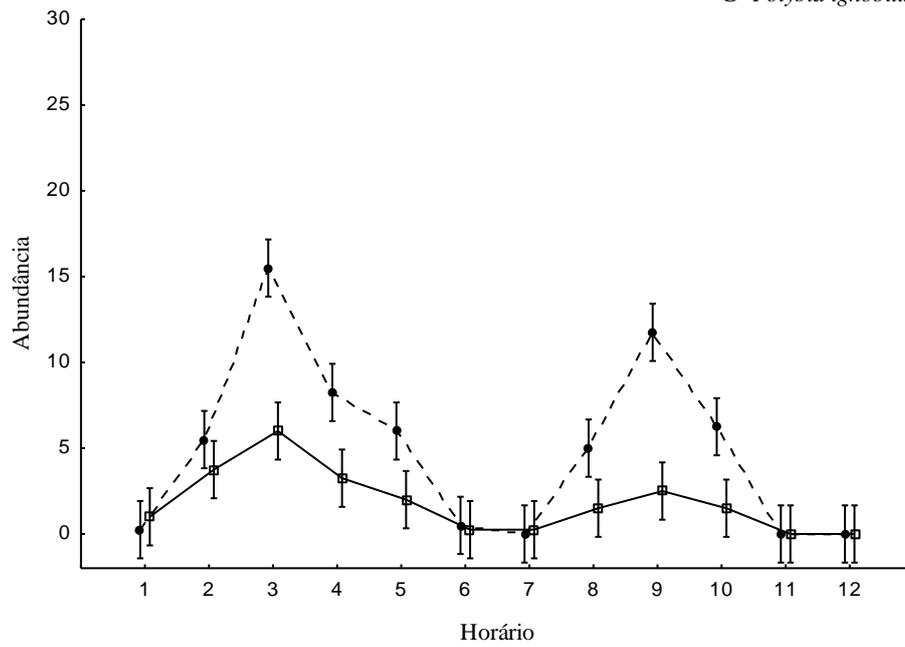
O padrão de atividade de forrageio diário variou entre as espécies e entre os cultivos. A abundância de *Polybia chrisotorax*, *Protopolybia exigua*, *Polistes similimus* e *Sinoeca cianea* foi baixa, impedindo uma análise de variação de atividade ao longo do dia (tabela 1). As demais espécies apresentam um aumento da abundância entre 09:00 e 10:00 h, redução às 12:00 h e novo aumento entre 15:00 e 16:00 h (Figura 1). A exceção ocorreu para *Apoica pallens* que ocorre exclusivamente no último horário de observação (18:00 h). Algumas espécies apresentaram padrões diferentes entre os dois cultivos.

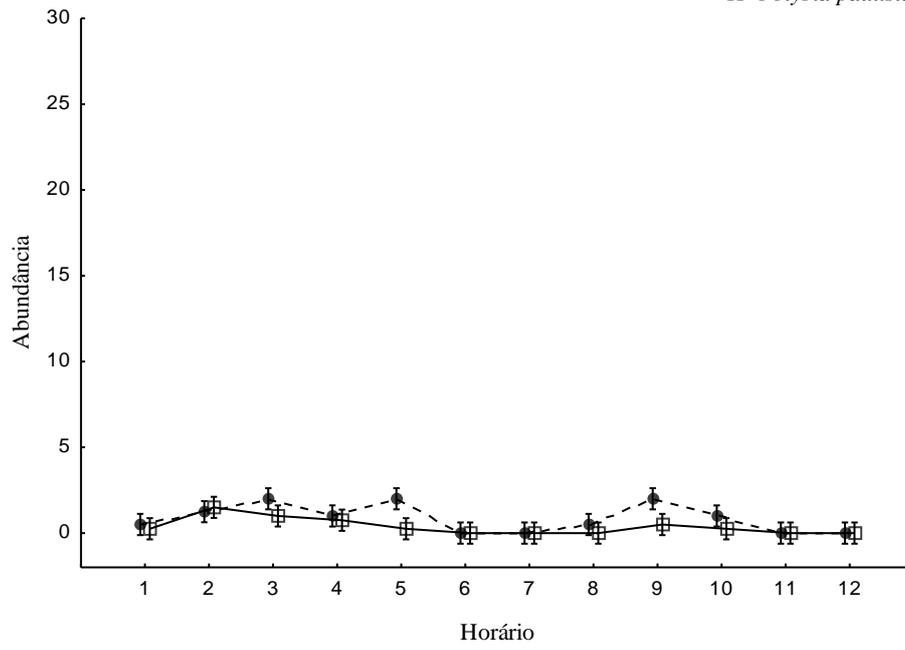
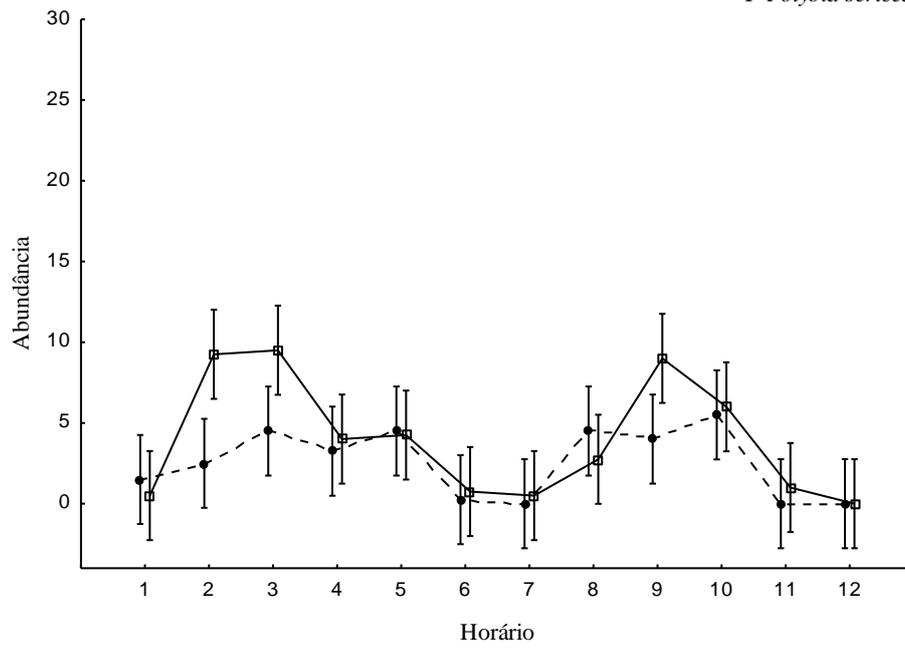
Polistes versicolor, registrada apenas nos primeiros horários (08:00 a 09:00 h) na plantação de feijão em meio a árvores frutíferas, apresentou padrão bimodal de abundância ao longo do dia no cultivo do feijão na circundado por pastagem. *Mischocyttarus lanei* que foi registrada forrageando no feijão cultivado entre árvores frutíferas, apresentou padrão bimodal, com um número maior de indivíduos forrageando no primeiro pico de atividade.



B- *Brachygastra lecheguana*C- *Polistes billardieri*

D- Polistes canadensis*E- Polistes versicolor*

F- *Polybia occidentalis*G- *Polybia ignobilis*

H- *Polybia paulista*I- *Polybia sericea*

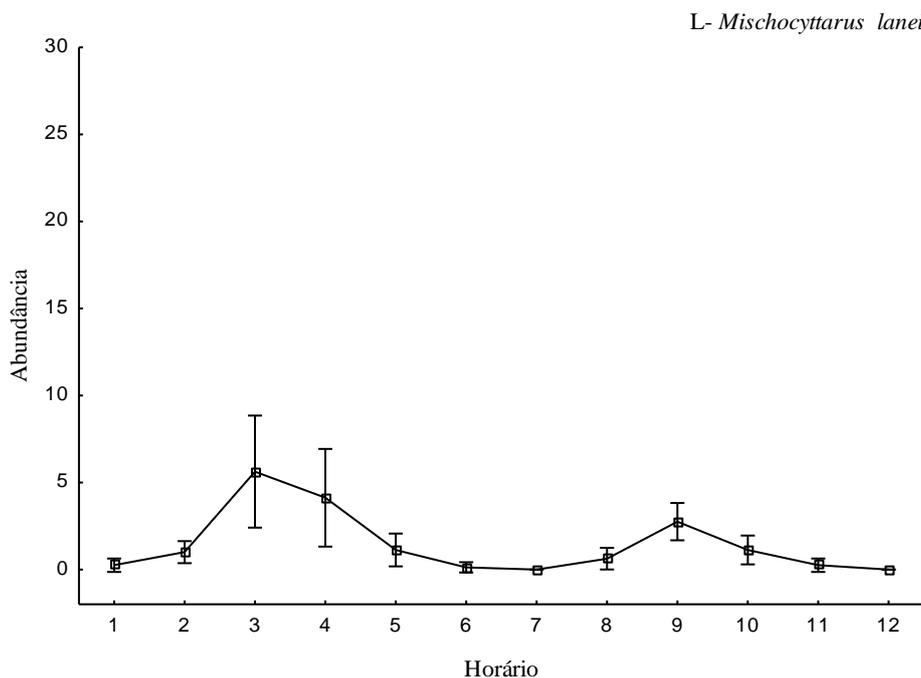
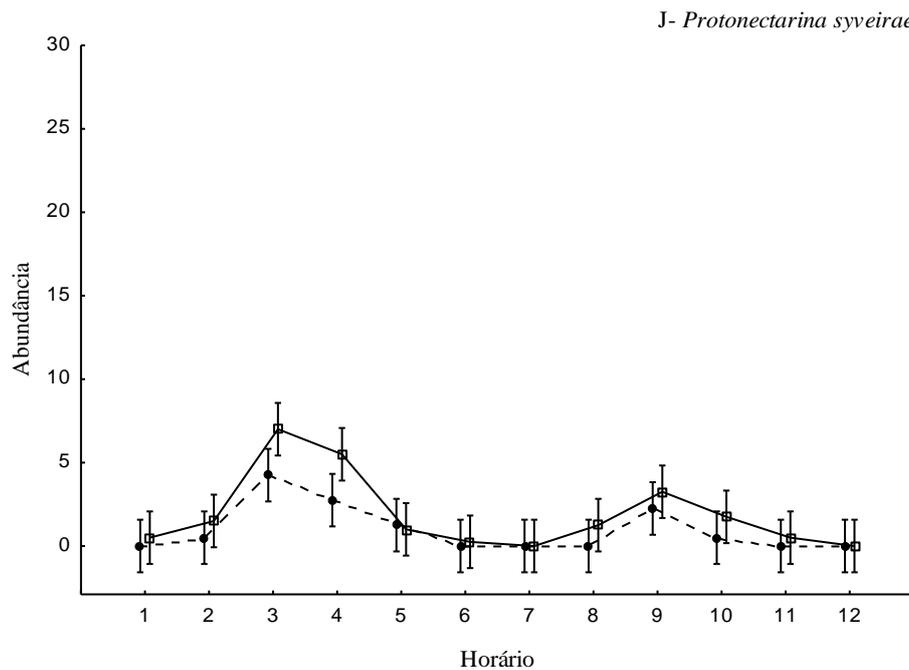
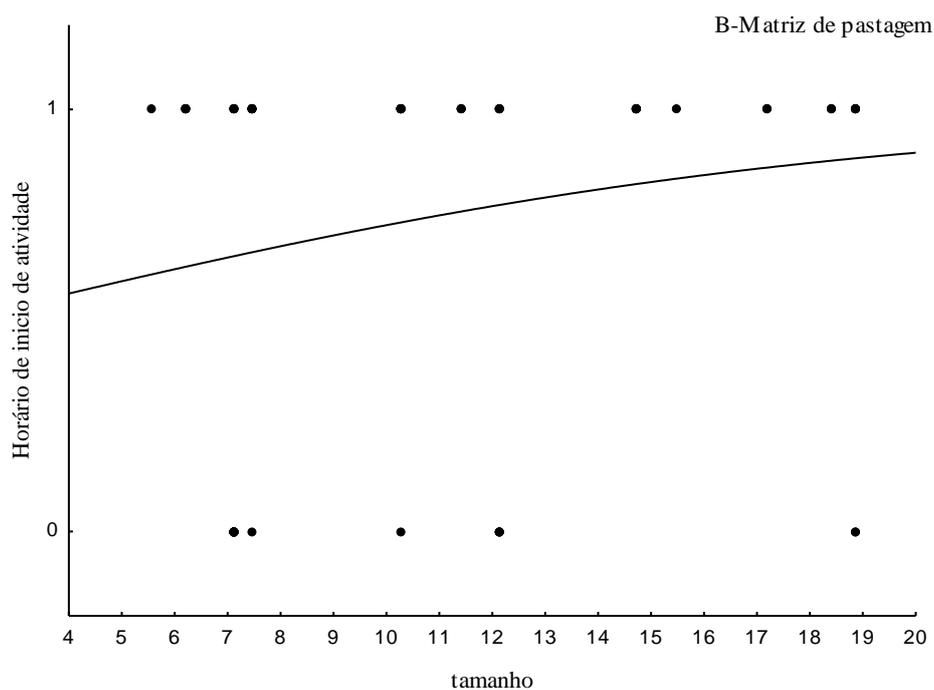
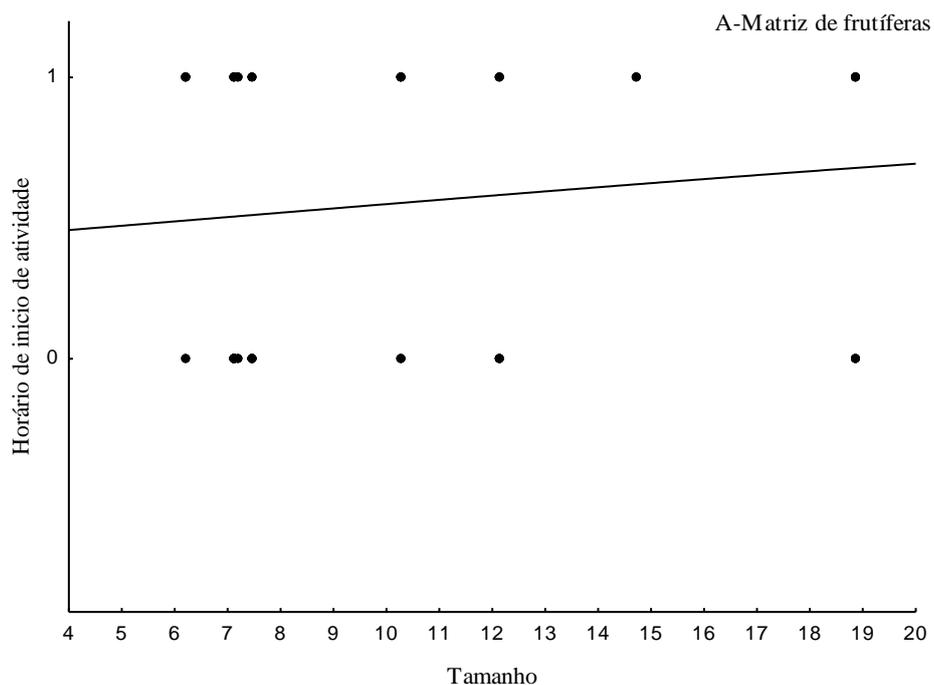


Fig. 1: Padrão de forrageio das espécies nas duas áreas de cultivo. Bolas representam a média de abundância de vespas registradas no cultivo de feijão circundado pela matriz de pastagem e quadrados representam média de abundância de vespas registradas no cultivo de feijão circundado pela matriz de frutíferas. As barras representam o intervalo de 95% de confiança.

O horário de início de atividade das vespas não variou em função do tamanho, não houve diferença no horário de início de forrageio entre vespas maiores e menores ($\chi^2 = 0.3025$, $gl=1$, $n=132$ e $p= 0,5$). No entanto para o término das atividades houve diferenças entre espécies pequenas e espécies maiores com influência da matriz circundante ($\chi^2 = 6.6072$, $gl=2$, $n=156$ e $p= 0.03$).



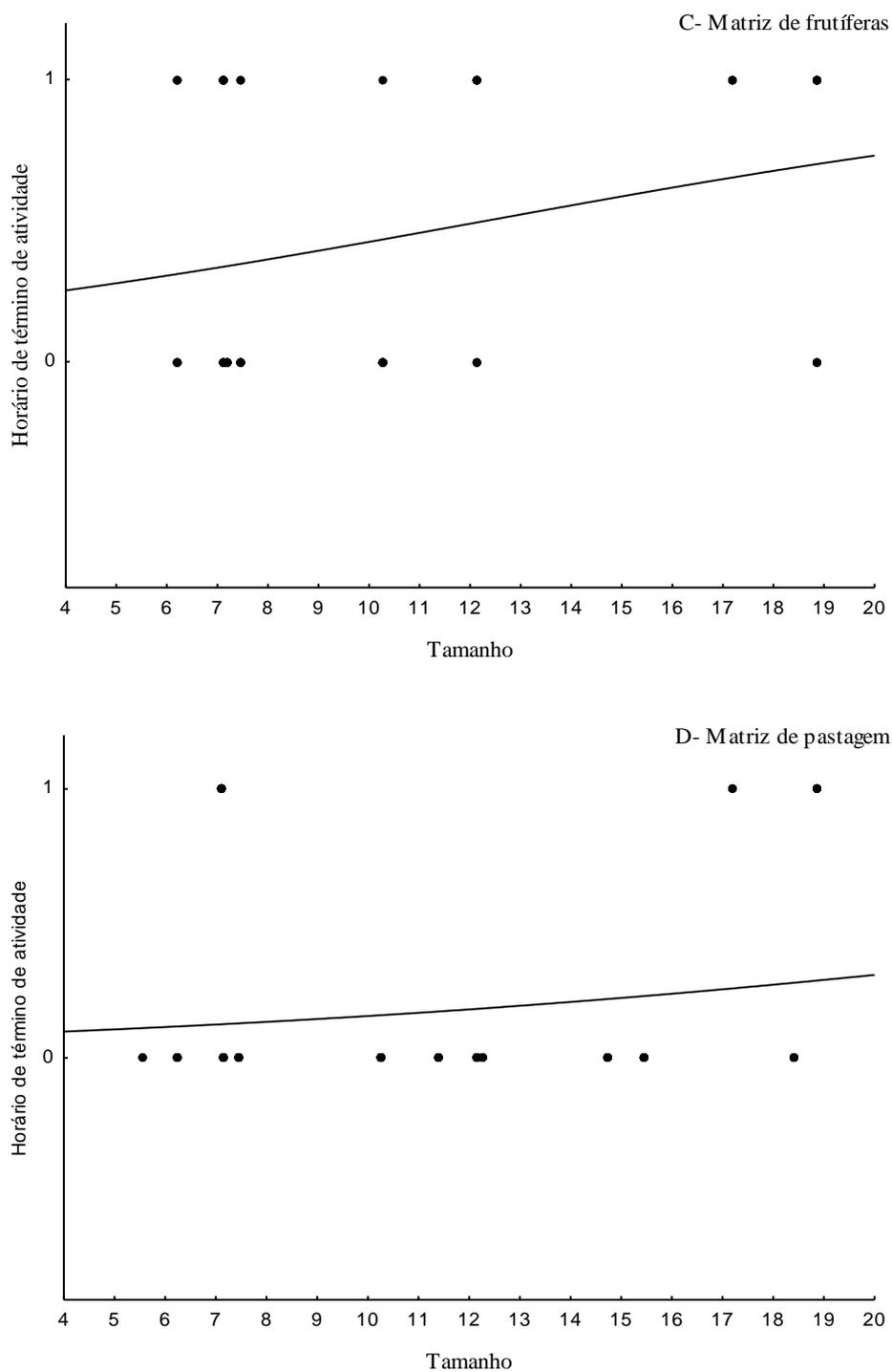


Fig. 2: Gráficos ilustrando horário de início e término das atividades de vespas sociais em ambas as matrizes. 0 representa a hora inicial do forrageio com temperatura amena e 1 representa o horário posterior.

4 DISCUSSÃO

Nós demonstramos que comunidades de vespas sociais forrageando nos nectários extraflorais do feijão caupi sobrepõem altamente os horários de forrageio independentemente da complexidade ambiental circundante. Esse resultado indica que não há uma pressão que favoreça a partição de horário de atividade (e.g. Aguiar e Santos, 2007, Santos e Presley, 2010). O padrão bimodal de abundância das vespas ao longo do dia reforça a idéia de que vespas sociais evitam o forrageio em horários de alta temperatura (Kasper, 2004). Porém, somente as espécies de maior tamanho corporal responderam ao horário de início de forrageio, e somente as abundantes apresentaram relação de abundância ao longo do dia com variação na temperatura, indicando que a bimodalidade não ocorre em função das restrições térmicas para todas as espécies. Por exemplo, a diferença no padrão de atividade diário de *Polistes versicolor* entre as duas áreas indica que eventualmente essa espécie responde a complexidade do ambiente. Na matriz de frutífera, os espécimes só visitaram os nectários extraflorais pela manhã, podendo ter variado a coleta de néctar em outras plantas, diferente do seu comportamento na matriz de pastagem, em que esteve presente em grande número ao longo do dia.

A pesar da grande variação na sobreposição par a par das espécies a sobreposição geral da comunidade de vespas em ambas as complexidades foi extremamente alta. Esse padrão se firma quando comparamos a sobreposição entre as nove espécies que ocorreram em ambas as complexidades. A alta sobreposição para ambas as comunidades independente da matriz circundante é um forte indicativo de que a competição não é determinante no padrão de atividade diário de vespas sociais forrageando recursos em abundância.. Apesar da agressividade comum as vespas sociais (Carpenter e Marques, 2001). Essas interações agressivas não foram suficientes para forçar segregação no horário de forrageio. Eventualmente a regulação intra-específica seja mais forte que a interespecífica possibilitando assim que haja alta sobreposição entre as espécies.

O fato da maioria das espécies terem apresentado padrão bimodal (10 espécies de 15) indica que variações de temperatura podem ter um importante papel na determinação do início e final das atividades (Santos e Presley, 2010). Em estudo sobre a bimodalidade em himenópteros conduzidos em áreas temperadas a temperatura de

35°C foi apontada como temperatura limiar para a redução da atividade em vespas sociais (Kasper, 2004). As espécies encontradas nesse estudo apresentaram o padrão bimodal mesmo estando em temperaturas abaixo desse limiar, indicando que pode existir ajuste de atividade associado a características locais. O fato da abundância de vespas no primeiro de pico de atividade diária ser maior que o segundo pico indica que esse padrão pode estar associado à atividade de coleta de néctar, que em geral é mais coletado pelas vespas no início da manhã (Potter, 1964). Por fim, é importante salientar que em muitas espécies de insetos, a atividade também pode ser regulada por variações de luminosidade, a qual frequentemente está associada a variações de temperatura (Canevassi e Noll, 2011). Logo, não é possível descartar a possibilidade de que as respostas das vespas sejam resultado de variações de luminosidade.

Vespas com maior tamanho corporal responderam ao horário de início de forrageio, e somente as abundantes apresentaram relação de abundância ao longo do dia com variação na temperatura, essa variação nas respostas de espécies de vespas simpátricas, coloca o tamanho das espécies e suas restrições fisiológicas como um fator a ser considerado no estudo do padrão de atividade diário, em animais ecotérmicos que sofrem maior impacto da temperatura. Vespas de menor tamanho corporal mostraram ser mais tolerante a variação da temperatura e o iniciam o forrageio independente da variação da temperatura. Provavelmente essas espécies de menor tamanho sejam mais eficientes em resfriar e assim suportar as altas temperaturas e são mais adaptadas a usar pequenas sombras presentes no local como meio de diminuir a exposição ao sol e dessa forma a manter atividade quando está mais quente.

Em suma, ao usarmos um conjunto mais detalhado de previsões, nós mostramos competição por interferência de fato não aparenta ser um estruturador importante do padrão de atividade diárias das vespas, enquanto temperatura pode ter um efeito dependente do tamanho do indivíduo. Para as vespas menores que mesmo sem responder à temperatura, apresentaram padrão de abundância bimodal, é possível que elas estejam respondendo a uma eventual variação na produção de néctar nos NEFs do feijão caupi.

6 REFERÊNCIAS

- Abrams, P.A. 1999. Is Predator-Mediated Coexistence Possible in Unstable Systems? *Ecology* 80, 608-621.
- Archer, M. E. 2004. A numerical model of seasonal foraging characteristics of successful underground colonies of *Vespula vulgaris* (Hymenoptera, Vespidae) in England. *Insectes Sociaux* 52, 231–237.
- Aguiar, C. M. L., Santos, G. M. M. 2007. Compartilhamento de recursos florais por vespas sociais (Hymenoptera: Vespidae) e abelhas (Hymenoptera: Apoidea) em uma área de Caatinga. *Neotropical Entomology* 36, 836-842.
- Alves-Silva, E. Barônio, G. j., Torezan-Silingardi, H. M., Del-Claro, K. 2012. Foraging behavior of *Brachygastra lecheguana* (Hymenoptera: Vespidae) on *Banisteriopsis malifolia* (Malpighiaceae): Extrafloral nectar consumption and herbivore predation in a tending ant system. *Entomological Science* 1-8.
- BAHIA, 2012. SEI-Superintendência de Estudos Econômicos e Sociais da Bahia.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. 2012. Lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 0.999999-0. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- Bichara-Filho, C. C. 2003. Aspectos da biologia e ecologia de *Polybia (Trichothorax) sericea* (Olivier, 1791) (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae) no semiárido baiano. 120p. Tese (Doutorado em Ciências). Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.
- Brito, A.F., Santos, G.M.M., Presley, S.J. 2012. Temporal and trophic niche overlap in a guild of flower-visiting ants in a seasonal semi-arid tropical environment. *Journal of Arid Environments* 87,161-167.
- Canevazzi, N. C. S., Noll, F. B. 2011. Environmental factors influencing foraging activity in the social wasp *Polybia paulista* (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini). *Psyche: A Journal of Entomology* 2011, p. 1-8.
- Carpenter, J. M. 1991. Phylogenetic relationships and the origin of social behavior in the Vespidae. P. 7-32. In: Ross, K.G. e Matthews, R.W. (ed.). *The social biology of wasps*. Ithaca: Cornell University Press, 678 p.

Carpenter, J. M. e Marques, O. M. 2001. Contribuição ao estudo de vespídeos do Brasil (Insecta, Hymenoptera, Vespoidea, Vespidae). Série: Publicações digitais, volume 2, versão 1.0. Universidade Federal da Bahia, Brasil.

Carvalho, J.C., Gomes, P. 2001. Food habits and trophic niche overlap of the red fox, european wild cat and common genet in the peneda-gerês national park. *Galemys* 13,39-48.

Castro-Arellano, I., Lacher Jr., T.E., 2009. Temporal niche segregation in two rodent assemblages of subtropical Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 25, 593-603.

Castro-Arellano, I., Lacher Jr., T.E., Willig, M.R., Rangel, T.F., 2010. Assessment of assemblage-wide temporal-niche segregation using null models. *Methods in Ecology and Evolution* 1, 311e318.

Cerdá, X.; Retana, J.; Manzaneda, A. 1998. The role of competition by dominants and temperature in the foraging of subordinate species in mediterranean ant communities. *Oecologia* 117, 404-412.

Colwell, R. K., Futuyma, D.J. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52, 567-576.

Daan S. 1981. Adaptive daily strategies in behavior. See Aschoff 1981, pp. 275–98

Elisei, T., Guimaraas, D. L., Ribeiro Junior C., Melo, A. C., Grazinoli, D. J., Lopes, J. F. S., Prezoto, F. 2008. Influence of environmental factors on the foraging activity of the Paper wasp *Polistes simillimus* (Hymenoptera, Vespidae). *Sociobiology* 51, 219-230.

Elmhagen, B., Tannerfeldt, M., Angerbjorn, A. 2002. Food-niche overlap between arctic and red fox. *Canadian Journal of Zoology* 80, 1274-1285.

Feinsinger, P., Spears, E. E.; Poole, R. W. 1981. A simple measure of niche breadth. *Ecology* 62, 27–32.

Giacomini, H. C. 2007. Os mecanismos de coexistência de espécies como vistos pela teoria ecológica. *Oecologia brasiliensis* 11, 521-543.

Giller, P. S. 1984. *Community structure and the niche*. Chapman and Hall, London, New York, 176 p.

Gottlieb, D.; Keasar, T.; Shmida, A., Motro, U. 2005. Possible foraging benefits of bimodal daily activity in *Proxyllocopa olivieri* (Lepelletier) (Hymenoptera: Anthophoridae). *Environmental Entomology* 34, 417-424.

Hardin, G. 1960. The Competitive Exclusion Principle. *Science* 171, 1292-1297.

Henrique-Simões, M., Cuozzo, M. D., Frieiro-Costa, F. A. 2011. Social wasps of Unilavras/Boqueirão Biological Reserve, Ingaí, state of Minas Gerais, Brazil. *Journal of species lists and distribution* 7, 656-667.

Herrera, C. M. 1990. Daily patterns of pollinator activity, differential pollinating effectiveness, and floral resource availability in a summer-flowering Mediterranean shrub. *Oikos* 58, 277-288.

Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia in Quantitative Biology* 22, 415-427.

Jaksic, F.A. 2001. *Ecología de Comunidades*. Universidad Católica De Chile, 233p.

Jules, E.S. 1996. Yellow jackets (*Vespula vulgaris*) as a second seed disperser for the myrmecochorous plant, *Trillium ovatum*. *American Midland Naturalist* 135, 367-369.

Leibold, M. 1998. Similarity and local coexistence of species in regional biotas. *Evol. Ecol.* 12, 95-100.

Krebs, C. J. 1989. *Ecological methodology*. London, Harper e Row. 654 p.

Krebs, C.J.; 2001. Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. Benjamin Cummings, an imprint of Addison Wesley Longman, Inc.. San Francisco, California.

Kronfeld-Schor, N., Dayan, T. 2003. Partitioning of time as an ecological resource. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 34, 153-181.

MacArthur, R., eLevins, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. American naturalist, 377-385.

Marques, O. M., Santos, P. A., Vinhas, A. F.; Souza, A. L. V.; Carvalho, C. A. L., Meira, J. L. 2005. Vespas sociais (hymenoptera: vespidae) visitantes de nectários de *Vigna unguiculata* (L.) Walp. na região do recôncavo da Bahia. Magistra 17, 64-68.

May, M. L. 1979. Insect thermoregulation. Annual Review of Entomology 24, 313-49.

Mc Peek, M. A., Miller, T.E. 1996. Evolutionary biology and community ecology. Ecology 77,1319-1320.

Moller, H., Tilley, J., Thomas, B. W., Gaze, P.D. 1991. Effect of introduced social wasps on the standing crop of honeydew in New Zealand beech forests. New Zealand journal zoology 18,171-79.

Molles M. C. 2010. Ecology: Concepts and Applications. McGraw-Hill Science. 608 p.

Pianka, E.R. 1973. The structure of lizard communities. Annual Review of Ecology and Systematics 4,53-74.

Pledger, S., Geange, S. 2009. Niche Overlap: A unified definition and analysis for data of different types. School of Mathematics, Statistics and Operations Research. Research Report, 28p.

Potter, N.B., 1964. A study of the biology of the common wasp, *Vespula vulgaris* L., with special reference to the foraging behaviour. Unpublished Ph.D thesis, University of Bristol, England.

- Presley, S. J., M., Willig, R., Castro-Arellano, I., Weaver, S. C. 2009. Effects of habitat conversion on temporal activity patterns of phyllostomid bats in lowland Amazonian rain forest. *J.Mammal.* 90, 210–221.
- Prezoto, F. e Gobbi, N. 2005. Flight range extension in *Polistes simillimus* Zikán, 1951 (Hymenoptera, Vespidae). *Brazilian Archives of Biology and Technology.* 48, n.6, 947-950.
- R Development core team. 2005: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical computing. Viena, Austria. ISBN 3-900051-07-0.
- Resende, J. J., Santos, G.M.M., Bichara-Filho, C. C., Gimenes, M. 2001. Atividade diária de busca de recursos pela vespa social *Polybia occidentalis occidentalis* Olivier, 1791 (Hymenoptera, Vespidae). *Revista Brasileira de Zoociências* 3, 105-115.
- Richards, O.W., Davies, R.G. 1977 Hymenoptera (ants, bees, wasps, ichneumon flies, sawflies etc.). In: e .a Imms' general textbook of entomology 10, 1175-1279.
- Richards, S. A. 2002. Temporal partitioning and aggression among foragers: modeling the effects of stochasticity and individual state. *Behavioral Ecology* 13, 427–438.
- Richter, M. R. 2000. Social wasps (Hymenoptera, Vespidae) foraging behavior. *Annual Review of Entomology* 45, 121-150.
- Rocha, A. A., Giannotti, E. 2007. Foraging Activity of *Protopolybia exigua* (Hymenoptera, Vespidae) in Different Phases of the Colony Cycle, at an Area in the Region of the Médio São Francisco River, Bahia, Brazil. *Sociobiology* 50, 813-831.
- Root, R. B. 1967. The niche exploitation pattern of the bluegray gnatcatcher. - *Ecol. Monogr* 37, 317-350.
- Rossi, A. M., Hunt, J.H. 1988. Honey supplementation and its developmental consequences: evidence for food limitation in a paper wasp, *Polistes metricus*. *Ecological Entomology* 13, 437–42.
- Santos, G.M.M., Presley, S.J. 2010. Niche overlap and temporal activity patterns of social wasps (Hymenoptera: Vespidae) in a brazilian cashew orchard. *Sociobiology* 56, 121-131.
- Santos, G.M.M., Bispo, P. C., Aguiar, C. M. L. 2009. Fluctuations in richness and abundance of social wasps during the dry and wet seasons in three phyto-physiognomies at the tropical dry forest of Brazil. *Environmental entomology* 38, 1613-1617.

Santos, G. M. M., Carvalho, C. A. L., Aguiar, C. M. L., Macêdo, L. S. S. R., Mello, M. A. R. 2012. Overlap in trophic and temporal niches in the flower-visiting bee guild (Hymenoptera, Apoidea) of a tropical dry forest. *Apidologie* 44, 64-74.

Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*. 185, 27-39.

Spradbery, J.P. 1973. Wasps. an account of the biology and natural history of solitary and social wasps. Seattle: Universidad of Washington. Press. 408 p. *Appud* Richter, M. R. 2000. Social wasps (Hymenoptera, Vespidae) foraging behavior. *Annual Review of Entomology* 45, 121-150.

Tokeshi, M. 1998. *Species Coexistence: Ecological and Evolutionary Perspectives*. Blackwell Science. Oxford, 454p.