

OBSERVAÇÕES SOBRE A BIONOMIA DA VESPA PREDADORA
Polistes versicolor (OLIVIER, 1791) (HYMENOPTERA:
VESPIDAE) EM FLORIANÓPOLIS/SC¹

César A. Butignol²

ABSTRACT

Observations of bionomy of papernest wasp
Polistes versicolor (Olivier, 1791) (Hymenoptera:
Vespidae) in Florianópolis/SC

In a suburban area in Florianópolis - SC, Brazil (27° 33' S) were studied some aspects of the bionomy of *P. versicolor* with the purpose to use these wasps as predators in biological control programs. Natural nesting occurred only on perennial plants and human buildings, that started more intense in September and extended until June. The use of shelter to protect the nest and wasps for bad weather improve the wasps population. Nest transference to shelter was successful since it was done at evening and at lower temperature, with care to avoid adults losses, and during new wasp generation beginning to arise in the nest. Only birds were significant natural enemies at the end of nesting period. It was established an aggression scale for guidance the wasps handling. KEYWORDS: *Polistes versicolor*, predator, biological control, nesting, aggression.

RESUMO

Em região suburbana de Florianópolis-SC (27° 33'S) estudaram-se características bionômicas de *P. versicolor* objetivando fornecer subsídios à utilização destes insetos como agentes de controle biológico. A nidificação natural ocorreu somente em plantas perenes (20 sp.) e construções humanas, com maior intensidade a partir de setembro, estendendo-se até junho. O uso de abrigos das intempéries para proteção dos ninhos

Recebido em 26/04/91

¹ Projeto parcialmente financiado pelo CNPq, processo nº 301350-81/AG.

² Departamento de Fitotecnia-CCA/UFSC Caixa Postal 476, 88010-970 Florianópolis SC.

e adultos foi determinante para aumentar a ocorrência destes insetos. A transferência de ninhos foi viável, desde que feita em períodos de menor temperatura após o anoitecer, apresentando o máximo de vespas da colônia a partir da emergência dos primeiros adultos dos ninhos. Apenas os pássaros foram inimigos naturais expressivos, especialmente ao final do período de nidificação. Estabeleceu-se uma escala de agressividade das vespas para orientar a sua manipulação. PALAVRAS-CHAVE: *Polistes versicolor*, predador, controle biológico, nidificação, agressividade.

INTRODUÇÃO

Muitas culturas, principalmente as anuais, não são as mais adequadas para a ocorrência de vespas predadoras, devido as características ecológicas desfavoráveis ao estabelecimento de seus ninhos, a moléstia que provocam durante atividades de manejo necessárias as culturas e a sistemática destruição das lavouras ao final de cada safra.

As vespas ou marimbondos são agentes importantes no controle de artrópodes, especialmente insetos. Dentro estas o gênero *Polistes* tem sido utilizado no controle biológico, especialmente de lagartas. A utilização de abrigos para que as vespas nidifiquem, com aumento na sua atuação no controle biológico é mencionado por JANVIER (1986). VAN DER BOSCH & TELFORD (1975) também fazem esta referência, demonstrando a possibilidade do uso de estrutura de madeira para as vespas nidificarem. Recurso semelhante foi adotado por LAWSON *et al.* (1961) para facilitar o estabelecimento de ninhos de *Polistes* e aumentar a sua eficiência no controle integrado de lagartas Sphingidae em fumo. GILLASPY (1973) utilizou este gênero no controle de lagartas em cultura de milho com pouco sucesso, no entanto em trabalho posterior (GILLASPY, 1979), relatou que a utilização de abrigos desmontáveis e transferências de ninhos foram eficientes no controle de lagartas em algodoeiro ocorrendo restabelecimento das vespas no período seguinte ao da nidificação.

O estabelecimento da nidificação destes insetos em abrigos artificiais permite que fiquem em local favorável e seguro para as vespas, ao homem e animais domésticos, garantindo a atividade do controle biológico.

Para fornecer subsídios a uma tecnologia de fácil implementação de controle biológico por *P. versicolor*, se estudou alguns aspectos de sua bionomia objetivando promover sua maior ocorrência e eficiência na predação de pragas.

MATERIAL E MÉTODOS

O presente estudo foi realizado no centro de Ciências Agrárias - UFSC, em região suburbana de Florianópolis, SC (27° 33'S) com a vespa *P. versicolor*. O período foi de maio de 1986 até julho de 1988. As observações de ninhos foram realizadas nos prédios e vegetação do local, sendo nesta última acompanhado o comportamento de caça das vespas. Na transferência, os pedicelos dos ninhos foram fixados com massa epóxi sob telha de cumieira de fibrocimento com 1,10m de comprimento, 0,58 de largura e ângulo de 145° de abertura, sustentada a 1,50m acima do solo por armação de madeira. Para testes de agressividade se usaram retângulos de 20 x 10 cm e 20 x 5 cm e círculos com diâmetros de 14 e 8 cm em papel preto, branco e folha de alumínio, presos a hastes de 50 cm. Estes objetos foram agitados em movimentos pendulares nas distâncias de 40, 20 e 10 cm de 5 colônias.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os inícios de nidificação foram observados nas datas de 15/08/86, 20/07/87 e 05/08/88, que foi mais intensa a partir de setembro, provavelmente devido às ocorrências meteorológicas mais favoráveis. O número de vespas encontradas por ninho no período de fundação foi de $4,12 \pm 1,76$ ($n = 25$). Tais observações concordam com RODRIGUES (1982) que cita que os meses de julho e agosto são de fundação de novas colônias, que apresentaram em média 4,58 vespas fundadoras. Houve um elevado sinantropismo desta espécie, devido ao fato das construções, especialmente beirais de telhados serem bastante procurados para estabelecimento dos ninhos. REED & VINSON (1979) relatam que 90% dos ninhos de *P. carolina*, *P. exclamans* e *P. metricus* foram encontrados em construções humanas. Os substratos procurados para fixação do pendúculo do ninho em construções humanas para 66 ninhos foram: madeira 22, fibrocimento 15, concreto e alvenaria 12, ferro 8, barro cozido 5, fibra de vidro 3, vidro 1. Também se observou o fato do pendúculo se prender a superfícies horizontais. Além destes locais, os ninhos ocorreram em postes de concreto e madeira, pedras e plantas, cuja relação destas últimas encontra-se no Quadro 1. Destaca-se a característica de todas as plantas serem perenes. A ocorrência de muitas plantas cultivadas e de interesse econômico apontam que esta vespa pode se estabelecer nas culturas referidas, possibilitando sua utilização em programas de controle biológico para estas. A altura dos ninhos variou de 0,08m em plantas até em telhados a 8,50m acima do solo. REED & VINSON (1979) observaram a tendência dos ninhos nos prédios em zona urbana aumentarem de altura pois os mais baixos eram sistematicamente destruídos pelos humanos. Na Figura 1 está a distribuição da frequência de 60 ninhos em vegetação a distintas alturas do solo, onde se verifica que a faixa entre 1,5m a 2,0m houve maior

concentração (31,67%), parecendo indicar a preferência da espécie. Entre 1,5 a 2,5m ocorreu metade dos ninhos encontrados nas plantas.

O fator luminosidade revelou-se associado aos locais, sendo que apenas um ninho ocorreu dentro de local fechado e escuro, havendo ninhos a pleno sol em galhos secos e sob telhas de vidro e plástico transparentes.

Os finais do período reprodutivo, para o que se considerou a observação das últimas posturas, foram em 02/05/86, 24/05/87 e 06/06/88. A partir destas datas apenas os insetos que estavam em casulos completaram o seu ciclo e bem poucas larvas que já estavam completamente desenvolvidas. O restante dos ovos e larvas foram devorados pelos adultos ou estas últimas retiradas dos alvéolos e deixadas cair no solo. Neste período de final e desagregação das colônias, várias vespas adultas assumem comportamentos, que segundo MAHER (1976) e STRASSMANN (1981a) são típicos das dominantes, que são a agressividade aos outros indivíduos da colônia e o movimento de balanço do abdome. A hierarquia diminuída ao final do ciclo determina a destruição das formas jovens, sendo que GOBBI (1977) relata que a falta de hierarquia provoca intensa oofagia e larvofagia.

Nos períodos mais frios do ano os insetos permaneceram agrupados, raramente nos ninhos, na maior parte das vezes em locais abrigados dos ventos frios e da chuva. Tais observações para esta espécie concordam com RODRIGUES (1982) discordando de GOBBI (1977) que não detectou período de hibernação, devido a este último observar as vespas em clima mais quente. Outros autores também registraram a procura de abrigo e agregação no inverno por *Polistes* (ALLEN *et al.*, 1982; GIBO, 1972; GIL-LASPY, 1979), portanto este comportamento pode ser facultativo, dependendo das temperaturas ocorrentes na região onde se encontram as vespas. A procura de abrigo parece importante para os marimbondos sobreviverem durante o inverno. As vespas em observação dirigiram-se para frestas de madeiras e telhados, sendo que alguns foram encontrados dentro de ninho abandonado de *Polybia*. Nos abrigos utilizados, muitos insetos localizaram-se nas frestas entre uma régua longitudinal e o vértice da telha. A manutenção de altas taxas de sobrevivência durante o inverno parece ser um fator preponderante de incremento populacional e grande número de ninhos. FYE (1972) teve sucesso no estabelecimento de ninhos primaveris de vespas que hibernaram a campo protegidas em abrigos de gaiolas com papelão. RAU (1946), GIBO (1972) e GOBBI (1977) relatam que as gerações hibernantes originam as rainhas e fundadoras de colônias, sendo que o segundo autor aponta que o estabelecimento se faz próximo aos locais de hibernação. O estímulo a nidificação de *P. foederatus*, pelas observações de YASHAY (1979) ocorre pela permanência prolongada da vespa em um local, no qual depositam uma substância provavelmente volátil, que agrega os indivíduos e estimula a construção do ninho. Tais constatações igualmente apontam para a importância dos abrigos também

protegerem as vespas durante os períodos mais frios do ano, pois na primavera haveria maior ocorrência de ninhos nos abrigos.

As transferências de ninhos foram a partir de 30 minutos após o pôr do sol, período em que as vespas ficam mais tranquilas, nem voam para agressão e a luz de lanterna de pilha não modificou tal comportamento. O deslocamento dos insetos para agressão era andando pela colônia e pinça, e apenas quando o ninho era tremido. De 12 ninhos sem casulos transferidos, nenhum teve desenvolvimento posterior, pois não houve permanência dos adultos que, normalmente, retornaram ao local original do ninho e reiniciaram a confecção de um novo. Embora algumas larvas formassem casulo os adultos não surgiam ou eram defeituosos. Por outro lado, em 18 ninhos transferidos nos quais haviam casulo, houve a permanência de 55,55% das vespas adultas após 24 horas. Algumas destas foram perdidas durante e outras deixaram o ninho após a transferência. Todos estes ninhos apresentaram posterior continuidade de desenvolvimento, indicando que quando estes são mais desenvolvidos, especialmente nos quais novos adultos passam a emergir, demonstraram melhores possibilidades de sucesso de mudança para novo local. GIBO & METCALF (1978) citam que para *P. apachus* o período crítico da colônia são os três primeiros meses, até quando passam a emergir os adultos da própria colônia e após este período dificilmente há seu fracasso. Este maior número de adultos tende a aumentar a manutenção e a hierarquização da colônia o que favorece o seu crescimento, como apontado por STRASSMANN (1981a) Este autor cita que no início do desenvolvimento da colônia, maior quantidade de adultos permite que as fundadoras do topo da hierarquia também podem colocar ovos, uma vez que as outras atividades, especialmente extra nidais, ficam a cargo das que passam a emergir. Mesmo com ausência de vespas fundadoras decorrente do abandono da colônia, se observou que as que emergiram passaram a assumir a manutenção com o transcorrer do tempo. Nesta espécie as vespas não voaram senão após dois dias de sua emergência, realizando maior quantidade de atividades extra nidais com o transcorrer da idade, o que também foi constatado por YOSHIKANA (1963) para adultos do mesmo gênero, que quando novas permaneciam no ninho e com o aumento da idade passavam a caçar.

Nos abrigos no ano de 1987 houve em torno de 80% de restabelecimento dos ninhos transferidos no ano anterior e em 1988 foi em torno de 115%.

No Quadro 2 estão relacionadas as ocorrências de plantas de caça, constatando-se que a maioria são de porte baixo. Tal fato aponta como promissor o emprego desta espécie como predadora em culturas de pequena altura e explicaria, em parte, o seu elevado sinantropismo.

A verificação das presas capturadas pelas vespas foi realizada apenas a campo. O material que chegava ao ninho não pode ser identificado a qual tipo de presa pertencia pois estava completamente triturado. GOBBI (1977) igualmente não con-

seguiu reconhecer as presas pelo alimento que chegava com as vespas no ninho desta espécie pela mesma dificuldade. A captura constatada a campo foi somente de lagartas. JANVIER (1956); RABB & LAWSON (1957); LAWSON *et al.* (1961); GILLASPY (1971, 1973) apontam que esta é a presa preferida deste gênero e RABB (1960) cita que nas capturas mais de 95% das presas foram lagartas. A morte da presa e a confecção de bolas de alimento não diferiu do padrão apresentado por GILLASPY (1973) para sete espécies de *Polistes*. No entanto foi observado, ainda que raramente, as vespas utilizando o ferrão para subjugar e matar mais rapidamente as presas.

O alimento trazido ao ninho era repartido entre duas ou mais vespas por disputa ativa, inclusive por atitudes agressivas das patas e mandíbulas, indicando que o alimento vai prioritariamente para as adultas e as mais agressivas são as que melhor se alimentam. GOBBI (1977) observou que nesta espécie fêmeas com ovário mais desenvolvido não exercem atividade forrageira permanecendo mais período no ninho e que as do topo da hierarquia são bastante agressivas sobre as dominadas. STRASSMANN (1981a) além de referir a agressividade como fator de hierarquização em *Polistes annularis*, relata que as vespas do topo da hierarquia permanecem mais no ninho e as inferiores são as que mais caçam. A obtenção de alimento parece um fator que reforça a dominância, pela agressividade na sua disputa, além do que as mais bem nutridas teriam mais vantagens na manutenção da hierarquia. Caso estejam saciadas, antes de alimentarem as larvas, as vespas trituram e ensalivam a massa de alimento segura pelo primeiro par de patas e, após estar bem pastosa, fornecem às larvas que, estimuladas com a vibração das antenas dos adultos, se esticam para receber uma porção do alimento que a vespa corta com as mandíbulas. Cada adulto alimenta três a oito larvas, dependendo do consumo e tamanho da bola de alimento.

A ação de pássaros para se alimentar de larvas e pupas foi o maior fator de predação, como igualmente encontrou STRASSMANN (1981b) e GIBO & METCALF (1978) que registraram estes como a maior causa de destruição das colônias atingindo 61% em colônias iniciais. Ao contrário disto, a ação de destruição dos ninhos ocorreu especialmente no final do período de nidificação, associada as temperaturas mais baixas o que torna os insetos mais inativos, não podendo defender o ninho de forma eficaz. A utilização de tela foi preconizada por VAN DEN BOSCH & TELFORD (1975) para proteção dos ninhos nos abrigos contra tal predação.

Outros fatores de mortalidade tais como parasitóides, doenças e outras causas sempre foram inferiores a 5% das células férteis, sendo de pouca expressão. Não foi constatada nenhuma predação por formigas. De acordo com JEANNE (1970) a proteção a estes predadores se faz por substâncias repelentes que a vespa secreta e esfrega no pedicelo e HERMANN (1974) apontou que tal característica é comum a todos os integrantes de *Polistinae*.

O fato destes insetos possuírem ferrão e peçonha extremamente eficientes contra vertebrados (STARR, 1985) e atacam quando perturbados durante as observações e manipulações, levou a preocupação de estudar a agressividade, para a segurança das pessoas envolvidas no projeto, quanto daquelas que posteriormente utilizarão tais insetos. A fobia a estas vespas determina o procedimento das pessoas de normalmente destruírem as colônias, principalmente pelo fogo. O medo era tão forte que mesmo demonstrando-se que as vespas se acostumavam com os observadores e não agrediam, até quando tocadas com os dedos, não convenceram suficientemente as pessoas que tinham receio. Parece que se desenvolvendo adequadamente a metodologia de criação e utilização das vespas para controle biológico, a aceitação por parte dos agricultores poderá ter resistência devido a este empecilho cultural, que pareceu profundamente arraigado na população.

Nos testes com o movimento dos objetos foi difícil de ser realizada a quantificação em um tempo instantâneo devido ao grande número de insetos em algumas colônias, mudanças nos comportamentos distintos entre os indivíduos e a comunicação entre estes. A princípio, não foi possível separar nítidas diferenças nas atitudes pelos estímulos provocados pelas distintas formas e cores dos objetos. As atitudes e ações das vespas são contínuas nas colônias, podendo ser alternada nos indivíduos. Deste modo, das observações se verificou que responderam igualmente a todos os objetos e pode ser montada uma escala de comportamento relacionado à agressão no Quadro 3. Nos graus 3 e 4 deve haver a presença de semioquímicos, pois as vespas situadas em locais sem visualização dos objetos ou outras vespas na mesma colônia, participavam das mesmas atitudes agressivas. JEANNE (1981) referiu que há um feromônio de alarme nas espécies de *Polistes* e que este é produzido no aparelho do ferrão, o que só explicaria tal comportamento a partir do grau 4. Para segurança a observação e/ou manipulação só deve ir até o grau 3. Normalmente, transcorridos alguns segundos, as vespas acostumam-se com a perturbação e diminuem as atitudes agressivas. Com o tempo podia se aproximar a mão do ninho e tocar nos insetos, os quais não avançavam além do grau 3, desde que não se movimentasse o ninho. Mesmo quando haviam comportamentos agressivos, a agressão era com as mandíbulas, não o ferrão. GILLASPY (1971) também encontrou que a manipulação de *Polistes* spp. tornava os insetos mais tolerantes às perturbações.

A temperatura mostrou grande influência na expressão da agressividade pois a 32°C as vespas já exibiam grau 2 com os objetos a 40cm e a temperatura 18°C atingem tal grau com os objetos a 10cm do ninho. Em ninhos mais velhos as vespas também apresentavam maior agressividade, concordando com STARR (1989) que detectou que em ninhos novos *Polistes* sp. é menos agressivo que nos desenvolvidos.

Quadro 1 - Lista de Plantas com ninho de *Polistes versicolor* em Florianópolis.

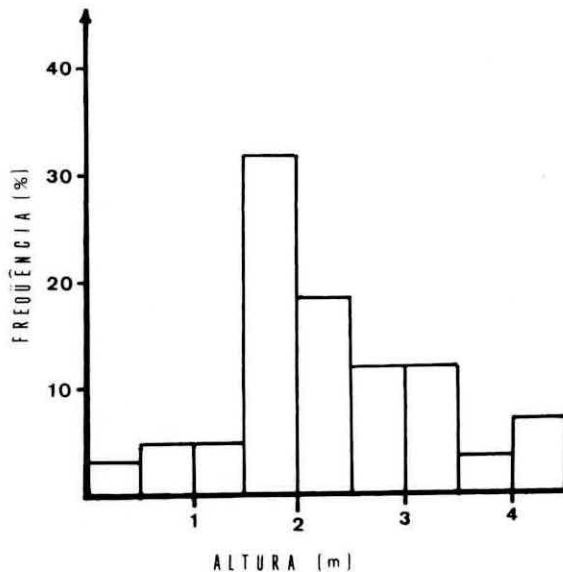
NOME CIENTÍFICO	NÚMERO DE OBSERVAÇÕES
01. <i>Acacia podzarilifolia</i>	16
02. <i>Acalipa wilkesiana</i>	10
03. <i>Allamanda cathartica</i>	03
04. <i>Baccharis</i> sp.	02
05. <i>Cajanus cajan</i>	03
06. <i>Citrus reticulata</i>	06
07. <i>Citrus sinensis</i>	09
08. <i>Coffea arabica</i>	05
09. <i>Cordyline terminalis</i>	08
10. <i>Delonix regia</i>	03
11. <i>Diospyrus kaki</i>	01
12. <i>Dracena</i> sp.	05
13. <i>Eucaliptus</i> sp.	02
14. <i>Ficus elastica</i>	02
15. <i>Fucreasea gigantea</i>	14
16. <i>Malvaviscus</i> sp.	10
17. <i>Manihot utilissima</i>	02
18. <i>Musa</i> sp.	02
19. <i>Philodendron selloum</i>	01
20. <i>Rapanea lorentziana</i>	01

QUADRO 2 - Plantas de caça para *Polistes versicolor* em Florianópolis.

01. <i>Arachis hipogea</i>	15. <i>Helianthus annuus</i>
02. <i>Arachis prostrata</i>	16. <i>Ipomea batatas</i>
03. <i>Brachiaria arrecta</i>	17. <i>Manihot utilissima</i>
04. <i>Brachiaria humidicola</i>	18. <i>Medicago sativa</i>
05. <i>Brassica juncea</i>	19. <i>Nasturtium officinale</i>
06. <i>Brassica oleracea</i> vs.	20. <i>Nicotiana tabacum</i>
07. <i>Cajanus cajan</i>	21. <i>Passiflora flavocarpa</i>
08. <i>Citrus lemon</i>	22. <i>Phaseolus vulgaris</i>
09. <i>Citrus reticulata</i>	23. <i>Pennisetum purpureum</i>
10. <i>Citrus sinensis</i>	24. <i>Raphanus sativus</i>
11. <i>Cucumis stivus</i>	25. <i>Setaria anceps</i>
12. <i>Curcubita moschata</i>	26. <i>Solanum tuberosum</i>
13. <i>Ficus carica</i>	27. <i>Zea mays</i>
14. <i>Glycine max</i>	

QUADRO 3 - Escala de agressividade de *Polistes versicolor*.

GRAU	ATITUDE	COMPORTAMENTO
1	Percepção	Movimenta a cabeça e antenas na direção do objeto.
2	Observação	Movimenta antenas e patas anteriores e com a cabeça acompanha o movimento do objeto.
3	Asas erguidas	Erguem as asas e se deslocam pelo ninho em direção ao objeto. Várias tomam a mesma atitude.
4	Movimentação	Batem as asas, movimentam o abdome com a exposição do ferrão. Várias tomam a mesma atitude. Todas vespas do ninho se deslocam.
5	Vôo	Algumas vespas desprendem-se do ninho e voam.
6	Ataque	Através do vôo, atacam e perseguem o objeto.

FIGURA 1 - Frequências de distribuição por altura na vegetação de 60 ninhos da vespa *Polistes versicolor* em Florianópolis.

CONCLUSÃO

A vespa *P. versicolor* pode ser manejada e demonstrou potencial para ser utilizada como predadora, especialmente de lagartas e em culturas durante seu ciclo estival. Ainda que sua concorrência natural seja expressiva, a utilização de abrigos em locais desprovidos destes e a transferência de ninhos permitem aumentar sua abundância. Embora sejam agressivas apenas quando molestadas, a fobia das pessoas a estes insetos pode ser fator limitante ao seu emprego.

LITERATURA CITADA

- ALLEN, J. L.; SHULKE-DELLMAN, K.; GAMBOA, G. J. 1982. Clumping patterns during overwintering in the paperwasp *Polistes exclamans*: effects of relatedness. *J. Kans. ent. Soc.* 55: 97 - 100.
- BOSH, R. & TELFORD, A. D. 1975. Modification del ambiente y control biológico. p. 547-579. In: P. DeBACH, *Control biológico de las plagas de insectos y malas yerbas*. México, Continental, 949p.
- FYE, R. E. 1972. Manipulation of *Polistes exclamans arizonensis*. *Envirom. Ent.* 1:55-57.
- GIBO, D. L. 1972. An introduced population of social wasps, *Polistes apachus*, that has persisted for 10 years. *Bull. Sth. Calif. Acad. Sci.* 71-53.
- GIBO, D. L. & METCALF, R. A. 1978. Early survival of *Polistes apachus* colonies in a field study of an introduced species. *Can. Ent.* 110: 1339 - 1344.
- GILLASPY, J. E. 1979. Manegement of *Polistes* wasps for caterpillar predation. *SWest Ent.* 44: 344- 352.
- GILLASPY, J. E. 1971. Papernest wasps (*Polistes*): observation and study methods. *Ann. ent. Soc. Am.* 64(6): 1357-1361.
- GILLASPY, J. E. 1973. Behavioral observations on paper-nest wasps (g. *Polistes*, family Vespidae order HYM). *Am. Midl. Nat.* 90: 1-12.
- GOBBI, N. 1977. *Ecologia de Polistes versicolor* (Hymenoptera: Vespidae). Tese de doutorado. Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, Ribeirão Preto, Brasil, 229p.
- HERMANN, H. R. 1974. Sternal glands in polistine wasps: morphology and associated behavior. *Jl Ga ent. Soc.* 9: 1-8.
- ISHAY, J. 1979. Building pheromones of *Vespa orientalis* and *Polistes foederatus*. *J. chem. Ecol.* 5:259-272.
- JANVIER, H. 1956. Hymenopterous predators as biological agents. *J. econ. Ent.* 49: 202-205.

- JEANNE, R. L. 1970. Chemical defense of brood by a social wasp. *Science* 168: 1465-1466.
- LAWSON, R. R.; RABB, R. L.; GUTHRIE, F. E.; BOWERY, T. C. 1961. Studies of an integrated control system of hornworms on tobacco. *J. Econ. Ent.* 54: 93-97.
- MAHER, G. D. 1976. Some notes on social interactions in *Polistes exclamans* (Hymenoptera: Vespidae). *Ent. News.* 87: 218-222.
- RABB, R. L. 1960. Biological studies of *Polistes* in North Carolina. *Ann. ent. Soc. Am.* 53: 111-121.
- RABB, R. L. & LAWSON, F. R. 1957. Some factors influencing the predation of *Polistes* wasps on tobacco hornworms. *J. econ. Ent.* 50: 778-784.
- RAU, P. 1946. The nests and the adults of colonies of *Polistes* wasps. *Ann. ent. Soc. Am.* 39: 11-27.
- REED, H. C. & VINSON, S. B. 1979. Nesting ecology of paper wasps (*Polistes*) in a Texas (USA) urban area (HYM: Vespidae). *J. Kans. Soc.* 52: 673-689.
- RODRIGUES, V. M. 1982. Vespídeos sociais: a reabsorção de ovócitos e a estrutura social de *Polistes (Aphanolipterus) versicolor* (Olivier) (Polistinae, Polistini). *Dusenía* 113: 1223 - 1226.
- STARR, C. K. 1985. Enabling mechanism in the origin of sociality in the Hymenoptera - the sting's the thing. *Ann. ent. Soc. Am.* 78: 836-840.
- STARR, C. K. 1989. In reply, is the sting the thing? *Ann. ent. Soc. Am.* 82: 6-8.
- STRASSMANN, J. E. 1981a. Wasp reproduction and kin selection: reproductive competition and dominance hierarchies among *Polistes annulares*. *Fla. ent.* 64: 74-88.
- STRASSMANN, J. E. 1981 b. Parasitoids, predators, and group size in the paper wasp, *Polistes exclamans*. *Ecology* 62:1225-1233.
- YOSHIKANA, K. 1963. Introductory studies on the life economy, of Polistinae wasps - division of labour among workers. *Jap. J. Ecol.* 13:53-57.