



Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul  
Unidade Universitária de Dourados  
Programa de Pós-Graduação em Recursos Naturais

---

**COMPOSTOS QUÍMICOS CUTICULARES DE VESPAS:  
RELAÇÃO COM O NÍVEL DE SOCIABILIDADE,  
SUBSTRATO DE NIDIFICAÇÃO E AÇÃO ANTRÓPICA**

**Acadêmica:** Denise Sguarizi Antonio

Dourados – MS  
Março/2019





# COMPOSTOS QUÍMICOS CUTICULARES DE VESPAS: RELAÇÃO COM O NÍVEL DE SOCIABILIDADE, SUBSTRATO DE NIDIFICAÇÃO E AÇÃO ANTRÓPICA

**Acadêmica:** Denise Sguarizi Antonio

**Orientador:** William Fernando Antonialli Junior

**Coorientadora:** Viviana de Oliveira Torres

“Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Recursos Naturais, área de concentração em Recursos Naturais, da Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul, como parte das exigências para a obtenção do título de Doutora em Recursos Naturais”.

Dourados – MS  
Março/2019



A64c Antonio, Denise Sguarizi

Compostos químicos cuticulares de vespas: relação com o nível de sociabilidade, substrato de nidificação e ação antrópica/  
Denise Sguarizi Antonio. – Dourados, MS: UEMS, 2019.  
96p.

Tese (Doutorado) – Recursos Naturais – Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul, Unidade Universitária de Dourados, 2019.

Orientador: Prof. Dr. William Fernando Antonialli Junior.

1. Hidrocarbonetos cuticulares. 2. Fatores exógenos. 3. Vespas solitárias e sociais. I. Antonialli Junior, William Fernando II Título

CDD 23. ed. – 595.798

**DENISE SGUARIZI ANTONIO**

**COMPOSTOS QUÍMICOS CUTICULARES DE  
VESPAS: RELAÇÃO COM O NÍVEL DE  
SOCIABILIDADE, SUBSTRATO DE NIDIFICAÇÃO E  
AÇÃO ANTRÓPICA**

Este exemplar compreende a redação final da tese de doutorado defendida por Denise Sguarizi Antonio.

Dourados/MS, 21 de março de 2019.

Banca Examinadora:



Prof. Dr. William Fernando Antoniali Junior –  
Presidente



Profa. Dra. Angélica Mendonça



Prof. Dr. Márlon César Pereira



Prof. Dr. Sandro Marcio Lima



Prof. Dr. Wedson Desidério Fernandes

---

Dourados/MS, março de 2019.

*A maior recompensa para o trabalho  
de um homem não é o que ele ganha com isso,  
mas o que ele se torna com isso.  
(Jhon Ruskin)*

Dedico este trabalho à minha família (meus pais, irmãos, sobrinhos e cunhadas) e principalmente ao meu amor Fernando que me incentivou em todos os momentos, sempre acreditando em minha capacidade de vencer.

## AGRADECIMENTOS

A Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul e ao PGRN (Programa de Pós-Graduação em Recursos Naturais) por me proporcionar a oportunidade de cursar uma Pós-Graduação.

Ao meu orientador Prof. Dr. William Fernando Antonialli Junior, pela paciência que teve comigo por todos esses anos, por me dar inúmeras chances mesmo depois de tantos erros e prazos perdidos. Serei eternamente grata a sua dedicação e disponibilidade, obrigada simplesmente por acreditar que eu era capaz.

A minha coorientadora Viviana de Oliveira Torres, obrigada pela dedicação e paciência, por me acalmar inúmeras vezes ao longo do processo. A professora Claudia Andrea Lima Cardoso, que considero também minha coorientadora, obrigada pelas inúmeras vezes que discutimos meus trabalhos, pela paciência, agilidade e praticidade em repensar as ideias para que tudo saísse da melhor maneira possível.

Aos meus pais Domingos e Soloni, sempre preocupados e apoiando todas as minhas decisões, obrigada pelo amor e carinho que me transmitem. Meus irmãos, cunhadas, sobrinhos que sempre me incentivaram com a frase: Calma, você vai conseguir.

Ao meu amor Fernando que foi muito mais que um companheiro neste trabalho, aguentou firme todas as fases, com muita paciência e carinho. Obrigada em especial aos meus sogros Dona Rosa e Seu José que me acolheram com muito amor em sua casa, serei eternamente grata a vocês.

Às maninhas Kamylla e Eva que foram mão de obra para as coletas de dados e que me ajudaram a enfrentar cada barreira que surgisse, obrigada pelas conversas, conselhos e tantas outras coisas, vocês moram no meu coração.

À família científica LABECO (Laboratório de Ecologia Comportamental) pela descontração com que sempre nos tratamos no ambiente de trabalho, obrigada pelo companheirismo de todos. Agradeço aos servidores da UEMS (Elizângela, Rafael, Seu Vitor e Dona Inês) que sempre atendem aos nossos pedidos e nos recebem com um sorriso no rosto, fazendo com que o bom humor esteja presente.

À UEMS/PIBAP e a Capes pela concessão da bolsa de estudos.

Por fim, à Deus pelo dom da vida, e por me amparar em muitos momentos.

## SUMÁRIO

<b>Resumo Geral</b> .....	<b>VII</b>
<b>General Abstract</b> .....	<b>VIII</b>
<b>CAPÍTULO 1: Considerações Gerais</b>	
Graphical Abstract.....	1
1. As Vespas .....	2
1.1 Vespas Solitárias .....	2
1.2 Vespas Sociais.....	3
2. Compostos químicos cuticulares .....	4
2.1 Sensilas das Antenas .....	6
3. Vespas Sociais e a Antropização.....	6
Objetivo Geral e Objetivos Específicos .....	8
Referências Bibliográficas .....	9
<b>CAPÍTULO 2: Relações de hidrocarbonetos cuticulares e sensilas antenais entre vespas solitárias e sociais</b>	
Graphical Abstract.....	16
Resumo e Abstract .....	17
Introdução.....	18
Metodologia .....	19
Resultados .....	23
Discussão.....	27
Referências Bibliográficas .....	37
<b>CAPÍTULO 3: Relação entre assinatura química colonial de vespas sociais com seus ninhos e substratos de nidificação</b>	
Graphical Abstract.....	45
Resumo e Abstract .....	46
Introdução.....	47
Metodologia .....	48
Resultados .....	51
Discussão.....	54
Referências Bibliográficas .....	63
<b>CAPÍTULO 4: Relação entre o perfil químico cuticular de vespas sociais com o nível de ação antrópica em seus sítios de nidificação</b>	
Graphical Abstract.....	71
Resumo e Abstract .....	72
Introdução.....	73
Metodologia .....	75
Resultados .....	78
Discussão.....	82
Referências Bibliográficas .....	89
<b>Considerações Finais</b> .....	<b>95</b>



## RESUMO GERAL

As vespas solitárias e sociais podem ocupar diferentes habitats como cavidades naturais, árvores, arbustos e cupinzeiros, construindo seus ninhos utilizando material vegetal. No caso das espécies sociais, a organização da sociedade destes insetos é baseada em um complexo sistema de comunicação e um dos sinais é encontrado na própria cutícula do inseto, funcionando como uma assinatura química específica de sua colônia, população e espécie. Apesar de a composição química desta cutícula ser bem explorada em espécies sociais, ela é pouco estudada em espécies solitárias. A comunicação é coordenada por diferentes estruturas no corpo do inseto, destacando-se principalmente as antenas, apêndice responsável pela percepção sensorial, nessa estrutura encontra-se aparatos para percepções do ambiente, as sensilas, pouco exploradas em vespas solitárias e sociais. Outros fatores ainda pouco abordados são, a influência que o substrato de nidificação e as atividades antrópicas podem exercer sobre a composição dos hidrocarbonetos das colônias de vespas sociais. Assim, o objetivo deste estudo foi testar a hipótese de que há relações entre os compostos químicos cuticulares de vespas sociais e solitárias com o seu nível de sociabilidade, tipo e densidade de sensilas, substratos de nidificação e tipo de ocupação das áreas onde as vespas sociais ocorrem. Os compostos químicos dos adultos, do material do ninho e do substrato de nidificação foram avaliados por Cromatografia Gasosa Acoplada à Espectrometria de Massas, as sensilas antenais foram fotografadas por Microscopia Eletrônica de Varredura, e o tipo de ocupação do solo foi calculado por análise de imagens do software SENTINEL 2. Nossos resultados demonstram que o perfil de hidrocarbonetos cuticulares quanto ao número de compostos e as cadeias carbônicas são maiores em vespas sociais, além disso, espécies sociais apresentaram uma sensila antenal exclusiva. Assim, a complexidade da composição cuticular e de sensilas estão relacionadas ao grau de sociabilidade das espécies e o nível de interação entre o ambiente e entre os próprios companheiros de ninho. Existe compartilhamento de compostos entre substrato de nidificação e as colônias de vespas sociais, assim, parte dos compostos químicos da assinatura colonial pode vir do próprio substrato de nidificação. Por fim os resultados mostram que a área percentual de construções urbanas no ambiente afeta a composição de hidrocarbonetos cuticulares de vespas sociais. Portanto, além do grau de sociabilidade das espécies ser agente que influencia diretamente no perfil de hidrocarbonetos, são necessários estudos químicos, físicos e biológicos para melhor compreensão das relações entre o ambiente e os organismos.

**PALAVRAS-CHAVE:** hidrocarbonetos cuticulares, fatores exógenos, vespas solitárias, vespas sociais.

## GENERAL ABSTRACT

Solitary and social wasps can occupy different habitats such as natural cavities, trees, shrubs and termite mounds, building their nests using plant material. In the case of social species, the organization of the society of these insects is based on a complex communication system and one of the signs is found in the insect's own cuticle, functioning as a specific chemical signature of its colony, population and species. Although the chemical composition of this cuticle is well exploited in social species, it is little studied in solitary species. Communication is coordinated by different structures in the body of the insect, especially the antennae, appendices responsible for sensory perception, in this structure are apparatuses for environmental perceptions, the sensilla, little explored in solitary and social wasps. Other factors that are still little discussed are the influence that nesting substrate and anthropic activities can exert on the composition of hydrocarbons from social wasp colonies. Thus, the objective of this study was to test the hypothesis that there are relationships between the chemical compounds of social and solitary wasps with their level of sociability, type and density of sensilla, nesting substrates and type of occupation of areas where the social wasps occur. The chemical compounds of the adult, nest material and nesting substrate were evaluated by Gas Chromatography Coupled to Mass Spectrometry, the antennal sensilla were photographed by Scanning Electron Microscopy, and the type of soil occupation was calculated by image analysis of the software SENTINEL 2. Our results demonstrate that the profile of cuticular hydrocarbons in the number of compounds and the carbonic chains are higher in social wasps, in addition, social species presented an exclusive antennal sensilla. Thus, the complexity of the cuticular composition and sensilla are related to the degree of sociability of the species and the level of interaction between the environment and among the nestmates themselves. There is sharing of compounds between nesting substrate and colonies of social wasps, so part of the chemical compounds of the colonial signature may come from the nesting substrate itself. Finally the results show that the percentage area of urban constructions in the environment affects the composition of cuticular hydrocarbons of social wasps. Therefore, besides the degree of sociability of the species being an agent that directly influences the hydrocarbon profile, chemical, physical and biological studies are necessary to better understand the relationships between the environment and organisms.

**KEYWORDS:** cuticular hydrocarbons, exogenous factors, solitary wasps, social wasps.

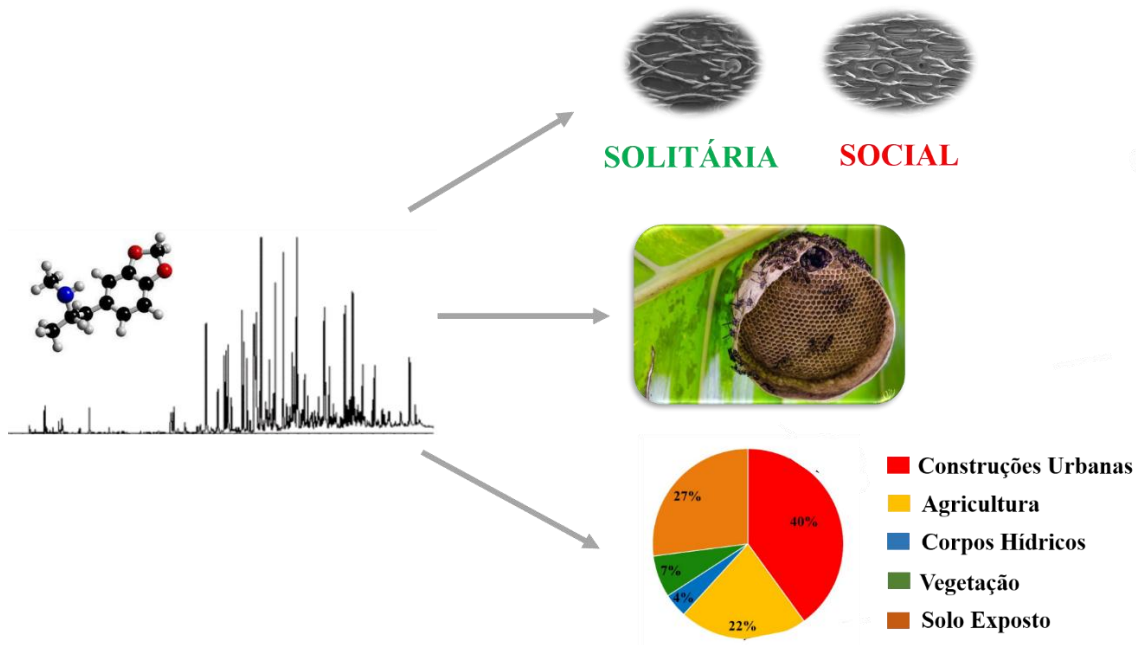
# CAPÍTULO 1: CONSIDERAÇÕES GERAIS

Observação: Este capítulo está de acordo com as Normas para Elaboração de Dissertação e Tese do Programa de Pós-Graduação em Recursos Naturais, disponível no endereço eletrônico: [http://www.uems.br/assets/uploads/cursos\\_pos/d193f01e3b6f054b6a7f8a7f1b6cca47/documetos\\_uteis/1\\_d193f01e3b6f054b6a7f8a7f1b6cca47\\_2016-01-05\\_12-54-10.pdf](http://www.uems.br/assets/uploads/cursos_pos/d193f01e3b6f054b6a7f8a7f1b6cca47/documetos_uteis/1_d193f01e3b6f054b6a7f8a7f1b6cca47_2016-01-05_12-54-10.pdf)

Se preferir abra a câmera de seu Smartphone e aproxime do seguinte *QR Code*, clique no ícone ∞ para ter acesso ao arquivo com as normas:



## GRAPHICAL ABSTRACT



Os insetos formam o grupo de maior sucesso entre os seres vivos, apresentando uma infinidade de formas de adaptação que permitiram que eles pudessem ocupar diferentes ambientes (SHEIKH et al., 2017). Estes organismos são modelos para estudos sobre a evolução das espécies, desenvolvimento de medicamentos (PEREZ-RIVEROL et al., 2017) e até mesmo para os avanços nas áreas de computação (ARENA et al., 2017) e robótica (SZCZECINSKI et al., 2017).

Dentre os insetos temos a Ordem Hymenoptera que representa um grupo diversificado com cerca de 120 mil espécies existentes distribuídas entre vespas, abelhas e formigas (VAN EMDEN, 2013). Nos Hymenoptera há espécies com hábitos fitófagos, predadores, sociais, solitários, parasitas e parasitóides e muitas são de interesse especial para a conservação, pois

25 realizam funções fundamentais nos ecossistemas terrestres como o controle de populações de  
26 insetos herbívoros, a polinização e ainda ciclagem de nutrientes, logo podem ser sensíveis aos  
27 efeitos de perturbações ambientais (LASALLE & GAULD, 1993; LOYOLA et al., 2006).

28

## 29 **1. AS VESPAS**

30 As vespas são insetos que possuem dois pares de asas membranosas, característica que  
31 dá nome à ordem (GULLAN & CRANSTON, 2007). Este grupo é dividido em duas subordens:  
32 Symphyta e Apocrita, a primeira apresenta apenas espécies solitárias tendo o abdome  
33 intimamente associado ao tórax, não havendo constrição; enquanto os Apocrita apresentam um  
34 abdome pedunculado, larvas cujo intestino posterior é fechado e suas espécies variam desde o  
35 comportamento solitário até altamente social (HUNT, 2007). Dentro de Apocrita destaca-se a  
36 família Vespidae, constituída atualmente por seis subfamílias: Euparagiinae, Masarinae,  
37 Eumeninae, Stenogastrinae, Polistinae e Vespinae. A maioria das espécies são solitárias  
38 (O'NEILL, 2001), sendo que, o comportamento eussocial está presente apenas em  
39 Stenogastrinae, Polistinae e Vespinae, destacando-se a subfamília Polistinae por sua  
40 distribuição cosmopolita e por ser a única subfamília de vespas eussociais que ocorre no Brasil  
41 (CARPENTER & MARQUES, 2001).

### 42 **1.1. VESPAS SOLITÁRIAS**

43 Dentre as vespas solitárias a subfamília Eumeninae é a maior e mais diversa, possuindo  
44 mais de 3.600 espécies descritas, distribuídas em mais de 200 gêneros e com ampla distribuição  
45 (CARPENTER & MARQUES, 2001). Estas espécies frequentemente capturam outros insetos  
46 ou aranhas que servirão de alimento para a prole em desenvolvimento, exercendo dessa forma,  
47 uma pressão de predação bastante significativa nos ecossistemas (KROMBEIN, 1967) já que  
48 atuam como reguladoras de populações (LASALLE & GAULD, 1993).

49 A maioria das espécies solitárias funda um ninho por vez, sem a presença de outros  
50 indivíduos (O'NEILL, 2001), com a construção de uma ou mais células dispostas em série  
51 linear e separadas com aprovisionamento da presa, postura do ovo(s) e fechamento das células  
52 e, geralmente morrem em seguida, sem entrar em contato com sua prole (KROMBEIN, 1967;  
53 ALVES-DOS-SANTOS, 2002).

54 As espécies solitárias descritas até o momento são divididas em: as que constroem seus  
55 ninhos escavando buracos no solo; as que fazem buracos na madeira, utilizando tocos, troncos,  
56 galhos ou ramos de árvores; e espécies que nidificam em cavidades preexistentes  
57 (KROMBEIN, 1967). Para as espécies que ocupam cavidades preexistentes, a disponibilidade  
58 de cavidades adequadas para nidificação é considerada um fator limitante (DANKS, 1971;

59 MORATO & MARTINS, 2006). A localização dos ninhos de vespas solitárias no ambiente é  
60 difícil pois, muitas vezes, elas apresentam populações esparsas, em decorrência, possivelmente,  
61 à disponibilidade de cavidades adequadas (DANKS, 1971; JAYASINGH & FREEMAN,  
62 1980).

63 Apesar de serem as mais representativas das espécies de vespas e terem funções  
64 ecológicas importantes dentro dos ecossistemas, a maioria dos estudos existentes versa sobre  
65 descrição e ocorrência (ASSIS & CAMILLO, 1997; MORATO & CAMPOS, 2000; LI &  
66 CARPENTER, 2019) e também sobre a biologia e comportamento de vespas solitárias  
67 (SCULLEN & WOLD, 1969; BUSCHINI & FAJARDO, 2010; PIRES et al., 2012;  
68 FATERYGA, 2013; AHMED et al., 2018).

## 69 **1.2. VESPAS SOCIAIS**

70 As vespas sociais são caracterizadas por formarem colônias constituídas de indivíduos  
71 da mesma espécie, os quais mantêm uma relação de coesão e benefício vivendo em estruturas  
72 denominadas de ninhos (MCGLYNN, 2012). Vespas sociais podem nidificar em folhas, caules  
73 ocos de árvores, cupinzeiros abandonados, ramos vegetais, frestas em rochas ou cavidades  
74 naturais no solo (CARPENTER & MARQUES, 2001), bem como estruturas artificiais  
75 (ALVARENGA et al., 2010).

76 A eussocialidade surgiu de maneira independente em vespas, abelhas e formigas, com  
77 origens múltiplas nos dois primeiros grupos (GULLAN & CRANSTON, 2007), contudo,  
78 existem diferentes hipóteses para explicar essa evolução que ainda hoje gera controvérsias entre  
79 os pesquisadores (HAMILTON, 1964 a,b; ALEXANDER, 1974; NOWAK et al., 2010;  
80 HERRE & WCISLO, 2011). As vespas sociais diferem-se das solitárias porque apresentam  
81 divisão reprodutiva de trabalho com um sistema de castas composto por uma casta reprodutiva  
82 (rainhas) outra estéril (operárias); cuidados cooperativos com a prole no qual os indivíduos  
83 inférteis colaboram no cuidados dos imaturos até a eclosão do adulto e sobreposição das  
84 gerações adultas contribuindo na manutenção e funcionamento da colônia (WILSON, 1971;  
85 MICHENER, 1974).

86 Todas as vespas sociais pertencem à família Vespidae cuja subfamílias são divididas de  
87 acordo com o nível de sociabilidade: Masarinae, Eumeninae e Euparigiinae que são  
88 consideradas pré-sociais; e Stenogastrinae, Vespinae e Polistinae, consideradas eussociais  
89 (CARPENTER, 1993). Recentemente foi afirmado que a eussocialidade pode ter surgido duas  
90 vezes em Vespidae, assim, os hábitos sociais de Stenogastrinae teriam evoluído  
91 independentemente dos de Polistinae e Vespinae, sendo desconsiderado Stenogastrinae como

92 um grupo filogenético intermediário entre um ancestral solitário e o ancestral eusocial de  
93 Polistinae e Vespinae (PIEKARSKI et al., 2018).

94 Encontrada no Novo Mundo, onde apresenta grande diversidade morfológica e  
95 comportamental, a subfamília Polistinae possui 26 gêneros, cerca 958 espécies descritas e maior  
96 concentração nos trópicos, com destaque para o Brasil (PICKETT & CARPENTER, 2010).

97 As espécies encontradas nesse grupo são classificadas como importantes para o controle  
98 biológico de pragas que possuem interesse comercial como, lagarta-do-cartucho, *Spodoptera*  
99 *frugiperda* (Smith, 1797) e o bicho-mineiro-do-cafeeiro, *Leucoptera coffeella* (Guérin-  
100 Mèneville & Perrottet, 1842) (PREZOTO & MACHADO, 1999; CARPENTER &  
101 MARQUES, 2001; ELISEI et al., 2010). Além deste aspecto, vespas sociais são importantes  
102 polinizadores (HEITHAUS, 1979; HUNT et al., 1991; HERMES & KÖHLER, 2006; SANTOS  
103 et al., 2006) e consideradas organismos “chave” para a compreensão da evolução do  
104 comportamento social em insetos (WILSON, 1971; REEVE, 1991).

105 Apesar de haver um número importante de estudos sobre a composição química  
106 cuticular de vespas sociais, ainda são poucos aqueles que investigaram estes compostos em  
107 espécies neotropicais.

108

## 109 **2. COMPOSTOS QUÍMICOS CUTICULARES**

110 Apresentando hábito de vida solitário ou social, um dos aspectos importantes para as  
111 vespas é a maneira como interagem com coespecíficos e o ambiente, que é baseado em um  
112 complexo sistema de comunicação essencialmente formado por quatro canais: visual, tátil  
113 (contato de partes do corpo), sonoro e químico e, destes, os sinais químicos são os mais  
114 utilizados (ABLE, 1991; BILLEN, 2006; TURILLAZZI, 2012; HUNT & RICHARD, 2013).

115 A comunicação química é utilizada pelos indivíduos para interagirem com o ambiente,  
116 indivíduos da própria espécie e demais organismos. A rapidez e eficiência da comunicação  
117 química é vantajosa frente às demais, porque é menos custosa (ZAHAVI, 2008; RICHARD &  
118 HUNT, 2013). Nos insetos sociais ela é mediada principalmente por compostos denominados  
119 de semioquímicos ou infoquímicos, os quais são divididos em aleloquímicos ou feromônios  
120 (VILELA & DELLA LUCIA, 2001).

121 Os aleloquímicos estão envolvidos na comunicação entre indivíduos de espécies  
122 diferentes e apresentam grande diversidade na sua composição química, função e origem  
123 biossintética (D'ETTORRE & MOORE, 2008), enquanto os feromônios são subdivididos em  
124 cairomônios e alomônios, os quais estão envolvidos na comunicação entre indivíduos da mesma  
125 espécie (ALI & MORGAN, 1990; RICHARD & HUNT, 2013). Estes feromônios provocam

126 respostas comportamentais imediatas (desencadeadores) ou mudanças fisiológicas mais lentas  
127 no organismo receptor (preparadores) (ALI & MORGAN, 1990; VILELA & DELLA LUCIA,  
128 2001). Além disso, os sinais químicos utilizados na comunicação podem ser constituídos por  
129 compostos voláteis e não voláteis (BILLEN & MORGAN, 1998). Os voláteis são leves e  
130 apresentam dispersão rápida como os feromônios de trilha ou alarme, já os não voláteis são  
131 comumente formados pelos lipídios encontrados na cutícula dos insetos, dentre eles: ésteres,  
132 álcoois, ácidos graxos e hidrocarbonetos, sendo os últimos, mais abundantes na cutícula e que  
133 têm recebido maior atenção desde a década de 80 devido à sua importância já comprovada para  
134 comunicação em insetos sociais (LOCKEY, 1988; BLOMQUIST et al., 2010). Quanto as  
135 classes de compostos importantes na comunicação, temos os alcanos lineares principais  
136 responsáveis pela impermeabilização (GIBBS, 1998; WAGNER et al., 2001; HEFETZ, 2007),  
137 os alcanos ramificados e alcenos citados como responsáveis pelo reconhecimento entre  
138 companheiros de ninho (HOWARD & BLOMQUIST, 2005; DANI, 2006; HEFETZ, 2007).

139 A composição química cuticular, formada principalmente por hidrocarbonetos é  
140 primordial para o reconhecimento parental e manutenção da vida em sociedade (HOWARD &  
141 BLOMQUIST, 2005; VAN ZWEDEN & D'ETTORRE, 2010). Apesar da importância em  
142 vespas sociais, poucos estudos exploraram estes compostos em vespas solitárias, como o de  
143 Syvertsen et al. (1995), Herzner et al. (2007) e Kroiss et al. (2006, 2008) que avaliaram como  
144 estes compostos são importantes para que os indivíduos possam distinguir coespecíficos e  
145 inimigos naturais.

146 Os hidrocarbonetos cuticulares (HCs) são produzidos por células denominadas enócitos,  
147 localizadas nos corpos gordurosos de insetos adultos (MARTIN & RAMALHO-ORTIGAO,  
148 2012). Estes compostos são espalhados pela cutícula e repassados para os coespecíficos por  
149 meio da limpeza mútua, assim a identidade química é atualizada em resposta a mudanças  
150 exógenas e endógenas (RICHARD & HUNT, 2013). Os HCs apresentam peso molecular  
151 relativamente alto e atuam como feromônios de contato porque são percebidos por um inseto a  
152 pequena distância ou ainda por contato direto (LORENZI et al., 1996). Estes compostos têm  
153 como principal função evitar dessecação (LOCKEY, 1988; BLOMQUIST & BAGNÈRES,  
154 2010) e impedir a entrada de toxinas e patógenos no corpo dos insetos (GIBBS &  
155 RAJPUROHIT, 2010). Contudo, desde a década de 80 estudos têm demonstrado um papel  
156 secundário como mediadores na comunicação química intraespecífica (BLOMQUIST, 2010).

157 Os estudos que versam sobre perfis químicos de vespas solitárias analisaram diferenças  
158 entre machos e fêmeas (HOWARD, 1992; SYVERTSEN et al., 1995) seus hospedeiros  
159 (STROHM et al., 2008; WURDACK et al., 2017) e a composição química do material do ninho

160 (KROISS et al., 2008). Já em vespas sociais estudos com HCs são mais abundantes e foram  
161 descritas sua importância para a diferenciação de populações (DAPPORTO et al., 2004;  
162 BONELLI et al., 2015), colônias (LAYTON et al., 1994; TANNURE-NASCIMENTO et al.,  
163 2007; TOKORO & MAKINO, 2011), sexo (COTONESCHI et al., 2009), *status* reprodutivo  
164 (BONAVITA-COUGOURDAN et al., 1991; SLEDGE et al., 2001; SOARES et al., 2014;  
165 TORRES et al., 2014), castas (TOKORO & MAKINO, 2011), fertilidade (IZZO et al., 2010) e  
166 idade de fêmeas (PANEK et al., 2001; NEVES et al., 2012).

## 167 **2.1. SENSILAS DAS ANTENAS**

168 A comunicação química ocorre por meio de apêndices sensoriais tanto em vespas  
169 solitárias quanto sociais, dentre eles se destacam as antenas, as quais possuem uma alta  
170 concentração de sensilas (ZACHARUK, 1985), responsáveis por perceber aleloquímicos,  
171 feromônios, vapor d'água, dióxido de carbono e vibrações (RENTHAL et al., 2003).  
172 Localizadas também em outras partes do corpo da vespa, as sensilas possuem função de  
173 proteger e encapsular os dendritos dos neurônios sensitivos, que são responsáveis pela  
174 transmissão da informação para áreas de processamento olfativo do sistema nervoso  
175 (ZACHARUK, 1980). São estruturas importantes para percepção química, térmica e mecânica  
176 do ambiente, além do reconhecimento de espécies hospedeiras e comunicação química intra e  
177 interespecífica (MUSTAPARTA, 1973; GODFRAY, 1994; VET et al., 1995; ISIDORO et al.,  
178 1998; LOPES et al., 2002; ONAGBOLA et al., 2008; YAN et al., 2010).

179 As sensilas são classificadas de acordo com a especificidade na percepção dos estímulos  
180 físicos e químicos, também pelo formato, inserção e número de poros (SCHNEIDER &  
181 STEINBRECHT, 1968). Quanto a sua morfologia são classificadas em: tricóide, basicônica,  
182 placóide, campaniforme, celocônicas e ampuláceas (NATION, 2002) e apresentam funções  
183 mecanorreceptoras, quimiorreceptoras, higrorreceptoras e termorreceptoras (CHAPMAN,  
184 1998). Estudos relatam que as sensilas presentes nas antenas podem variar em número e tipo  
185 de acordo com a necessidade e comportamento do inseto, local, sexo, casta, ambiente e hábitos  
186 alimentares (CHAPMAN, 1982; ZACHARUK, 1985; CHEN et al., 2003; FAUCHEUX et al.,  
187 2006). Contudo, devido a raridade de estudos novas pesquisas são necessárias para a  
188 compreensão do papel e função das sensilas antenais nesses insetos.

189 Embora seja reconhecida a importância das sensilas no processo de captação de sinais  
190 químicos durante as interações, são raros os estudos que tenham investigado qualquer aspecto  
191 das sensilas de vespas solitárias ou sociais.

192

## 193 **3. VESPAS SOCIAIS E A ANTROPIZAÇÃO**



194 Os habitats de nidificação das vespas sociais variam desde ambientes preservados;  
195 espécies que toleram ambientes antropizados; até espécies que têm preferência por nidificar em  
196 construções humanas (SANTOS et al., 2007; SOUZA et al., 2010; SOUZA et al., 2012).  
197 Existem relatos de alguns gêneros de vespas sociais como *Mischocyttarus*, *Polistes*,  
198 *Protopolybia* e *Polybia* (LIMA et al., 2000; ALVARENGA et al., 2010; MICHELUTTI et al.,  
199 2013; CASTRO et al., 2014) que habitam com sucesso ambientes antropizados.

200 A presença de construções humanas fornece ambientes sombreados protegidos de  
201 chuva, vento e predadores (MACIEL et al., 2018) propícios para construção dos ninhos. Já  
202 quanto ao hábito alimentar, são generalistas e aproveitam o recurso disponível no momento por  
203 isso também são observadas frequentemente em restos de alimentos humanos (MACIEL et al.,  
204 2018).

205 Alguns pesquisadores descreveram a diversidade de vespídeos sociais em regiões  
206 antropizadas, relatando sua ocorrência, mesmo em ambientes bastante modificados por  
207 atividade humana (LIMA et al., 2000; ALVARENGA et al., 2010). Na região tropical, muitas  
208 espécies são facultativamente sinantrópicas, com abundante ocorrência em ambientes florestais  
209 e urbanos (FOWLER, 1983; CURTIS & STAMP, 2006; OLIVEIRA et al., 2010), porém, essas  
210 colônias estão expostas diretamente aos efeitos da interferência humana no habitat (CURTIS &  
211 STAMP, 2006). O processo de antropização faz com que vários aspectos sejam afetados nestes  
212 insetos, por exemplo áreas de forrageamento formadas principalmente por gramíneas oferecem  
213 menos recursos quando comparado à ambientes com vegetação original (GOULD & JEANNE,  
214 1984).

215 Apesar de existirem estudos com espécies de vespas sociais de ambientes antropizados,  
216 a influência das características deste ambiente sobre os hidrocarbonetos cuticulares ainda não  
217 foi explorada.

218 Além do capítulo que aqui se finaliza, esta tese foi dividida em três capítulos  
219 estruturados em formato de artigos. No **Capítulo 2** analisamos os hidrocarbonetos cuticulares  
220 de vespas solitárias e sociais e as estruturas responsáveis por detectar esses “sinais químicos”  
221 as sensilas presentes nas antenas, assim avaliamos se há uma relação entre os compostos  
222 químicos cuticulares com os tipos/densidade das sensilas de vespas com diferentes hábitos de  
223 vida. No **Capítulo 3** analisamos a relação entre a composição química de ninhos de vespas  
224 sociais com os membros das colônias e também com seus substratos de nidificação. Por fim,  
225 no **Capítulo 4** analisamos a influência do uso e ocupação do solo sobre a composição de  
226 hidrocarbonetos cuticulares de três espécies de vespas sociais. Todas as análises dos compostos  
227 químicos foram realizadas por Cromatografia Gasosa Acoplada à Espectrometria de Massas

228 (CG-EM) e as análises das sensilas foram realizadas por Microscopia Eletrônica de Varredura  
229 (MEV).

230

## 231 **OBJETIVO GERAL**

232 A existência de relações entre os compostos químicos cuticulares de vespas sociais e  
233 solitárias com o seu nível de sociabilidade, tipo e densidade de sensilas, substratos de  
234 nidificação e tipo de ocupação das áreas, onde as vespas sociais ocorrem.

### 235 **Objetivos Específicos: testar as seguintes hipóteses**

- 236 1. O perfil de hidrocarbonetos cuticulares, bem como a morfologia e a densidade das  
237 sensilas antenais entre as espécies de vespas estão relacionadas com o hábito de vida  
238 solitário ou social.
- 239 2. Há uma relação entre os compostos cuticulares de colônias e ninhos de vespas sociais  
240 com seus substratos de nidificação.
- 241 3. Há relação entre os compostos cuticulares de vespas sociais com o nível de atividade  
242 antrópica dos locais de nidificação de suas colônias.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABLE, K. P. Common themes and variation in animal orientation systems. **American Zoology**, v. 31, p. 157-167, 1991.
- AHMED, K. N.; ROY, C. K.; MUNSHI, J. L.; ZENAT, E. A.; GHOSE, S. K. Host acceptance and oviposition behaviour of solitary wasp, *Anisopteromalus calandrae* (Howard) (Hymenoptera: Pteromalidae), A parasitoid of stored grain pests. **Bangladesh Journal of Zoology**, v. 46, n. 2, p. 205-216, 2018.
- ALEXANDER, R. D. The evolution of social behaviour. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 5, p. 325-383, 1974.
- ALI, M. F.; MORGAN, D. Chemical communication in insect communities: a guide to insect pheromones with special emphasis on social insects. **Biological Reviews**, v. 65, p. 227-247, 1990.
- ALVARENGA, R. B.; CASTRO, M. M.; SANTOS-PREZOTO, H. H.; PREZOTO, F. Nesting of social wasps (Hymenoptera, Vespidae) in urban gardens in Southeastern Brazil. **Sociobiology**, v. 55, n. 2, p. 445-452, 2010.
- ALVES-DOS-SANTOS, I. A. A vida de uma abelha solitária. **Revista Ciência Hoje**, Rio de Janeiro, v. 179, n. 1, p. 60-62, 2002.
- ARENA, E.; ARENA, P.; STRAUSS, R.; PATANÉ, L. Motor-skill learning in an insect inspired neuro-computational control system. **Frontiers in Neurorobotics**, v. 11, p. 12, 2017.
- ASSIS, J. M. F.; CAMILLO, E. Diversidade, sazonalidade e aspectos biológicos de vespas solitárias (Hymenoptera: Sphecidae: Vespidae) em ninhos-armadilhas na região de Ituiutaba. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Londrina, v. 26, n. 2, p. 335-347, 1997.
- BILLEN, J. Signal variety and communication in social insects. **Proceedings of the Section Experimental and Applied Entomology**, v. 17, p. 9-25, 2006.
- BILLEN, J.; MORGAN, E. D. Pheromone communication in social insects - sources and secretions. In: VANDER MEER, R. K.; BREED, M. D; WINSTON, M. L.; ESPELIE, K. E. **Pheromone Communication in Social Insects: Ants, Wasps, Bees, and Termites**. Boulder, Oxford: Westview Press, 1998. p. 3-33.
- BLOMQUIST, G. J. Structure and analysis of insect hydrocarbons. BLOMQUIST, G. J.; BAGNÈRES, A. G. **Insect Hydrocarbons: Biology, Biochemistry and Chemical Ecology**. New York: Cambridge U. P., 2010. p. 19-34.
- BLOMQUIST, G. J.; BAGNÈRES, A. G. Introduction: history and overview of insect hydrocarbons. In: BLOMQUIST, G. J. and BAGNÈRES, A. G. **Insect Hydrocarbons: Biology, Biochemistry and Chemical Ecology**. New York: Cambridge University Press, 2010. p. 3-18.
- BONAVITA-COUGOURDAN, A.; THERAULAZ, G.; BAGNÈRES, A. G.; ROUX, M.; PRATTE, M.; PROVOST, E.; CLÉMENT J. L. Cuticular hydrocarbons, social organization and ovarian development in a Polistine wasp: *Polistes dominulus* Christ. **Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry**, v. 100, n. 4, p. 667-680, 1991.
- BONELLI, M.; LORENZI, M. C.; CHRISTIDÈS, J. P.; DUPONT, S.; BAGNÈRES, A. G. Population diversity in cuticular hydrocarbons and mtDNA in a mountain social wasp. **Journal of Chemical Ecology**, v. 41, n. 1, p. 22-31, 2015.

- BUSCHINI, M. L. T.; FAJARDO, S. Biology of the solitary wasp *Trypoxylon (Trypargilum) agamemnon* Richards 1934 (Hymenoptera: Crabronidae) in trap-nests. **Acta Zoologica**, v. 91, n. 4, p. 426-432, 2010.
- CARPENTER, J. M. Biogeographic patterns in the Vespidae (Hymenoptera): two views of Africa and South America. In: **Biological Relationships Between Africa and South America Proceedings of the 37th Annual Systematics Symposium, Held at Missouri Botanical Gardens, 4-6 October 1990**. Yale University Press, 1993. p. 139-155.
- CARPENTER, J. M.; MARQUES, O. M. **Contribuição ao estudo dos vespídeos do Brasil (Insecta; Hymenoptera; Vespoidea, Vespidae)**. Cruz das Almas, Universidade Federal da Bahia, Departamento de Fitotecnia, v. 3, 2001. 147 p.
- CASTRO, M. M. D.; AVELAR, D. L.; SOUZA, A. R. D.; PREZOTO, F. Nesting substrata, colony success and productivity of the wasp *Mischocyttarus cassununga*. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 58, n. 2, p. 168-172, 2014.
- CHAPMAN, R. F. Chemoreception: The significance of receptor numbers. **Advances in Insect Physiology**, v.16, p. 247-333, 1982.
- CHAPMAN R. F. **The Insects-structure e function**. Cambridge University press. 4. ed. 1998. 770 p.
- CHEN, H. H.; ZHAO, Y. X.; KANG, L. Antennal sensilla of grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) in relation to food preferences and habits. **Journal of Biosciences**, v. 28, p. 743-752, 2003.
- COTONESCHI, C.; DANI, F. R.; CERVO, R.; SCALA, C.; STRASSMANN, J. E.; QUELLER, D. C.; TURILLAZZI, S. *Polistes dominulus* (Hymenoptera. Vespidae) larvae show different cuticular patterns according to their sex: workers seem not use this chemical information. **Chemical Senses**, v. 34, p. 195-202, 2009.
- CURTIS, T. R.; STAMP, N. E. Effects of human presence on two social wasp species. **Ecological Entomology**, v. 31, n. 1, p. 13-19, 2006.
- DANI, F. R. Cuticular lipids as semiochemicals in paper wasps and other social insects. **Annales Zoologie Fennici**, v. 43, n. (5-6), p. 500-514, 2006.
- DANKS, J. V. Biology of some stem-nesting aculeate Hymenoptera. **Transactions of the Royal Entomological Society of London**, v. 122, n. 11, p. 323-395, 1971.
- DAPPORTO, L.; PALAGI, E.; TURILLAZZI, S. Cuticular Hydrocarbons of *Polistes dominulus* as a Biogeographic Tool: A Study of Populations from the Tuscan Archipelago and Surrounding Areas. **Journal of Chemical Ecology**, v. 30, n. 11, p. 2139–2151, 2004.
- D'ETTORRE, P.; MOORE, A. J. Chemical communication and the coordination of social interactions in insects. In: D'ETTORRE, P.; HUGHES D. P. **Sociobiology of communication: an interdisciplinary perspective**. New York: Oxford U. P., 2008. p. 81-96.
- ELISEI, T.; VAZ, J.; JUNIOR, C. R.; JUNIOR, A. J. F.; PREZOTO, F. Uso da vespa social *Polistes versicolor* no controle de desfolhadores de eucalipto. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 45, n. 9, p. 958-964, 2010.
- FATERYGA, A. V. The nest structure in four species of solitary wasps of the subfamily Eumeninae (Hymenoptera, Vespidae). **Entomological review**, v. 93, n. 3, p. 281-292, 2013.
- FAUCHEUX, M. J.; KRISTENSEN, N. P.; YEN, S. H. The antennae of neopseustid moths: Morphology and phylogenetic implications, with special reference to the sensilla (Insecta, Lepidoptera, Neopseustidae). **Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology**, v. 245, n. 2, p. 131-142, 2006.

- FOWLER, H. G. Human effects on nest survivorship of urban synanthropic wasps. **Urban Ecology**, v. 7, n. 2, p. 137-143, 1983.
- GIBBS, A. G. Water-proofing properties of cuticular lipids. **American Zoologist**, v. 38, p. 471-482, 1998.
- GIBBS, A. G.; RAJPUROHIT, S. Water-proofing properties of cuticular lipids. In: **Insect Lipids; Biology, Biochemistry and Chemical Biology**. Cambridge, UK: Cambridge Publisher, 2010. p. 100- 120.
- GODFRAY, H. C. J. **Parasitoids: Behavioral and Evolutionary ecology**. New Jersey: Princeton University Press, 1994. 437 p.
- GOULD, W. P.; JEANNE, R. L. *Polistes* wasps (Hymenoptera: Vespidae) as control agents for lepidopterous cabbage pests. **Environmental Entomology**, v. 13, n. 1, p. 150-156, 1984.
- GULLAN, P. J.; CRANSTON, P. S. **Os insetos: um resumo de entomologia**. 4<sup>a</sup> ed. São Paulo-SP: Roca Ltda, 2007, 440 p.
- HAMILTON, W. D. The genetical evolution of social behavior I. **Journal of Theoretical Biology**, v. 7, p. 1-16, 1964a.
- HAMILTON, W. D. The genetical evolution of social behavior II. **Journal of Theoretical Biology**, v. 7, p. 17-52, 1964b.
- HEFETZ, A. The evolution of hydrocarbon pheromone parsimony in ants (Hymenoptera: Formicidae) – interplay of colony odor uniformity and odor idiosyncrasy. A review. **Myrmecological News**, v. 10, p. 59-68, 2007.
- HEITHAUS, E. R. Flower-feeding specialization in wild bee and wasp communities in seasonal Neotropical habitats. **Oecologia**, v. 42, p. 179-194, 1979.
- HERMES, M. G.; KÖHLER, A. The flower-visiting wasps (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) in two areas of Rio Grande do Sul State, southern Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 50, p. 268-274, 2006.
- HERRE, E. A.; WCISLO, W. T. In defence of inclusive fitness theory. **Nature**, v. 471, n. 7339, p. E8, 2011.
- HERZNER, G.; GOETTLER, W. KROISS, J.; PUREA, A.; WEBB, A. G.; JAKOB, P. M.; ROSSLER, W.; STROHM, E. Males of a solitary wasp possess a postpharyngeal gland. **Arthropod Structure & Development**, v. 36, n. 2, p. 123-133, 2007.
- HOWARD, R. W. Comparative analysis of cuticular hydrocarbons from the ectoparasitoids *Cephalonomia waterstoni* and *Laelius utilis* (Hymenoptera: Bethyridae) and their respective hosts, *Cryptolestes ferrugineus* (Coleoptera: Cucujidae) and *Trogoderma variabile* (Coleoptera: Dermestidae). **Annual Entomological Society of America**, v. 85, p. 317-325, 1992.
- HOWARD R.W.; BLOMQUIST G. J. Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. **Annual Review of Entomology**, v. 50, p. 371-393, 2005.
- HUNT, J. H. **The Evolution of Social Wasps**. New York: Oxford University Press, 2007, 259 p.
- HUNT, J. H.; BROWN, P. A.; SAGO K. M.; KERKER, J. A. Vespidae Wasps eat pollen (Hymenoptera: Vespidae). **Journal of Kansas Entomological Society**, v. 64, p. 127-130, 1991.
- HUNT, J. H.; RICHARD, F. J. Intracolony vibroacoustic communication in social insects. **Insectes Sociaux**, v. 60, p. 403–417, 2013.

- ISIDORO, N.; BARTLET, E.; ZIESMANN, J.; WILLIAMS, I. H. Antennal contact chemosensilla in *Psylliodes chyscephala* responding to cruciferous allelochemicals. **Physiological Entomology**, v. 23, p. 131-138, 1998.
- IZZO, A.; WELLS, M.; HUANG, Z.; TIBBETTS, E. Cuticular hydrocarbons correlate with fertility, not dominance, in a paper wasp, *Polistes dominulus*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 64, n. 5, p. 857-864, 2010.
- JAYASINGH, D. B.; FREEMAN, B. E. The comparative populations dynamics of eight solitary bees and wasps (Aculeata: Apocrita: Hymenoptera) trap-nested in Jamaica. **Biotropica**, v. 12, p. 214-219, 1980.
- KROISS, J.; SCHMITT, T.; SCHREIER, P.; STROHM, E.; HERZNER, G. A selfish function of a “social” gland? A postpharyngeal gland functions as a sex pheromone reservoir in males of the solitary wasp *Philanthus triangulum*. **Journal of Chemical Ecology**, v. 32, n. 12, p. 2763-2776, 2006.
- KROISS, J.; BORDON, S.; STROHM, E. Hydrocarbons in the nest material of a solitary digger wasp represent a kairomone for a specialized cuckoo wasp. **Animal Behaviour**, v. 76, n. 5, p. 1555-1563, 2008.
- KROMBEIN, K. V. **Trap-nesting wasps and bees: Life histories, nests and associates**. Washington-DC: Smithsonian Press, 1967, 569 p.
- LASALLE, J.; GAULD, I. D. Hymenoptera: Their diversity, and their impact on the diversity of other organism. **Hymenoptera and Biodiversity**, p. 1-26, 1993.
- LAYTON, J. M.; CAMANN, M. A.; ESPELIE, K. E. Cuticular lipids profiles of queens, workers and males of social wasp *Polistes metricus* say are colony-specific. **Journal of Chemical Ecology**, v. 20, n. 9, p. 2307-2321, 1994.
- LI, T.; CARPENTER, J. M. Descriptions of eight new species of the genus *Parancistrocerus* Bequaert (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae), with a key to the Oriental species. **Zootaxa**, v. 4551, n. 3, p. 251-274, 2019.
- LIMA, M. A. P.; LIMA, J. R.; PREZOTO, F. Levantamento dos gêneros de vespas sociais (Hymenoptera, Vespidae), flutuação das colônias e hábitos de nidificação no campus da UFJF, Juiz de Fora, MG. **Revista Brasileira de Zoociências**, v. 2, n. 1, p. 69-80, 2000.
- LOCKEY, K. H. Lipids of the insect cuticle: origin, composition and function. **Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry**, v.89, n. 4, p. 595-645, 1988.
- LOPES, O.; BARATA, E. N.; MUSTAPARTA, H.; ARAÚJO, O. J. Fine structure of antennal sensilla basiconica and their detection of plant volatiles in the eucalyptus woodborer *Phoracantha semipunctata* Fabricius (Coleoptera: Cerambycidae). **Arthropod Structure & Development**, v. 31, p. 1-13, 2002.
- LORENZI, M.; BAGNÈRES, A. G.; CLÉMENT, J. L. The role of cuticular hydrocarbons in social insects: is it the same in paper-wasps? In: TURILLAZZI, S., WESTEBERHARD, M. J. **Natural history and evolution of paper-wasps**. New York: Oxford U. P, 1996. p.178-188.
- LOYOLA, R. D.; BRITO, S. L.; FERREIRA, R. L. Ecosystem disturbances and diversity increase: implications for invertebrate conservation. **Biodiversity and Conservation**, v. 15, n.1, p. 25-42, 2006.
- MACIEL, T. T.; BARBOSA, B. C.; PREZOTO, F. Urbanização e os insetos sociais. In: ANDRIOLO, A.; PREZOTO, F.; BARBOSA, B. C. (Org.). **Impactos Antrópicos:**

- Biodiversidade Aquática & Terrestre**. 1ª ed. Juiz de Fora: Real Consultoria em Negócios Ltda, 2018, p. 6-17.
- MARTIN, G. F.; RAMALHO-ORTIGAO, J. M. Oenocitos in insects. **Invertebrates survival Journal**, v. 9, p. 139-152, 2012.
- MCGLYNN, P. T. The ecology of nest movement in social insects. **Annual Review of Entomology**, v. 57, p. 291-308, 2012.
- MICHELUTTI, K. B.; MONTAGNA, T. S.; ANTONIALLI-JR, W. F. Effect of habitat disturbance on colony productivity of the social wasp *Mischocyttarus consimilis* Zikán (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology**, v. 60, n. 1, p. 96-100, 2013.
- MICHENER, C. D. **The Social Behavior of the Bees**. Harvard University Press, Massachusetts, 1974.
- MORATO, E. F.; CAMPOS, L. A. O. Efeitos da fragmentação florestal sobre vespas e abelhas solitárias em uma área da Amazônia Central. **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, v. 17, n. 2, p. 429-444, 2000.
- MORATO, E. F.; MARTINS, R. P. An overview of proximate factors affecting the nesting behavior of solitary wasps and bees (Hymenoptera: Aculeata) in preexisting cavities in wood. **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 35, n. 3, p. 285-298, 2006.
- MUSTAPARTA, H. Olfactory sensilla on the antennae of the pine weevil, *Hylobius abietis*. **Cell and Tissue Research**, v. 144, p. 559-571, 1973.
- NATION, J. L. **Insect physiology and biochemistry**. Boca Raton, FL, USA: CRC Press, 2002. 485 p.
- NEVES, E. F.; ANDRADE, L. H. C.; SÚAREZ, Y. R.; LIMA, S. M.; ANTONIALLI-JUNIOR, W. F. Age-related changes in the surface pheromones of the wasp *Mischocyttarus consimilis* (Hymenoptera: Vespidae). **Genetics and Molecular Research**, v. 11, n. 3, p. 1891-1898, 2012.
- NOWAK, M. A.; TARNITA, C. E.; WILSON, E. O. The evolution of eusociality. **Nature**, v. 466, n. 7310, p. 1057, 2010.
- O'NEILL, K. M. Solitary wasps: Behavior and natural history. **Comstock Publishing Associates**, New York, 2001. 406 p.
- OLIVEIRA, S. A. D.; CASTRO, M. M. D.; PREZOTO, F. Foundation pattern, productivity and colony success of the paper wasp, *Polistes versicolor*. **Journal of Insect Science**, v. 10, n. 1, 2010.
- ONAGBOLA, E. O.; MEYER, W. L.; BOINA, D. R.; STELINSKI, L. L. Morphological characterization of the antennal sensilla of the Asian citrus psyllid, *Diaphorina citri* Kuwayama (Hemiptera: Psyllidae), with reference to their probable functions. **Micron**, v. 39, p. 1184-1191, 2008.
- PANEK L. M.; GAMBOA G. J.; ESPELIE K. E. The effect of a wasp's age on its cuticular hydrocarbon profile and its tolerance by nestmate and non-nestmate conspecifics (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera: Vespidae). **Ethology**, v. 107, n. 1, p. 55-63, 2001.
- PEREZ-RIVEROL, A.; DOS SANTOS-PINTO, J. R. A.; LASA, A. M.; PALMA, M. S.; BROCHETTO-BRAGA, M. R. Wasp venom: Unravelling the toxins arsenal of *Polybia paulista* venom and its potential pharmaceutical applications. **Journal of Proteomics**, v. 161, p. 88-103, 2017.

- PICKETT, K. M.; CARPENTER, J. M. Simultaneous analysis and the origin of eusociality in the Vespidae (Insecta: Hymenoptera). **Arthropod Systematics & Phylogeny**, v. 68, p. 3–33, 2010.
- PIEKARSKI, P. K.; CARPENTER, J. M.; LEMMON, A. R.; MORIARTY LEMMON, E.; SHARANOWSKI, B. J.; CRANDALL, K. (2018). Phylogenomic evidence overturns current conceptions of social evolution in wasps (Vespidae). **Molecular Biology and Evolution**, v. 35, n. 9, p. 2097–2109, 2018.
- PIRES, E. P.; POMPEU, D. C.; SOUZA-SILVA, M. Nidificação de vespas e abelhas solitárias (Hymenoptera: Aculeata) na reserva biológica Boqueirão, Ingaí, Minas Gerais. **Bioscience Journal**, v. 28, n. 2, 2012.
- PREZOTO, F.; MACHADO, V. L. L. Ação de *Polistes* (Aphanilopterus) *simillimus* Zikán (Hymenoptera, Vespidae) no controle de *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera, Noctuidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 16, p. 841-851, 1999.
- REEVE, H. K. *Polistes*. In: ROSS, K. G., MATTHEWS, R. W. **The social biology of wasps**. Cornell University Press, 1991. p. 99-148.
- RENTHAL, R.; VELASQUEZ, D.; OLMOS, D.; HAMPTON, J.; WERGIN, W. P. Structure and distribution of antennal sensilla of the red imported fire ant. **Micron**, v. 34, p. 405-413, 2003.
- RICHARD, F. J.; HUNT, J. H. Intracolony chemical communication in social insects. **Insects Sociaux**, v. 60, p. 275-291, 2013.
- SANTOS, G. M. M.; AGUIAR, C. M. L.; GOBBI, N. Characterization of the wasps guild (Hymenoptera, Vespidae) visiting flowers in the caatinga (Itatim, Bahia, Brazil). **Sociobiology**, v. 47, n. 2, 2006.
- SANTOS, G. M. M.; FILHO, C. C. B.; RESENDE, J. J.; CRUZ, J. D.; MARQUES, O. M. Diversity and community structures of social wasps (Hymenoptera: Vespidae) in three ecosystems in Itaparica Island, Bahia State, Brazil. **Neotropical Entomology**, v. 36, n. 2, p. 180-185, 2007.
- SCHNEIDER, D.; STEINBRECHT, R. A. Checklist of insect olfactory sensilla. **Symposium of the Zoological Society of London**, v. 23, p. 279–297, 1968.
- SCULLEN, H. A.; WOLD, J. L. Biology of wasps of the tribe Cercerini, with a list of the Coleoptera used as prey. **Annals of the Entomological Society of America**, v.62, n. 1, p. 209-214, 1969.
- SHEIKH, A. A.; REHMAN, N. Z.; KUMAR, R. Diverse adaptations in insects: a review. **Journal of Entomology and Zoology Studies**, v. 5, n. 2, 343-350, 2017.
- SLEDGE, M. F.; BOSCARO, F.; TURILLAZZI, S. Cuticular hydrocarbons and reproductive status in the social wasp *Polistes dominulus*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 49, n. 5, p. 401-409, 2001.
- SOARES, E. R. P.; TORRES, V. O.; ANTONIALLI-JUNIOR, W. F. Reproductive status of females in the eusocial wasp *Polistes ferreri* Saussure (Hymenoptera: Vespidae). **Neotropical entomology**, v. 43, n. 6, p. 500-508, 2014.
- SOUZA, M. M.; LOUZADA, J.; SERRÃO, J. E.; ZANUNCIO, J. C. Social wasps (Hymenoptera: Vespidae) as indicators of conservation degree of riparian forests in Southeast Brazil. **Sociobiology**, v. 56, n. 2, p. 387, 2010.



- SOUZA, M. M.; PIRES, E. P., FERREIRA, M., LADEIRA T. E.; PEREIRA, M.; ELPINO-CAMPOS, A.; ZANUNCIO, J. C. Biodiversidade de vespas sociais (Hymenoptera: Vespidae) do Parque Estadual do Rio Doce, Minas Gerais, Brasil. **MG-Biota**, v. 5, n. 1, p. 4-19, 2012.
- STROHM, E.; KROISS, J.; HERZNER, G.; LAURIEN-KEHNEN, C.; BOLAND, W.; SCHREIER, P.; SCHMITT, T. A cuckoo in wolves' clothing? Chemical mimicry in a specialized cuckoo wasp of the European beewolf (Hymenoptera, Chrysididae and Crabronidae). **Frontiers in zoology**, v. 5, n. 2, 2008.
- SYVERTSEN, T. C.; JACKSON, L. L.; BLOMQUIST, G. J.; VINSON, S. B. Alkadienes mediating courtship in the parasitoid *Cardiochiles nigriceps* (Hymenoptera: Braconidae). **Journal of Chemical Ecology**, v. 21, n. 12, p. 1971-1989, 1995.
- SZCZECINSKI, N. S.; GETSY, A. P.; MARTIN, J. P.; RITZMANN, R. E.; QUINN, R. D. Mantisbot is a robotic model of visually guided motion in the praying mantis. **Arthropod Structure & Development**, v. 46, n. 5, p. 736-751, 2017.
- TANNURE-NASCIMENTO, I. C.; NASCIMENTO, F. S.; TURATTI, I. C.; LOPES, N. P.; TRIGO, J. R.; ZUCCHI, R. Colony membership is reflected by variations in cuticular hydrocarbon profile in a Neotropical paper wasp, *Polistes satan* (Hymenoptera, Vespidae). **Genetics and Molecular Research**, v. 6, n. 2, p. 390-396, 2007.
- TOKORO, M.; MAKINO, S. I. Colony and caste specific cuticular hydrocarbon profiles in the common japanese hornet, *Vespa analis* (Hymenoptera, Vespidae). **Japan Agricultural Research Quarterly: JARQ**, v. 45, n. 3, p. 277-283, 2011.
- TORRES, V. O.; SGUARIZI-ANTONIO, D.; LIMA, S. M.; ANDRADE, L. H. C.; ANTONIALLI-JUNIOR, W. F. Reproductive status of the social wasp *Polistes versicolor* (Hymenoptera: Vespidae). **Sociobiology**, v. 61, n. 2, p. 218-224, 2014.
- TURILLAZZI, S. **The biology of hover wasps**. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 2012. 272 p.
- VAN EMDEN, H. F. Subclass Pterygota, division Endopterygota, order Hymenoptera (Sawflies, Ants, Bees and Wasps) 120,000 described species. In: VAN EMDEN, H. F. **Handbook of Agricultural Entomology**. Hoboken-NJ: Wiley-Blackwell, 2013. p. 193-220.
- VAN ZWEDEN, J.; D'ETTORRE, P. Nestmate recognition in social insects and the role of hydrocarbons. In: BLOMQUIST, G. J.; BAGNÈRES, A. G. **Insect Hydrocarbons: Biology, Biochemistry and Chemical Ecology**. Cambridge, Cambridge University Press, 2010. p. 222-243.
- VET, L. E. M.; LEWIS, W. J.; CARDÉ, R. T. Parasitoid foraging and learning. In: CARDÉ, R. T.; BELL, W. J. **Chemical Ecology of Insects**, v. 2. New York: Chapman & Hall, 1995. p. 65-101.
- VILELA, E. F.; DELLA LUCIA, T. M. C. **Feromônios de insetos: Biologia, química e emprego no manejo de pragas**. 2. ed. Ribeirão Preto-SP: Holos Editora, 2001. 206 p.
- WAGNER, D., TISSOT, M., GORDON, D. Task-related environment alters the cuticular hydrocarbon composition of harvester ants. **Journal of Chemical Ecology**, v. 27, p. 1805-1819, 2001.
- WILSON, E. O. **The insect societies**. Harvard: Harvard University, 1971. 584 p.
- WURDACK, M.; POLIDORI, C.; KELLER, A.; FELDHAAR, H.; SCHMITT, T. Release from prey preservation behavior via prey switch allowed diversification of cuticular hydrocarbon profiles in digger wasps. **Evolution**, v. 71, n. 11, p. 2562-2571, 2017.

YAN, S. C.; MENG, Z. J.; PENG, L.; LIU, D. Antennal sensilla of the pine weevil *Pissodes nitidus* Roel. (Coleoptera: Curculionidae). **Microscopy Research and Technique**, v. 74, n. 5, p. 389-396, 2010.

ZACHARUK, R. Y. Ultrastructure and Function of Insect Chemosensilla. **Annual Review of Entomology**, v. 25, p. 27–47, 1980.

ZACHARUK, R. Y. Antennae and sensilla. In: KERKUT, G. A.; Gilbert, L. I.; **Comprehensive insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology**, v6. Oxford: Pergamon Press, 1985. p. 1-70.

ZAHAVI, A. The handicap principle and signalling in collaborative systems. In: D'ETTORRE, P.; HUGHES, D. P. **Sociobiology of communication: an interdisciplinary perspective**. New York: Oxford University Press, cap. 1, 2008. p. 1–9.

1 **CAPÍTULO 2**

2 **RELAÇÕES DE HIDROCARBONETOS CUTICULARES E SENSILAS ANTENAIAS**  
3 **ENTRE VESPAS SOLITÁRIAS E SOCIAIS**

4 Observação: Este capítulo está de acordo com as normas da revista *Ecology and Evolution*,  
5 disponível no endereço eletrônico:

6 <https://onlinelibrary.wiley.com/page/journal/20457758/homepage/ForAuthors.html>  
7  
8  
9

10 Se preferir abra a câmera de seu  
11 Smartphone e aproxime do seguinte  
12 *QR Code*, clique no ícone ∞ para ter  
13 acesso ao arquivo com as normas:  
14  
15



16 Denise Sguarizi-Antonio<sup>1,2</sup>; Kamylla B. Michelutti<sup>1,2</sup>; Eva R. P. Soares<sup>2,3</sup>; Claudia A. L.  
17 Cardoso<sup>1</sup>; Viviana O. Torres<sup>3</sup> e William F. Antonialli-Junior<sup>1,2</sup>  
18

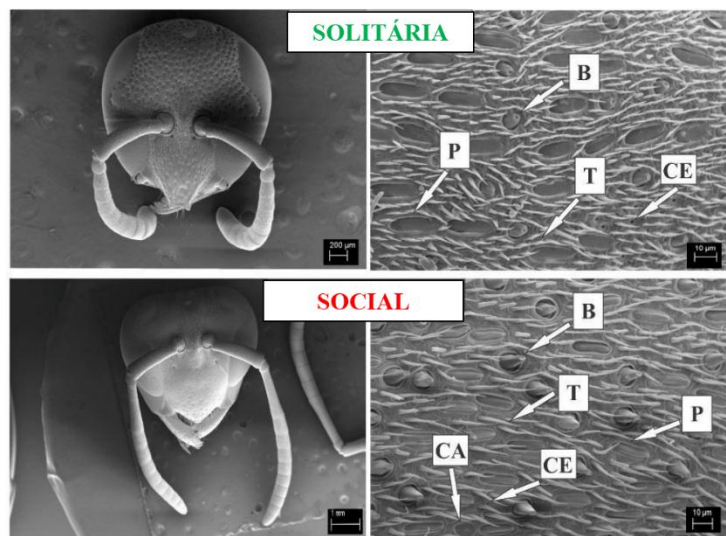
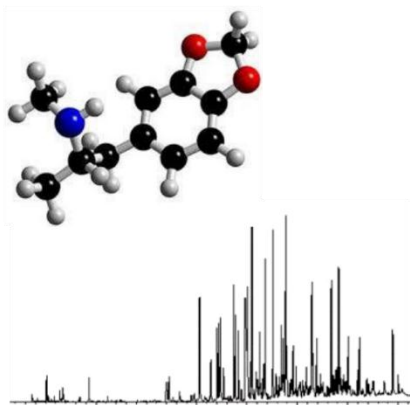
19 <sup>1</sup>-Programa de Pós-Graduação em Recursos Naturais, Universidade Estadual de Mato Grosso  
20 do Sul, Dourados-MS, Brasil.

21 <sup>2</sup>-Laboratório de Ecologia Comportamental, Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul,  
22 Dourados-MS, Brasil.

23 <sup>3</sup>-Programa de Pós-Graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade,  
24 Universidade Federal da Grande Dourados, Dourados-MS, Brasil.  
25

26 **GRAPHICAL ABSTRACT**

**Hidrocarbonetos cuticulares  
e sensilas de vespas**



27

28

29

30 **RESUMO:** Insetos solitários ou sociais trocam sinais químicos quando interagem com seus  
31 coespecíficos. Um dos tipos de sinais se encontram em suas próprias cutículas, os compostos  
32 químicos cuticulares. Estes compostos são captados pelas antenas que atuam como importantes  
33 apêndices sensoriais, responsáveis pela percepção de estímulos ambientais devido à grande  
34 concentração de sensilas. São raros os estudos que tenham tentado traçar uma relação entre os  
35 compostos químicos cuticulares, nível de sociabilidade e a concentração e morfologia de  
36 sensilas das antenas em vespas. Assim, o objetivo deste estudo foi testar a hipótese de que o  
37 perfil de hidrocarbonetos cuticulares, bem como a morfologia e a densidade das sensilas  
38 antenais nas espécies de vespas estão relacionadas com o hábito de vida solitário ou social. Os  
39 hidrocarbonetos cuticulares foram analisados por Cromatografia Gasosa Acoplada à  
40 Espectrometria de Massas (CG-EM) e a morfologia das sensilas por Microscopia Eletrônica de  
41 Varredura (MEV). Nas amostras das cutículas das espécies solitárias foram encontrados entre  
42 19 a 26 hidrocarbonetos com cadeia carbônica do C<sub>15</sub> ao C<sub>19</sub> e nas sociais entre 26 e 66  
43 hidrocarbonetos com cadeia carbônica do C<sub>15</sub> ao C<sub>37</sub>. Foram encontradas nas espécies solitárias  
44 quatro tipos de sensilas e nas sociais cinco, sendo que o tipo campaniforme foi encontrado  
45 somente em duas espécies de vespas sociais, além disto, há diferenças significativas na  
46 densidade de sensilas tricóides entre espécies solitárias e sociais. O maior número e variação  
47 do comprimento de cadeia dos compostos da cutícula de espécies sociais pode estar relacionado  
48 a maior complexidade de interações que estas espécies apresentam. A presença exclusiva de  
49 um tipo de sensila em espécies sociais também pode ter a mesma relação. Dessa forma, pode-  
50 se concluir que a complexidade da composição da cutícula, bem como as diferenças  
51 encontradas, ao menos em alguns tipos de sensilas das antenas, nestas espécies estão  
52 relacionadas com o grau de sociabilidade das espécies.

53  
54 **PALAVRAS-CHAVE:** Eumeninae, Polistinae, comunicação química, CG-EM, MEV.

55  
56 **ABSTRACT:** Solitary or social insects exchange chemical signals when interacting with their  
57 conspecifics. One of the types of signals is found in their own cuticles, the cuticular chemical  
58 compounds. These compounds are captured by the antennas that act as important sensory  
59 appendices, responsible for perception of environmental stimuli due to the great concentration  
60 of sensilla. Studies that have tried to establish a link between cuticular chemical compounds,  
61 sociability level, and concentration and morphology of antennal sensillae in wasps are rare.  
62 Thus, the objective of this study was to test the hypothesis that the profile of cuticular  
63 hydrocarbons as well as the morphology and density of the antennal sensilla in the wasp species  
64 are related to the solitary or social life habit. The cuticular hydrocarbons were assessed by Gas  
65 Chromatography Coupled to Mass Spectrometry (GC-MS) and the morphology of sensillae by  
66 Scanning Electron Microscopy (SEM). In cuticle samples from solitary species it was found  
67 between 19 and 26 hydrocarbons with carbon chains from C<sub>15</sub> to C<sub>19</sub>, and in social ones between  
68 26 and 66 hydrocarbons with carbon chains from C<sub>15</sub> to C<sub>37</sub>. Four types of sensillae were found  
69 in solitary species and five in the social ones, and the campaniforme type was found only in  
70 two species of social wasps; in addition, there are significant differences in density of tricoid  
71 sensillae between solitary and social species. The greater number and variation of chain length  
72 of cuticular compounds of social species may be related to the greater complexity of interactions  
73 that these species present. The presence of an exclusive kind of sensilla in social species may  
74 also have the same relation. Therefore, it can be concluded that the complexity of the cuticle  
75 composition, as well as the differences found, at least in some types of antennal sensillae, in  
76 these species are related to the degree of sociability of the species.

77  
78 **KEYWORDS:** Eumeninae, Polistinae, chemical communication, GC-MS, SEM.

79

## 80 1. INTRODUÇÃO

81 Atualmente existem mais de 26.000 espécies de vespas descritas, variando seus  
82 comportamentos desde o hábito solitário, 90% delas, até espécies eussociais que representam  
83 10% (O'Neill, 2001). Dentre as espécies solitárias a subfamília Eumeninae é a maior e mais  
84 diversa, possuindo mais de 3.600 espécies descritas agrupadas em mais de 200 gêneros e com  
85 ampla distribuição (Carpenter & Marques, 2001). Já as vespas sociais são divididas em três  
86 subfamílias: Stenogastrinae, Vespinae e Polistinae que é cosmopolita e possui maior  
87 representatividade, com 26 gêneros e 958 espécies descritas, sendo que a maior concentração  
88 ocorre nos trópicos e é a única que possui representantes no Brasil (Carpenter & Marques, 2001;  
89 Pickett & Carpenter, 2010). As espécies de Polistinae brasileiras pertencem a três tribos,  
90 Polistini, Mischocyttarini e Epiponini, com um total de 21 gêneros e 344 espécies (Hermes et  
91 al., 2019).

92 De maneira geral, para os insetos tanto sociais quanto solitários desenvolverem suas  
93 interações com indivíduos da mesma espécie é necessário ocorrer a troca de diferentes tipos de  
94 sinais, como os acústicos, visuais e táteis, sobretudo os sinais químicos (Billen, 2006). Na  
95 comunicação química, as substâncias envolvidas são denominadas de semioquímicos (Vilela &  
96 Della Lucia, 2001), são chamados de feromônios quando ocorre uma comunicação  
97 intraespecífica e aleloquímicos quando estão envolvidos na comunicação interespecífica  
98 (Billen, 2006; Khidr et al., 2013). Há feromônios que são produzidos por glândulas exócrinas  
99 (Billen & Sobotnik, 2015) e que são constituídos por moléculas pequenas e altamente voláteis  
100 que geram respostas rápidas, e outros que não são voláteis e necessitam da interação  
101 relativamente próxima ou o contato dos indivíduos (Howard & Blomquist, 2005).

102 Dentre os compostos não voláteis, destacam-se os hidrocarbonetos cuticulares (HCs),  
103 cuja importância para os insetos sociais já foi ressaltada em inúmeros trabalhos que  
104 investigaram suas diferentes funções para o reconhecimento entre companheiros de ninho  
105 (Blomquist & Bagnères, 2010; Bonavita-Cougourdan et al., 1987; Cuvillier-Hot et al., 2001;  
106 Dani, 2006).

107 Vários estudos têm investigado a composição química cuticular de vespas sociais e suas  
108 funções (D'Ettore & Lenoir 2010; Gamboa et al., 1986, 1996; Lockety, 1988; Signorotti et al.,  
109 2014). Entretanto, são raros os estudos que tenham investigado os HCs de espécies de vespas  
110 solitárias, ficando praticamente restrito a análise das diferenças existentes entre machos e  
111 fêmeas (Howard, 1992; Syvertsen et al., 1995), a relação de sua composição cuticular com a  
112 de seus hospedeiros (Strohm et al., 2008; Wurdack et al., 2017) e a composição química do  
113 material do ninho (Kroiss et al., 2008). Apesar do reconhecimento de parentes ter menor

114 importância para insetos de hábito solitário, a capacidade de discernir entre coespecíficos e  
115 inimigos naturais é essencial para o seu sucesso reprodutivo (Ayasse, 2001; Singer et al., 1998).

116 A percepção destes sinais químicos trocados por vespas solitárias e sociais é feita pelas  
117 antenas que atuam como importantes apêndices sensoriais, devido à grande concentração de  
118 sensilas (Zacharuk, 1985), que são encontradas além das antenas também nas pernas e peças  
119 bucais dos insetos, cuja função é a percepção química, térmica e mecânica do ambiente  
120 (Chapman, 1998).

121 As sensilas são classificadas baseando-se em características externas e internas que são  
122 relativas a funções sensitivas específicas (Nakanishi et al., 2009; Renthal et al., 2003). Sensilas  
123 que possuem poros, estão relacionadas à olfação ou sensibilidade gustatória (Dumpert, 1972;  
124 Nakanishi et al., 2009; Ravaiano et al., 2014), e as que não possuem apresentam função  
125 mecanorreceptoras, sensibilidade térmica ou percepção a umidade (Nakanishi et al., 2009;  
126 Renthal et al., 2003; Ruchty et al., 2009). De acordo com sua morfologia são classificadas em  
127 tricóide, basicônica, placóide, campaniforme, celocônicas e ampuláceas (Nation, 2002),  
128 apresentando funções mecanorreceptoras, quimiorreceptoras, higrorreceptoras e  
129 termorreceptoras (Chapman, 1998). A localização e o número das sensilas presentes nas antenas  
130 pode variar de acordo com a necessidade e comportamento do inseto, sendo influenciado pelo  
131 sexo, casta, ambiente e hábitos alimentares (Chapman, 1982; Chen et al., 2003; Faucheux et al.,  
132 2006; Zacharuk, 1985), assim o padrão de distribuição e densidade de sensilas nas antenas  
133 influencia o comportamento e a capacidade olfativa dos insetos (Frasnelli & Vallortigara, 2017;  
134 Polidori & Nieves-Audrey, 2014).

135 A relação entre a composição cuticular e sensilas das antenas em vespas é um assunto  
136 ainda inexplorado. Wittwer et al. (2017) sugerem que abelhas solitárias reduzem o investimento  
137 em comunicação quando comparadas aos seus parentes sociais após analisar hidrocarbonetos  
138 cuticulares e as sensilas antenais em espécies com diferentes níveis de sociabilidade, contudo,  
139 nenhum estudo investigou essa relação em vespas solitárias e sociais. Dessa forma, o objetivo  
140 deste estudo foi testar a hipótese de que o perfil de hidrocarbonetos cuticulares, bem como a  
141 morfologia e a densidade das sensilas antenais nas espécies de vespas estão relacionadas com  
142 o hábito de vida solitário ou social.

143

## 144 **2. METODOLOGIA**

### 145 ***2.1 Coleta das espécies de vespas solitárias e sociais***

146 A coleta das vespas solitárias e sociais foi realizada no entorno do Campus da  
147 Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul, Unidade de Dourados, Mato Grosso do Sul,

148 Brasil (22°11'53.0"S 54°55'50.3"W) entre setembro de 2016 a julho de 2017.

149 Foram instaladas 12 caixas de MDF, para captura de vespas solitárias, as quais  
150 continham 20 ninhos-armadilhas cada, confeccionados em cartolina ou papel Kraft, cujos  
151 comprimentos variaram de 63-83 mm e diâmetros de 2-12 mm (Figura 1A, 1B). No total foram  
152 disponibilizados 240 ninhos-armadilha. As caixas foram colocadas em uma mesa de madeira,  
153 em local coberto e sombreado a 1 metro de altura do solo. Esta metodologia é comum tanto  
154 para amostragens de vespas quanto abelhas solitárias (Garófalo, 2000; Krombein, 1967).

155 As armadilhas foram monitoradas quinzenalmente para acompanhar sua colonização e  
156 quando havia ocupação, os ninhos-armadilha eram levados ao laboratório e mantidos a 24°C  
157 em potes de plástico transparente com telas superiores, permanecendo ali até a emergência do  
158 indivíduo adulto. Os ninhos-armadilhas colonizados eram substituídos por novos no mesmo  
159 local, fazendo com que sempre houvesse o mesmo número disponível para nidificação. Foram  
160 coletados nove indivíduos da espécie *Pachodynerus* sp., 39 de *Parancistrocerus* sp. e 42 de  
161 *Hypancistrocerus* sp. por meio dos ninhos-armadilha.

162 As coletas das colônias de vespas sociais foram realizadas com o auxílio de sacos  
163 plásticos contendo algodão umedecido em éter, o saco plástico foi posicionado em torno do  
164 ninho envolvendo a colônia, após aguardar alguns minutos para anestésias as vespas a colônia  
165 foi retirada do substrato de fixação. Em seguida o algodão com éter foi retirado para evitar  
166 degradação dos compostos químicos da cutícula e as colônias levadas ao laboratório. Foi  
167 coletada uma colônia de cada espécie de vespa social selecionada para o experimento. Das  
168 espécies sociais foram coletadas: *Polybia paulista* e *Protopolybia exigua* que são vespas  
169 enxameantes e, *Mischocyttarus consimilis* e *Polistes versicolor* que são vespas de fundação  
170 independente. A escolha de diferentes espécies levou em consideração a arquitetura dos ninhos  
171 e o grau de sociabilidade, assim abrangendo tanto espécies mais ou menos derivadas.

172 A identificação das espécies solitárias foi feita pelo taxonomista Prof. Dr. Bolívar Rafael  
173 Garcete-Barrett do Museu Nacional de História Natural do Paraguai. E das espécies sociais pelo  
174 taxonomista Prof. Dr. Orlando Tobias Silveira, curador do Museu Emílio Goeldi – PA.

175



176

177 **Figura 1** A) Caixas de MDF com ninhos-armadilha utilizados para capturar as espécies de  
178 vespas solitárias acondicionadas em local sombreado a 1 m de altura do solo; B) Ninhos-  
179 armadilha construídos em cartolina e papel Kraft com comprimentos de 63-83 mm e 2-12 mm  
180 de diâmetro, com extremidade anterior aberta e posterior vedada com grampo e fita adesiva.

181

## 182 **2.2 Extração dos compostos químicos da cutícula e Análise por Cromatografia Gasosa** 183 **Acoplada à Espectrometria de Massas (CG-EM)**

184 Tanto os indivíduos das espécies solitárias que emergiram dos ninhos-armadilha quanto  
185 os que foram coletados nas colônias de vespas sociais foram sacrificados por congelamento e  
186 mantidos em freezer até o momento da extração dos compostos químicos cuticulares. Para a  
187 extração dos compostos um indivíduo inteiro foi mergulhado em 2 mL de hexano (Grau HPLC,  
188 TEDIA) durante 2 minutos. Todos os extratos foram secos em capela de exaustão e,  
189 posteriormente solubilizados em 200  $\mu$ L de hexano (Grau HPLC, TEDIA) para análise por  
190 Cromatografia Gasosa Acoplada a Espectrômetro de Massas (CG-EM).

191 Todas as amostras foram analisadas utilizando-se um cromatógrafo a gás (GC-2010  
192 Plus, Shimadzu, Kyoto, Japan) acoplado a um espectrômetro de massas (GC-MS Ultra 2010,  
193 Shimadzu, Kyoto, Japan), que está localizado no Centro de Estudos em Recursos Naturais da  
194 Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul, campus Dourados-MS. As condições para  
195 análise foram como no estudo de Duarte et al. (2019). As identificações dos compostos foram  
196 realizadas empregando o índice de retenção calculado (Van Den Dool & Kratz, 1963), usando  
197 uma mistura de alcanos lineares (C<sub>7</sub>-C<sub>40</sub>, Sigma Aldrich com pureza  $\geq$  90%) como referência  
198 externa em relação ao índice de retenção da literatura (Bagnères et al., 1991; Bonavita-  
199 Cougourdan et al., 1991; Bonelli et al., 2015; Brown et al., 1991; Howard, 2001; Howard et al.,  
200 2001; Jackson, 1983; Kaib et al., 2004; Lorenzi et al., 1997; Meskali et al., 1995; Michelutti et  
201 al., 2017, 2018; Paula et al., 2016, 2018; Ruther et al., 2011; Sevala et al., 2000; Silva et al.,  
202 2016; Soares et al., 2017; Tokoro & Makino, 2011; Weiss et al., 2014; Yusuf et al., 2010; Zhu



203 et al., 2006) e associado à interpretação dos espectros de massas obtidos com as amostras e  
204 comparados com as bases de dados (NIST21 e WILEY229).

205 Após a identificação dos compostos foi construída uma tabela para cada espécie, com  
206 as respectivas médias das áreas percentuais relativas de cada composto para uso nas análises  
207 estatísticas.

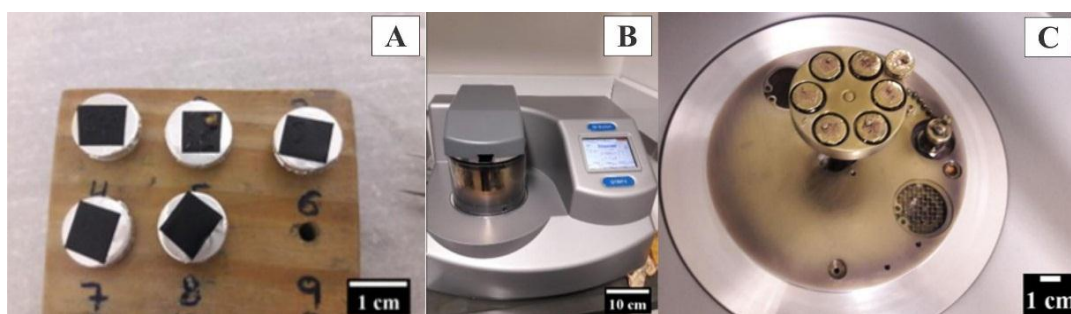
208

### 209 **2.3 Análise das sensilas antenais por Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV)**

210 Foram extraídas de fêmeas, um par de antenas de cada uma das espécies solitárias e  
211 sociais para análise da morfologia e quantificação das sensilas. As antenas foram lavadas com  
212 solução fisiológica e secas em temperatura ambiente. Posteriormente foram fixadas em suportes  
213 de alumínio com uma fita de carbono dupla face e colocadas em um metalizador (Quorum -  
214 Q150 T) durante 10 minutos, para realizar a deposição de uma fina camada de ouro (Figura 2).  
215 As amostras foram fotografadas em um Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV)  
216 computadorizado da marca Zeiss modelo EVO LS15, com voltagem de 12 kV, localizado no  
217 Departamento de Física e Química da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita  
218 Filho”, campus Ilha-Solteira-SP.

219 A identificação e quantificação foram realizadas pela análise das eletro-micrografias  
220 realizadas no aumento 1500 vezes dos três antenômeros mais distais das antenas, visto que a  
221 literatura relata maior concentração das sensilas antenais nesta região (Cruz-Landim, 2009). Os  
222 resultados foram comparados com os estudos realizados por Agmon et al. (2006) com a vespa  
223 social *Paravespula germanica*, o de Ravaiano et al. (2014) com abelhas e também o de  
224 Freelance et al. (2018) com formigas e abelhas.

225



226

227 **Figura 2** Antenas fixadas no suporte de alumínio (A); Quorum (Q150 T) aparelho utilizado  
228 para metalizar as antenas das vespas (B) e Antenas preparadas para MEV após a deposição de  
229 uma fina camada de ouro (C).

230

231 A análise das imagens foi realizada no programa ImageJ v1.49 (Abràmoff et al., 2004)

232 com o pacote Cell Counter (Schneider et al., 2012). Todas as imagens estavam com resolução  
233 de 1024x768 pixels, a forma de análise foi as cegas, na qual o observador não sabia se as  
234 amostras eram de espécies solitárias ou sociais. Foram analisadas três imagens em seu tamanho  
235 total, referentes aos três antenômeros mais distais, para cada uma das espécies. Posteriormente  
236 foi contabilizado o número das sensilas do tipo tricóide em uma área de 230x230 pixels como  
237 descrito no trabalho de Ravaiano et al. (2014) do antenômero mais distal para cada espécie e os  
238 valores médios foram utilizados nas análises estatísticas.

239

## 240 **2.4 Análises estatísticas**

241 Para avaliar se há diferenças significativas entre o perfil químico cuticular das vespas  
242 solitárias e sociais foi aplicada uma análise da função discriminante, utilizando as áreas relativas  
243 dos picos somente dos compostos identificados e com área percentual > que 0,1%, em que a  
244 diferença entre os grupos foi indicada pelo valor de Wilks' lambda e  $p < 0,05$  (Quinn & Keough,  
245 2002). Posteriormente, para identificar a similaridade e/ou diferenças entre as amostras,  
246 aplicou-se uma análise de cluster utilizando a distância euclidiana e o método UPGMA  
247 (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean) para a construção de um dendrograma,  
248 usando o programa R de estatísticas (R Core Team, 2017). Para avaliar se o dendrograma reflete  
249 a matriz de similaridade entre os diferentes agrupamentos, utilizou-se o coeficiente de  
250 correlação cofenética, definindo o valor mínimo de 0,75 como uma medida da qualidade do  
251 ajuste do dendrograma (Macgarigal et al., 2000).

252 Para analisar se existe diferença na densidade de sensilas entre as espécies foi  
253 selecionado somente o tipo tricóide, uma vez que esse tipo estava presente em maior densidade  
254 tanto nas espécies solitárias quanto sociais. A partir da densidade média desta sensila de cada  
255 espécie foi realizada uma análise de variância (ANOVA) e, posteriormente, o teste de Tukey  
256 para comparações múltiplas, no programa R de estatísticas (R Core Team, 2017), cuja diferença  
257 foi considerada significativa quando  $p < 0,05$ .

258

## 259 **3. RESULTADOS**

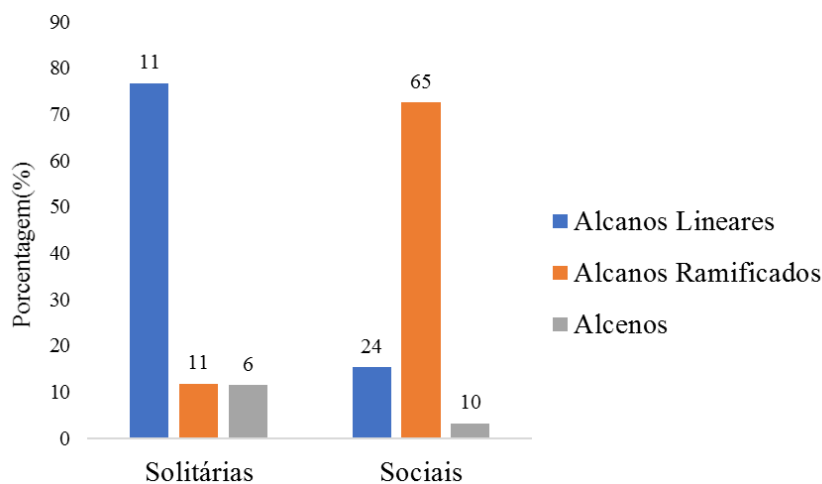
### 260 **3.1 Hidrocarbonetos cuticulares das espécies de vespas solitárias e sociais**

261 Foram detectados e identificados nas amostras de vespas solitárias 28 hidrocarbonetos  
262 cuticulares (HCs). Nestas amostras (11) 39,2% destes compostos são da classe de alcanos  
263 ramificados, (11) 39,2% alcanos lineares e 21,4% de alcenos (Figura 3, Tabela 1). Nas amostras  
264 de *Hypancistrocerus* sp foram identificados 19 HCs; de *Parancistrocerus* sp 22 e de

265 *Pachodynerus* sp 26, que variaram com cadeias carbônicas do C<sub>15</sub> ao C<sub>29</sub> (Tabela 1). Dezesseis  
266 compostos são compartilhados pelas três espécies.

267 Nas amostras de vespas sociais foram detectados 99 HCs, dos quais 65,6% eram alcanos  
268 ramificados, 24,2% alcanos lineares e 10,1% de alcenos (Figura 3, Tabela 1). Nas amostras de  
269 *P. paulista* foram identificados 26 HCs, de *P. exigua* 38, de *P. versicolor* 45 e *M. consimilis*  
270 66. Estes HCs variaram do C<sub>15</sub> ao C<sub>37</sub> (Tabela 1) e 7 compostos são compartilhados entre as  
271 quatro espécies. Nas amostras de vespas solitárias foram encontrados oito compostos  
272 exclusivos e nas vespas sociais 79, além disso, dois HCs são comuns aos dois grupos de vespas:  
273 heptacosano e o nonacosano (Tabela 1). Comparando os grupos de vespas nas amostras de  
274 vespas solitárias os maiores teores são de alcanos lineares enquanto que, nas espécies sociais  
275 os maiores teores são de alcanos ramificados (Figura 3).

276



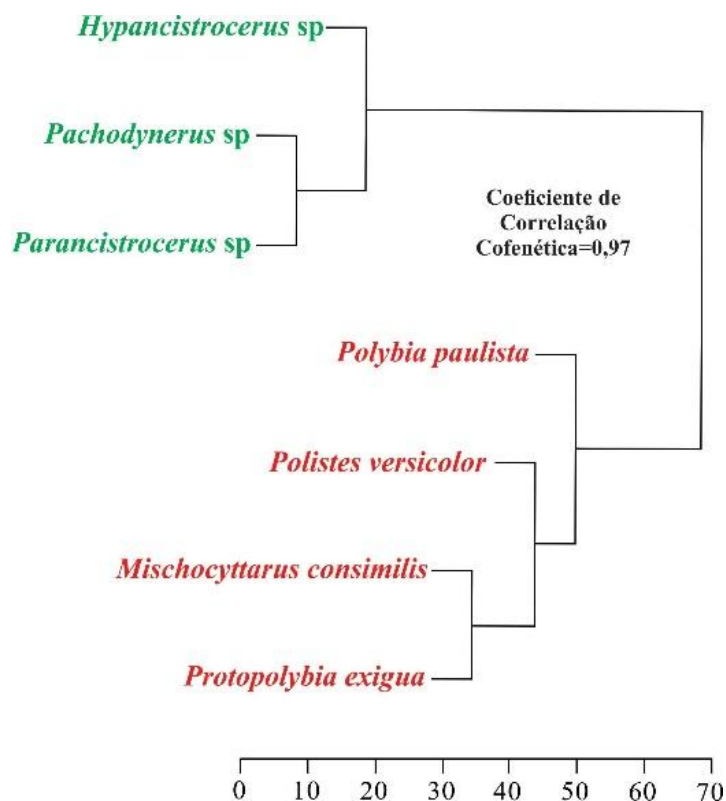
277

278 **Figura 3** Número e porcentagem das classes de hidrocarbonetos cuticulares presentes nas  
279 espécies de vespas solitárias e sociais.

280

281 Observamos diferenças significativas entre a composição de HCs das sete espécies  
282 analisadas (Wilks' lambda =0,00; F=98,79 e p<0,05) e o dendrograma de similaridade (Figura  
283 4) mostra a relação entre as espécies com base em seus perfis de HCs.

284

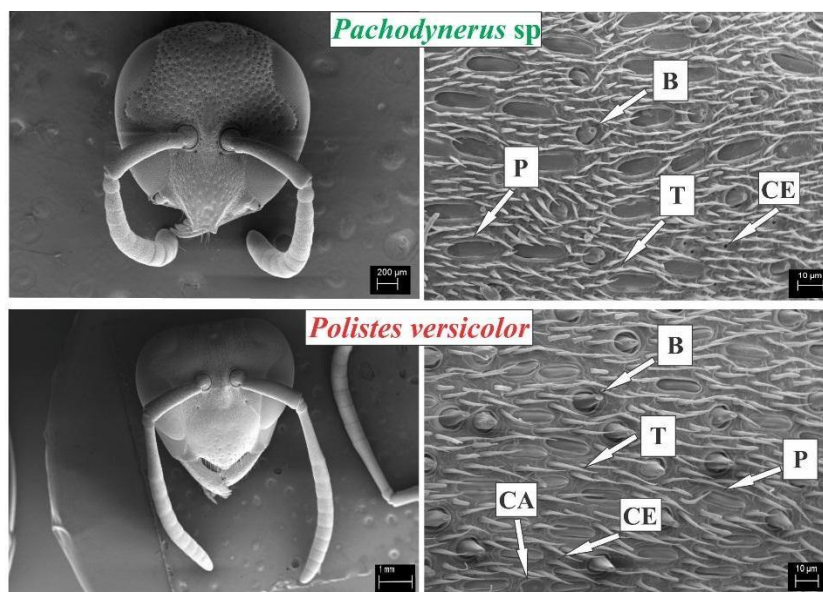


285  
286 **Figura 4** Dendrograma de similaridade com base no perfil de hidrocarbonetos cuticulares de  
287 três espécies de vespas solitárias (em verde) e quatro espécies de vespas sociais (em  
288 vermelho).

289  
290 **3.2 Identificação e Quantificação das sensilas antenais**

291 Foram encontrados no geral cinco tipos de sensilas: tricóide, basicônica, placóide,  
292 celocônica e campaniforme (Figura 5). As sensilas dos tipos tricóides, placóides e basicônicas  
293 estão presentes em todas as espécies. Já a sensila do tipo celocônica não está presente em  
294 *Hipancistrocerus* sp. nem em *P. versicolor* e as sensilas campaniformes aparecem somente nas  
295 espécies sociais *P. paulista* e *P. versicolor*.

296



297  
 298 **Figura 5** Micrografias eletrônicas de varredura da cabeça da vespa solitária  
 299 *Pachodynerus* sp (aumento de 60x) e da vespa social *Polistes versicolor* (aumento de 28x), e  
 300 a direita as antenas com destaque para sensilas (aumento em 1500x) encontradas nos últimos  
 301 3 antenômeros. Tipos de sensilas: **B**-Basicônica; **P**-Placóide; **T**-Tricóide; **CE**-Celocônica e  
 302 **CA**-Campaniforme.  
 303

304 Na figura 6 estão representadas as médias e o desvio padrão da densidade de cada tipo  
 305 de sensila encontrada nas espécies de vespas.

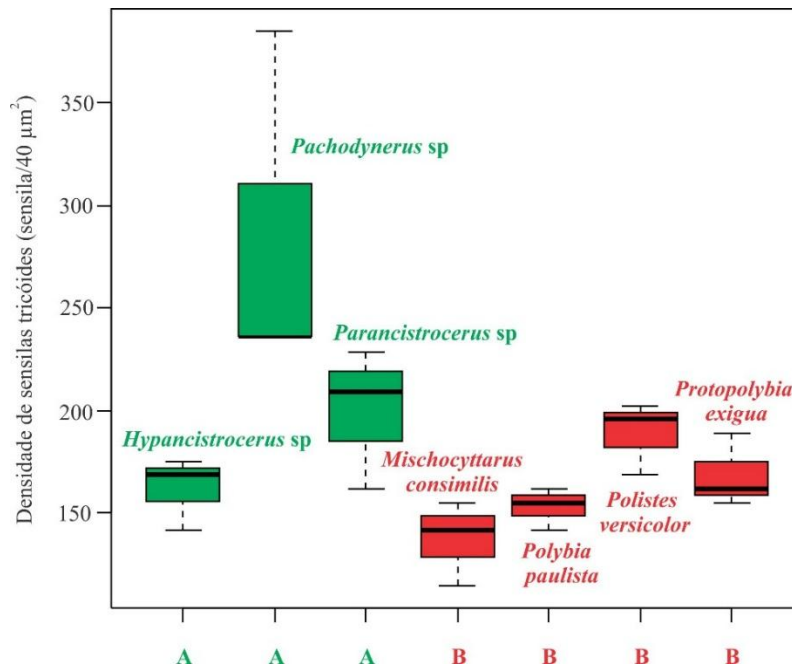
	Tricóide	Placóide	Basicônica	Celocônica	Campaniforme
<i>Pachodynerus</i> sp	+ (285,65±69,98)	+ (31,33±3,40)	+ (11,33±3,86)	+ (10,67±2,62)	—
<i>Parancistrocerus</i> sp	+ (200,18±28,27)	+ (12,33±13,42)	+ (0,67±0,94)	+ (1,33±1,89)	—
<i>Hypancistrocerus</i> sp	+ (161,94±14,58)	+ (50,00±0,82)	+ (12,67±1,25)	—	—
<i>Mischocyttarus consimilis</i>	+ (137,20±16,83)	+ (34,00±8,52)	+ (9,00±7,79)	+ (0,33±0,47)	—
<i>Protopolybia exigua</i>	+ (168,69±14,58)	+ (19,33±13,3)	+ (1,00±0,82)	+ (1,33±1,25)	—
<i>Polybia paulista</i>	+ (188,93±14,58)	+ (37,00±6,16)	+ (8,00±2,94)	+ (4,33±2,49)	+ (0,33±0,47)
<i>Polistes versicolor</i>	+ (152,95±8,42)	+ (25,67±3,3)	+ (17,67±2,62)	—	+ (1,67±0,47)

■ SOLITÁRIAS + PRESENTE  
 ■ SOCIAIS — AUSENTE

306  
 307 **Figura 6** Tipos, densidade média e desvio padrão de sensilas antenais encontradas nas  
 308 espécies de vespas solitárias e sociais.

309  
310  
311  
312  
313  
314  
315

Observamos diferenças significativas entre a densidade média de sensilas do tipo tricóide entre as diferentes espécies de vespas ( $F=5,04$  e  $p<0,05$ , Figura 7). O teste de Tukey mostra que as diferenças significativas são entre as espécies *Pachodynerus* sp. e *M. consimilis* ( $p<0,05$ ); *Pachodynerus* sp. e *P. versicolor* ( $p<0,05$ ); *Pachodynerus* sp. e *Hypancistrocerus* sp. ( $p<0,05$ ) e *Pachodynerus* sp. e *P. exigua* ( $p<0,05$ ).



316  
317  
318  
319  
320

**Figura 7** Densidades médias das sensilas do tipo tricóide encontradas nas antenas das 3 espécies de vespas solitárias (A) em verde e das 4 espécies de vespas sociais (B) em vermelho.

#### 321 4. DISCUSSÃO

322 Observamos diferenças qualitativas e quantitativas entre os perfis químicos das espécies  
323 analisadas. As espécies solitárias apresentam um menor número de compostos comparado as  
324 sociais. Também foram encontradas diferenças quali e quantitativas entre as sensilas das  
325 diferentes espécies de vespas. Quatro tipos de sensilas ocorrem em cinco espécies, duas  
326 solitárias e três sociais e o tipo campaniforme só ocorre em duas espécies de vespas sociais.  
327 Além disso, as análises demonstram que há diferenças significativas entre a densidade de  
328 sensilas tricóides entre as espécies, no qual espécies solitárias têm, de forma geral, maior  
329 densidade deste tipo de sensilas em suas antenas.

330 As espécies solitárias apresentaram entre 19 e 26 compostos, o número de alcanos  
331 lineares foi o mesmo dos alcanos ramificados. Nas sociais foi encontrado de 26 a 66 compostos,  
332 em sua maioria alcanos ramificados. As espécies sociais, portanto, têm em média um maior  
333 número de compostos em sua cutícula.

334 Essa diferença quantitativa de compostos pode estar relacionada a quantidade de  
335 interações que é maior em espécies sociais, comparada as solitárias. Em insetos solitários, os  
336 perfis de HCs sinalizam informações, de forma geral entre parceiros sexuais (Thomas &  
337 Simmons, 2008). Em insetos sociais os HCs codificam uma infinidade de mensagens  
338 (Leonhardt et al., 2016) que são responsáveis pela coesão de suas colônias. Wittwer et al. (2017)  
339 em um trabalho com abelhas de vários graus de sociabilidade destaca que espécies solitárias  
340 podem não ser tão exigentes quanto aos odores químicos como as espécies sociais, visto que  
341 nas solitárias talvez seja suficiente identificar potenciais parceiros no momento da reprodução,  
342 enquanto as sociais necessitam distinguir sinais sociais como o reconhecimento de  
343 coespecíficos a fim de manter a harmonia de suas colônias.

344 Na evolução dos HCs em Hymenoptera a diversidade de HCs exigida por espécies  
345 sociais já estava presente no ancestral antes da evolução da sociabilidade e nas classes de  
346 compostos e isômeros, a complexidade dos HCs não parece estar ligada à socialidade (Kather  
347 & Martin, 2015). Também não observamos que há diferenças quanto às classes de compostos,  
348 porém o número de compostos detectados em espécies solitárias é inferior ao encontrado em  
349 sociais, o que pode estar ligado ao número de interações essenciais para a manutenção da vida  
350 em sociedade (Greene & Gordon, 2003).

351 Nos insetos que vivem em sociedade os alcanos ramificados e alcenos são os principais  
352 responsáveis pelo reconhecimento entre companheiros de ninho (Breed et al., 2015; Dani, 2006;  
353 Hefetz, 2007; Howard & Blomquist, 2005). A mistura de pelo menos duas classes de HCs é  
354 fundamental para sinalizar interações entre membros de uma sociedade de insetos (Greene &  
355 Gordon, 2003). A importância dos alcanos ramificados para sinalizar interações intraespecíficas  
356 em colônias de vespas sociais do gênero *Polistes* já foi relatada por Espelie et al. (1994) e  
357 Lorenzi et al. (1997).

358 Outro motivo pelo qual as espécies sociais podem apresentar um maior número de  
359 compostos é porque suas colônias podem sofrer ataques de espécies parasitas, sobretudo,  
360 aquelas que constroem ninhos mais susceptíveis como *Polistes* e *Mischocyttarus*, em nosso  
361 estudo dentre as sociais, essas espécies apresentaram maior número de compostos. A  
362 composição da cutícula mais complexa, dificulta que parasitas mimetizem a assinatura da

363 colônia (Lorenzi et al., 2014; Michelutti et al., 2018). De fato, o ataque por parasitas é um dos  
364 ônus de se viver em sociedade (Alcock, 2016).

365 A classe de compostos com maior porcentagem de área relativa em espécies solitárias  
366 foram os alcanos lineares, citados na literatura como os principais responsáveis pela  
367 impermeabilização (Gibbs, 1998; Hefetz, 2007; Wagner et al., 2001). Esta porcentagem pode  
368 estar ligada ao fato de espécies solitárias não possuírem uma estrutura física como o ninho para  
369 se proteger contra intempéries como mudanças de temperatura e/ou umidade, visto que evitar  
370 a dessecação é algo primordial para a sobrevivência. Já as espécies sociais apresentam maior  
371 porcentagem de área relativa de alcanos ramificados, relatados na literatura como os  
372 responsáveis pelas sinalizações durante as interações em uma colônia de insetos (Bonavita-  
373 Cougourdan et al., 1991; Dani et al., 1996, 2001; Hefetz, 2007; Lorenzi et al., 1997; Murakami  
374 et al., 2015), este fato evidencia a importância desta classe de compostos em espécies sociais.

375 As espécies solitárias apresentaram cadeias carbônicas de até 29 carbonos, enquanto as  
376 espécies sociais até 37 carbonos. Os hidrocarbonetos com maiores comprimentos de cadeia são  
377 mais resistentes a temperaturas mais altas assim fornecem uma barreira para a perda de água  
378 (Gibbs & Pomonis, 1995; Gibbs et al., 1998), esta característica é essencial para as operárias  
379 de espécies sociais que forrageiam em busca de recursos diariamente, expostas ao ambiente  
380 externo e sujeitas a variações climáticas como temperatura e umidade, assim para suportar essas  
381 condições apresentam, sobretudo, alcanos lineares com cadeias carbônicas maiores em suas  
382 cutículas.

383 A análise geral da morfologia das sensilas detectou cinco tipos, a celocônica em cinco  
384 espécies e a campaniforme somente nas espécies sociais *P. paulista* e *P. versicolor*. Os aparatos  
385 mais importantes para detectar estímulos ambientais são as sensilas antenais e variam em tipo  
386 pela sua morfologia e/ou função (Frasnelli et al., 2010; Nakanishi et al., 2009; Ravaiano et al.,  
387 2014; Zacharuk, 1985).

388 As sensilas encontradas em maior densidade em todas as espécies foram as do tipo  
389 tricóide que segundo Renthal et al. (2003) funcionam como mecano e quimiorreceptores,  
390 importantes para o sentido tátil. Em seguida, as sensilas placóide e basicônica que são  
391 quimiorreceptoras com função olfativa (Nakanishi et al., 2009) foram as mais numerosas.  
392 Sensilas placóides já foram encontradas em algumas espécies de vespas parasitóides (Bleeker  
393 et al., 2004; Ochieng et al., 2000; Van Baaren et al., 2007; Wang et al., 2018), bem como  
394 sensilas basicônicas (Das et al., 2011; Gao et al., 2007; Ochieng et al., 2000). Sensilas placóides  
395 e basicônicas são importantes para manter a higiene no interior de ninhos de abelhas sociais,



396 pois auxiliam na percepção de odores (Gramacho et al., 2003; Kaissling & Renner, 1968)  
397 causados por patógenos ou parasitas e também na distinção entre crias saudáveis e crias doentes.

398        Sensilas basicônicas são responsáveis pela percepção de hidrocarbonetos da cutícula  
399 (Ozaki et al., 2005), essencial para o reconhecimento químico entre coespecíficos. Sensilas  
400 celocônicas estão presentes nas espécies estudadas, exceto em *Hypancistrocerus* sp e *P.*  
401 *versicolor*, as quais são consideradas higrorreceptoras sensíveis à umidade (Rebora et al., 2007)  
402 e já foram relatadas na abelha social *Melipona quadrifasciata* (Ravaiano et al., 2014). As  
403 sensilas campaniformes encontradas somente nas espécies sociais *P. paulista* e *P. versicolor*  
404 podem detectar variação de temperatura, umidade e concentração de CO<sub>2</sub> (Dietz & Humphreys,  
405 1971). Este tipo de sensila pode estar relacionada à concentração de indivíduos no mesmo local,  
406 uma vez que colônias de *P. paulista* são formadas por centenas de indivíduos (Noll & Zucchi,  
407 2000) que compartilham um ninho que possui envelope protetor (Jeanne, 1975) e a taxa de  
408 respiração dentro da colônia é alta, fazendo com que ocorra constante oscilação de CO<sub>2</sub> dentro  
409 do ninho, que eventualmente pode intoxicar o meio, sendo assim a percepção deste composto  
410 é crucial para a sobrevivência dos indivíduos (Kleineidam & Roces, 2000).

411        As sensilas além de serem essenciais para detectar as condições físicas do meio  
412 (Zacharuk, 1985), podem em vespas solitárias e, possivelmente em sociais estarem associadas  
413 ao tipo de presas que caçam. Possivelmente o tipo de presa modelou a forma do equipamento  
414 sensilar em vespas solitárias que caçam besouros e abelhas (Polidori et al., 2012). Sugerimos  
415 que vespas caçadoras de besouros podem alcançar maior sensibilidade olfativa através de  
416 sensilas basicônicas mais abundantes e maiores (aproximadamente 1,7 vezes maior que as  
417 caçadoras de abelhas) e maior densidade de sensilas placóides (aproximadamente 1,6 vezes  
418 mais densa que caçadoras de abelhas).

419        As diferenças significativas nas densidades das sensilas tricóides entre espécies  
420 solitárias e sociais e, entre algumas do mesmo nível de sociabilidade sugerem que os  
421 mecanismos para percepção estavam presentes no ancestral, visto que a densidade foi maior em  
422 espécies de hábito solitário, consideradas mais basais na escala evolutiva. Alguns trabalhos  
423 relatam maior densidade de sensilas tricóides em vespas de hábito parasita, dentre estes:  
424 Ochieng et al. (2000) em *Microplitis croceipes*, Li et al. (2014) em vespas do figo *Eupristina*  
425 sp., Polidori & Nieves-Aldrey (2014) em 41 espécies de vespas galha e Wang et al. (2018) em  
426 *Microplitis mediator*. Todos relacionam a maior presença de sensila tricóide a funções como  
427 reconhecimento de parceiros ou hospedeiros.

428        O estudo de Robertson et al. (2010) que analisou genes envolvidos na quimiorrecepção  
429 encontrou 225 receptores olfativos na vespa parasitóide *Nasonia vitripennis*, número maior que

430 na abelha social *Apis mellifera* que possui 174, os autores atribuem este resultado ao fato da  
431 vespa solitária precisar identificar potenciais parceiros e hospedeiros ou evitar substâncias  
432 nocivas em seu ambiente, enquanto a abelha social apresenta relações mutualísticas com as  
433 plantas, que presumivelmente não requerem detecção de uma grande diversidade de defensivos  
434 vegetais secundários. Espécies de abelhas solitárias ancestrais e sociais da Família Halictidae  
435 possuem densidade sensilar das antenas similar (Wittwer et al., 2017) e portanto, os autores  
436 sugerem que essa densidade de sensilas parece ter precedido a evolução da eusocialidade neste  
437 grupo.

438

## 439 **5. CONCLUSÃO**

440 Nossos resultados demonstram a complexidade da composição da cutícula, aqui medida  
441 pelo número de compostos e, também as classes de compostos predominante, esta relacionada  
442 ao nível de sociabilidade apresentada pela espécie. Espécies solitárias apresentaram menor  
443 número de compostos e com cadeias carbônicas mais curtas quando comparadas as espécies  
444 sociais. Com relação às sensilas foram encontradas diferenças qualitativas e quantitativas no  
445 qual espécies sociais apresentam mais tipos de sensilas e as solitárias maior densidade de  
446 sensilas tricóides. Portanto, pode-se concluir que nossos resultados corroboram a hipótese aqui  
447 defendida.

448

## 449 **AGRADECIMENTOS**

450 Ao apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil  
451 (CAPES) - Código de Financiamento 001. Os autores agradecem a parceria do Prof. Dr. João  
452 Carlos Silos Moraes da Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" (UNESP)  
453 para realização das fotomicrografias eletrônicas de varredura. Agradecem ao SISBIO para  
454 autorização da coleta e do transporte dos espécimes (Licença SISBIO No.1748-1), ao Conselho  
455 Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq). pela concessão das bolsas de  
456 pesquisa aos autores WFAJ (número de concessão 307998/2014-2) e CALC (número de  
457 concessão 311975/2018-6).

**TABELA 01.** Média em porcentagem e desvio padrão (M±DP) dos hidrocarbonetos cuticulares (> que 0,1%) identificados nas espécies de vespas solitárias e sociais.

Índice calculado	Nome do composto	ESPÉCIES SOLITÁRIAS			ESPÉCIES SOCIAIS			
		<i>Hypancistrocerus</i> <i>sp</i>	<i>Pachodynerus</i> <i>sp</i>	<i>Parancistrocerus</i> <i>sp</i>	<i>Mischocyttarus</i> <i>consimilis</i>	<i>Polistes</i> <i>versicolor</i>	<i>Polybia</i> <i>paulista</i>	<i>Protopolybia</i> <i>exigua</i>
1500	pentadecano	4,75±1,77	4,43±2,02	5,28±2,11	-	-	-	0,67±0,22
1600	hexadecano	-	-	-	-	-	-	0,34±0,14
1637	x-metil-hexadecano	-	-	-	-	-	-	0,56±0,20
1700	heptadecano	-	-	-	-	-	-	0,17±0,14
1756	5-metil-heptadecano	-	-	-	0,55±0,52	-	-	-
1789	x-octadeceno	-	-	-	-	-	-	0,45±0,21
1800	octadecano	<b>52,85±13,17</b>	<b>57,16±10,16</b>	<b>64,1±3,26</b>	0,20±0,03	0,11±0,03	-	1,06±0,64
1875	3-metiloctadecano	0,49±0,12	0,57±0,19	0,71±0,16	0,16±0,03	-	-	0,44±0,60
1900	nonadecano	2,60±0,56	3,05±0,63	3,44±0,29	-	-	0,52±1,55	0,12±0,06
1942	7-; 10-metilnonadecano	-	-	-	0,85±0,86	-	-	-
1960	2-metilnonadecano	-	-	-	3,64±2,84	-	-	-
1975	3-metilnonadecano	-	-	-	0,98±0,60	-	-	-
1990	x-eicoseno	<b>7,57±1,75</b>	<b>8,32±1,73</b>	<b>9,62±0,88</b>	-	-	-	0,20±0,07
2000	eicosano	2,61±0,57	2,87±0,56	3,35±0,39	0,96±0,11	-	-	0,16±0,08
2100	heneicosano	0,22±0,07	0,25±0,13	0,29±0,06	-	-	2,05±4,88	-
2115	x-metil-heneicosano	1,17±0,26	1,41±0,28	1,55±0,15	-	-	-	-
2126	x-metil-heneicosano	-	-	-	-	-	-	0,12±0,04
2139	9-metil-heneicosano	-	-	-	0,94±1,63	-	-	-
2150	5-metil-heneicosano	-	-	-	<b>10,03±9,65</b>	-	-	-
2160	4-; 2-metil-heneicosano	-	-	-	4,30±1,54	-	-	-
2170	3-metil-heneicosano	-	-	-	0,38±0,05	-	-	-
2174	x-metil-heneicosano	-	-	-	<b>10,91±4,01</b>	0,58±1,00	<b>33,04±33,76</b>	-
2195	x-docoseno	2,24±0,46	2,50±0,52	2,78±0,29	-	-	-	0,17±0,09

Índice calculado	Nome do composto	ESPÉCIES SOLITÁRIAS			ESPÉCIES SOCIAIS			
		<i>Hypancistrocerus</i> <i>sp</i>	<i>Pachodynerus</i> <i>sp</i>	<i>Parancistrocerus</i> <i>sp</i>	<i>Mischocyttarus</i> <i>consimilis</i>	<i>Polistes</i> <i>versicolor</i>	<i>Polybia</i> <i>paulista</i>	<i>Protopolybia</i> <i>exigua</i>
2200	docosano	-	-	-	0,33±0,03	-	0,14±0,41	-
2300	tricosano	1,56±0,56	0,47±0,43	0,33±0,14	0,50±0,57	-	4,30±10	-
2323	x-metiltricosano	0,67±0,15	0,82±0,15	0,87±0,07	-	-	-	-
2333	9-metiltricosano	0,59±0,59	-	-	0,15±0,11	-	-	-
2389	x-tetracoseno	0,22±0,04	0,24±0,05	0,26±0,05	-	-	-	-
2400	tetracosano	0,19±0,13	-	-	-	-	-	-
2476	x-pentacoseno	-	-	-	0,30±0,31	-	-	-
2480	x-pentacoseno	-	-	-	-	-	-	0,69±0,56
2500	pentacosano	<b>8,92±8,01</b>	0,66±0,32	0,41±0,18	0,29±0,09	-	0,97±1,62	0,35±0,10
2530	9-; 11-; 13-metilpentacosano	<b>12,45±9,27</b>	0,02±0,03	-	-	-	-	-
2552	5-metilpentacosano	-	-	-	0,11±0,11	0,23±0,03	1,52±0,71	0,35±0,10
2590	5,17-dimetilpentacosano	-	-	-	-	-	-	0,21±0,10
2600	Hexacosano	-	-	-	-	-	-	0,20±0,10
2669	9-heptacoseno	-	0,13±0,22	-	-	-	-	-
2676	7-heptacoseno	-	0,38±1,01	-	-	-	-	-
2684	1-heptacoseno	-	-	-	-	-	-	<b>9,62±2,54</b>
2700	heptacosano	0,59±0,72	4,66±2,70	2,25±1,19	1,96±0,71	1,12±0,26	4,11±2,00	2,51±4,72
2732	13-metil-heptacosano	0,18±0,25	2,90±2,89	1,21±0,91	-	0,19±0,03	1,43±1,12	0,20±0,11
2735	9-; 11-; 13-metil-heptacosano	-	-	-	-	-	0,20±0,22	-
2749	5-metil-heptacosano	-	1,41±1,44	0,67±0,49	0,14±0,04	-	0,20±0,27	-
2772	3-metil-heptacosano	-	3,20±2,42	1,84±1,01	<b>6,00±0,14</b>	2,44±0,52	2,57±1,52	0,18±0,07
2800	octacosano	-	0,31±0,5	0,12±0,19	0,25±0,06	0,30±0,06	0,42±0,35	0,18±0,07
2828	12-; 13-; 14-metiloctacosano	-	-	-	0,50±0,14	0,17±0,05	0,66±0,53	-
2835	10-; 11-; 12-metiloctacosano	-	-	-	-	-	-	0,37±0,42
2860	2-metiloctacosano	-	-	-	0,66±0,17	0,19±0,05	-	-
2874	x-nonacoseno	-	0,59±1,28	0,07±0,11	0,21±0,05	0,30±0,04	-	-

Índice calculado	Nome do composto	ESPÉCIES SOLITÁRIAS			ESPÉCIES SOCIAIS			
		<i>Hypancistrocerus</i> <i>sp</i>	<i>Pachodynerus</i> <i>sp</i>	<i>Parancistrocerus</i> <i>sp</i>	<i>Mischocyttarus</i> <i>consimilis</i>	<i>Polistes</i> <i>versicolor</i>	<i>Polybia</i> <i>paulista</i>	<i>Protopolybia</i> <i>exigua</i>
2890	x-nonacosene	-	-	-	0,11±0,09	-	-	-
2900	nonacosano	0,11±0,20	1,57±1,73	0,25±0,29	2,91±0,39	<b>5,37±0,91</b>	<b>7,24±3,91</b>	2,21±0,46
2929	9-metilnonacosano	-	0,86±0,97	0,21±0,34	-	2,34±0,58	<b>19,47±13,45</b>	-
2931	15-metilnonacosano	-	-	-	1,07±0,41	3,74±0,85	-	0,87±0,23
2935	9-; 11-; 13-; 15-metilnonacosano	-	-	-	-	0,22±0,04	-	-
2936	13-metilnonacosano	-	-	-	0,33±0,09	0,61±0,17	1,88±4,79	-
2948	5-metilnonacosano	-	0,70±0,82	0,23±0,29	-	0,55±0,08	1,06±1,11	-
2958	13-; 17-; dimetilnonacosano	-	-	-	0,28±0,20	0,23±0,11	-	-
2964	13,17-; 11,15-; 9,13-dimetilnonacosano	-	0,21±0,51	-	-	-	-	-
2970	7,17-; 13,17-dimetilnonacosano	-	-	-	-	0,98±0,33	3,31±2,88	-
2975	3-metilnonacosano	-	-	-	5,06±1,23	<b>12,24±1,35</b>	0,48±0,40	-
2985	5,11-; 5,13-dimetilnonacosano	-	-	-	0,44±0,11	-	-	-
3000	triacontano	-	-	-	1,97±0,39	0,19±0,04	3,13±1,87	-
3027	14-metiltriacontano	-	-	-	-	1,03±0,21	1,12±0,71	-
3034	15-; 14-; 13-; 12-; 11-; 10-metiltriacontano	-	-	-	1,31±0,24	-	-	-
3058	10,14-dimetiltriacontano	-	-	-	-	0,30±0,07	-	-
3060	2-metiltriacontano	-	-	-	0,97±0,38	-	-	-
3074	3-metiltriacontano	-	-	-	-	0,23±0,08	-	-
3079	Z-7-hentriaconteno	-	-	-	-	0,12±0,05	-	-
3089	x-hentriaconteno	-	-	-	0,40±0,16	-	-	-
3100	hentriacontano	-	-	-	<b>6,62±3,42</b>	1,18±0,34	0,12±0,23	3,56±0,89
3119	11-; 13-metil-hentriacontano	-	-	-	0,35±0,11	-	-	<b>19,57±2,39</b>
3123	17-; 15-; 13-metil-hentriacontano	-	-	-	3,73±0,65	<b>26,09±3,45</b>	<b>8,48±5,63</b>	-
3132	15-; 13-metil-hentriacontano	-	-	-	-	1,05±0,25	-	-
3143	7-metil-hentriacontano	-	-	-	0,50±0,27	0,18±0,12	-	-

Índice calculado	Nome do composto	ESPÉCIES SOLITÁRIAS			ESPÉCIES SOCIAIS			
		<i>Hypancistrocerus</i> <i>sp</i>	<i>Pachodynerus</i> <i>sp</i>	<i>Parancistrocerus</i> <i>sp</i>	<i>Mischocyttarus</i> <i>consimilis</i>	<i>Polistes</i> <i>versicolor</i>	<i>Polybia</i> <i>paulista</i>	<i>Protopolybia</i> <i>exigua</i>
3148	5-metil-hentriacontano	-	-	-	-	0,82±0,20	-	-
3155	13,17-dimetil-hentriacontano	-	-	-	<b>8,55±1,45</b>	2,86±0,82	-	<b>6,85±1,19</b>
3165	7,15-dimetil-hentriacontano	-	-	-	-	0,87±0,24	-	-
3171	5,15-dimetil-hentriacontano	-	-	-	0,48±0,22	1,57±0,70	-	-
3172	3-metil-hentriacontano	-	-	-	0,35±0,22	-	-	-
3179	7,11,15-trimetil-hentriacontano	-	-	-	0,49±0,11	0,29±0,10	-	0,49±0,33
3200	dotriacontano	-	-	-	2,12±0,66	0,92±0,47	0,40±0,30	0,92±0,17
3228	16-; 14-metildocotriacontano	-	-	-	2,40±0,79	1,85±0,32	-	-
3254	12,16-dimetildocotriacontano	-	-	-	0,85±0,58	0,13±0,07	-	-
3262	x-tritriaconteno	-	-	-	0,40±0,69	-	-	-
3279	Z-7-tritriaconteno	-	-	-	0,11±0,19	-	-	-
3300	tritriacontano	-	-	-	0,26±0,09	-	-	1,03±0,28
3324	11-metiltritriacontano	-	-	-	-	-	0,13±0,40	-
3329	15-metiltritriacontano	-	-	-	0,40±0,70	<b>23,51±6,36</b>	-	-
3330	15-; 13-; 11-; 17- metiltritriacontano	-	-	-	0,78±0,81	-	-	-
3338	7-metiltritriacontano	-	-	-	-	0,81±0,22	-	<b>15,45±1,53</b>
3353	13,17-dimetiltritriacontano	-	-	-	1,61±0,45	0,40±0,10	-	<b>9,13±1,51</b>
3358	11,21-dimetiltritriacontano	-	-	-	0,35±0,61	-	-	-
3365	11,15-dimetiltritriacontano	-	-	-	0,50±0,22	0,43±0,12	-	-
3377	7,15-dimetiltritriacontano	-	-	-	-	0,16±0,05	-	-
3396	7,11,21-; 7,13,21-; 7,15,21- trimetiltritriacontano	-	-	-	0,22±0,09	-	-	-
3400	tetratriacontano	-	-	-	0,45±0,26	0,68±0,31	-	0,46±0,07
3430	11-metiltetratriacontano	-	-	-	1,39±0,67	0,16±0,04	-	-
3457	2-metiltetratriacontano	-	-	-	1,15±0,79	-	-	-
3516	x-metilpentatriacontano	-	-	-	-	-	-	<b>7,22±0,64</b>

Índice calculado	Nome do composto	ESPÉCIES SOLITÁRIAS			ESPÉCIES SOCIAIS			
		<i>Hypancistrocerus</i> <i>sp</i>	<i>Pachodynerus</i> <i>sp</i>	<i>Parancistrocerus</i> <i>sp</i>	<i>Mischocyttarus</i> <i>consimilis</i>	<i>Polistes</i> <i>versicolor</i>	<i>Polybia</i> <i>paulista</i>	<i>Protopolybia</i> <i>exigua</i>
3530	11-; 13-; 15-; 17- metilpentatriacontano	-	-	-	0,32±0,10	0,75±0,11	-	-
3548	13,17-dimetilpentatriacontano	-	-	-	0,32±0,24	0,13±0,07	-	-
3557	11,21-dimetilpentatriacontano	-	-	-	-	-	-	<b>8,28±1,41</b>
3563	7,11-dimetilpentatriacontano	-	-	-	0,32±0,13	-	-	-
3594	hexatriacontano	-	-	-	0,22±0,15	-	-	-
3630	13-metil-heptatriacontano	-	-	-	0,29±0,25	-	-	-
3654	NI	-	-	-	0,42±0,37	-	-	1,59±0,19
3759	11,21-dimetil-heptatriacontano	-	-	-	0,20±0,13	-	-	2,56±0,55

Áreas com grafia em negrito: compostos majoritários que possuem área relativa acima de 5%.

NI-Não identificado

## REFERÊNCIAS

- Abràmoff, M. D., Magalhães, P. J. & Ram, S. J. (2004). Image processing with ImageJ. *Biophotonics International*, 11, 36-42.
- Agmon, I., Plotkin, M., Ermakov, N. Y., Barkay, Z., & Ishay, J. S. (2006). Antennal and cephalic organelles in the social wasp *Paravespula germanica* (Hymenoptera, Vespinae): form and possible function. *Microscopy research and technique*, 69(1), 46-52. doi: 10.1002/jemt.20271
- Alcock, J. (2016). *Comportamento animal: uma abordagem evolutiva*. Artmed editora.
- Ayasse, M., Paxton, R. J., & Tengö, J. (2001). Mating behavior and chemical communication in the order Hymenoptera. *Annual Review of Entomology*, 46(1), 31-78. doi: 10.1146/annurev.ento.46.1.31
- Bagnères, A. G., Killian, A., Clement, J. L., & Lange, C. (1991). Interspecific recognition among termites of the genus *reticulitermes*: Evidence for a role for the cuticular hydrocarbons. *Journal of Chemical Ecology*, 17(12), 2397-2420. doi: 10.1007/BF00994590
- Billen, J. (2006). Signal variety and communication in social insects. *Proceedings of the Section Experimental and Applied Entomology*, 17, 9-25.
- Billen, J., & Sobotník, J. (2015). Insect exocrine glands. *Arthropod Structure & Development*, 44(5), 399-400. doi: 10.1016/j.asd.2015.08.010
- Bleeker, M. A., Smid, H. M., Van Aelst, A. C., Van Loon, J. J., & Vet, L. E. (2004). Antennal sensilla of two parasitoid wasps: a comparative scanning electron microscopy study. *Microscopy Research and Technique*, 63(5), 266-273. doi: 10.1002/jemt.20038
- Blomquist, G. J. & Bagnères, A. G. (2010). Introduction: history and overview of insect hydrocarbons. In G. J. Blomquist & A. G. Bagnères (Eds.), *Insect Hydrocarbons: Biology, Biochemistry and Chemical Ecology* (pp. 3–18). New York, NY: Cambridge University Press. doi: 10.1111/j.1744-7917.2012.01526.x
- Bonavita-Cougourdan, A., Clément, J. L. & Lange, C. (1987). Nestmate recognition: the role of cuticular hydrocarbons in the ant *Camponotus vagus*. *Journal of Entomological Science*, 22, 1-10.
- Bonavita-Gougourdan, A., Theraulaz, G., Bagnères, A. G., Roux, M., Pratte, M., Provost, E. & Clément, E. L. (1991). Cuticular hydrocarbons, social organization and ovarian development in a polistine wasp: *Polistes dominulus* Christ. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 100B(4), 667-680. doi: 10.1016/0305-0491(91)90272-F
- Bonelli, M., Lorenzi, M. C., Christidès, J. P., Dupont, S., & Bagnères, A. G. (2015). Population diversity in cuticular hydrocarbons and mtDNA in a mountain social wasp. *Journal of Chemical Ecology*, 41(1), 22-31. doi: 10.1007/s10886-014-0531-0
- Breed, M. D., Cook, C. N., McCreery, H. F., & Rodriguez, M. (2015). Nestmate recognition in Eusocial Insects: The Honeybee as a Model System. In L. Aquiloni, & E. Tricarico (Eds.), *Social Recognition in Invertebrates* (pp. 147-164). Cham., Springer. doi: 10.1007/978-3-319-17599-7\_9
- Brown, W. V., Spradbery, J. P. & Lacey, M. J. (1991). Changes in the cuticular hydrocarbon composition during development of the social wasp, *Vespula germanica* (F.) (Hymenoptera: Vespidae). *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*, 99(3), 553-562. doi: 10.1016/0305-0491(91)90337-D



- Carpenter, J. M. & Marques, O. M. (2001). *Contribuição ao estudo dos vespídeos do Brasil (Insecta; Hymenoptera; Vespoidea, Vespidae)*. Cruz das Almas, Universidade Federal da Bahia, Departamento de Fitotecnia, 3, 147 p.
- Chapman, R. F. (1982). Chemoreception: The significance of receptor numbers. *Advances in Insect Physiology*, 16, 247-333. doi: 10.1016/S0065-2806(08)60155-1
- Chapman R. F. (1998). *The Insects- structure and function*. Cambridge, MA: Harvard University press.
- Chen, H. H., Zhao, Y. X. & Kang, L. (2003). Antennal sensilla of grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) in relation to food preferences and habits. *Journal of Biosciences*, 28, 743-752. doi: 10.1007/BF02708435
- Cruz-Landim, C. (2009). *Abelhas: morfologia e função de sistemas*. São Paulo, SP: Editora Unesp.
- Cuvillier-Hot, V., Cobb, M., Malosse, C. & Peeters, C. (2001). Sex, age and ovarian activity affect cuticular hydrocarbons in *Diacamma ceylonense*, a queenless ant. *Journal of Insect Physiology*, 47, 485-493. doi: 10.1016/S0022-1910(00)00137-2
- D’Ettorre, P. & Lenoir, A. (2010). Nestmate recognition. In L. Lach, CL Parr, KL Abbott (Eds.), *Ant ecology* (pp. 194–209). Oxford: Oxford University Press. doi: 10.1093/acprof:oso/9780199544639.001.0001
- Dani, F. R. (2006). Cuticular lipids as semiochemicals in paper wasps and other social insects. *Annales Zoologie Fennici*, 43(5-6), 500-514.
- Dani, F. R., Morgan, E. D. & Turillazzi, S. (1996). Dufour gland secretion of *Polistes* wasp: chemical composition and possible involvement in nestmate recognition (Hymenoptera: Vespidae). *Journal of Insect Physiology*, 42(6), 541-548. doi: 10.1016/0022-1910(95)00136-0
- Dani, F. R., Jones, G. R., Destri, S., Spencer, S. H. & Turillazzi, S. (2001). Deciphering the recognition signature within the cuticular chemical profile of paper wasps. *Animal Behaviour*, 62, 165-171. doi: 10.1006/anbe.2001.1714
- Das, P., Chen, L., Sharma, K. R. & Fadamiro, H. Y. (2011) Abundance of antennal chemosensilla in two parasitoid wasps with different degree of host specificity may explain sexual and species differences in their response to host-related volatiles. *Microscopy Research and Technique*, 74, 900-909. <https://doi.org/10.1002/jemt.20974>
- Dietz, A. & Humphreys, W. J. (1971). Scanning electron microscopic studies of antennal receptors of the worker honey bee, including sensilla campaniformia. *Annals of the Entomological Society of America*, 64, 919-925. <https://doi.org/10.1093/aesa/64.4.919>
- Duarte, B. F., Michelutti, K. B., Antonialli-Junior, W. F., & Cardoso, C. A. (2019). Effect of temperature on survival and cuticular composition of three different ant species. *Journal of Thermal Biology*, 80, 178-189. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2019.02.005>
- Dumpert, K. (1972). Alarmstoffrezeptoren auf der Antenne von *Lasius fuliginosus* (Latr.) (Hymenoptera, Formicidae). *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 76, 403-425. <https://doi.org/10.1007/BF00337782>
- Espelie, K. E., Gamboa, G. J., Grudzien, T. A., & Bura, E. A. (1994). Cuticular hydrocarbons of the paper wasp, *Polistes fuscatus*: a search for recognition pheromones. *Journal of Chemical Ecology*, 20(7), 1677-1687. <https://doi.org/10.1007/BF02059889>
- Faucheux, M. J., Kristensen, N. P. & Yen, S. H. (2006). The antennae of neopseustid moths: morphology and phylogenetic implications with special reference to the sensilla (Insecta;

- Lepidoptera; Neopseustidae). *Zoologischer Anzeiger*, 245, 131-142. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2006.05.004>
- Frasnelli, E. & Vallortigara, G. (2017). Distribution of antennal olfactory and non-olfactory sensilla in different species of bees. *Symmetry*, 9(135), 135. <https://doi.org/10.3390/sym9080135>
- Frasnelli, E., Anfora, G., Trona, F., Tessarolo, F. & Vallortigara, G. (2010). Morpho-functional asymmetry of the olfactory receptors of the honeybee (*Apis mellifera*). *Behavioural Brain Research*, 209, 221–225. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2010.01.046>
- Freelance, C. B., Majoe, M., Tierney, S. M., & Elgar, M. A. (2018). Antennal asymmetry is not associated with social behaviour in Australian Hymenoptera, *Austral Entomology*. <https://doi.org/10.1111/aen.12368>
- Gamboa, G. J., Reeve, H. K. & Pfennig, D. W. (1986). The evolution and ontogeny of Nestmate recognition in social wasps. *Annual Review Entomology*, 31, 431-454. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.31.010186.002243>
- Gamboa, G. J., Grudzier, T. A., Espelie, K. A. & Bura, E. A. (1996). Kin recognition in social wasps: combining behavioral and chemical evidence. *Animal Behaviour*, 51, 625-629. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0067>
- Gao, Y., Luo, L. Z. & Hammond, A. (2007). Antennal morphology, structure and sensilla distribution in *Microplitis pallidipes* (Hymenoptera: Braconidae). *Micron*, 38, 684-693. <https://doi.org/10.1016/j.micron.2006.09.004>
- Garófalo, C. A. (2000). Comunidades de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) que utilizam ninhos-armadilhas em fragmentos de mata do Cerrado de São Paulo. *Anais do Encontro sobre Abelhas*, 4, 121-128.
- Gibbs, A. G. (1998). Water-proofing properties of cuticular lipids. *American Zoologist*, 38, 471-482. <https://doi.org/10.1093/icb/38.3.471>
- Gibbs A., Pomonis J. G. (1995). Physical properties of insect cuticular hydrocarbons: the effects of chain length, methyl-branching and unsaturation. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 112(2), 243-249. [https://doi.org/10.1016/0305-0491\(95\)00081-X](https://doi.org/10.1016/0305-0491(95)00081-X)
- Gibbs, A. G., Louie, A. K., Ayala, J. A. (1998). Effects of temperature on cuticular lipids and water balance in a desert *Drosophila*: is thermal acclimation beneficial?. *Journal of Experimental Biology*, 201(1), 71-80.
- Gramacho, K. P., Gonçalves, L. S., Stort, A. C. & Noronha, A. B. (2003). Is the number of antennal plate organs (sensilla placodea) greater in hygienic than in non-hygienic Africanized honey bees? *Genetics and Molecular Research: GMR*, 2(3), 309-316.
- Greene, M. J., & Gordon, D. M. (2003). Social insects: cuticular hydrocarbons inform task decisions. *Nature*, 423(6935), 32. <https://doi.org/10.1038/423032a>
- Hefetz, A., (2007). The evolution of hydrocarbon pheromone parsimony in ants (Hymenoptera: Formicidae) – interplay of colony odor uniformity and odor idiosyncrasy. A review. *Myrmecological News*, 10, 59-68.
- Hermes, M. G., Somavilla, A. & Andena, S. R. (2019). Vespidae in Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. PNUD. Disponível em: <<http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/4019>>. Acesso em: 22 Janeiro de 2019.
- Howard, R. W. (1992). Comparative analysis of cuticular hydrocarbons from the ectoparasitoids *Cephalonomia waterstoni* and *Laelius utilis* (Hymenoptera: Bethylinidae)

- and their respective hosts, *Cryptolestes ferrigineus* (Coleoptera: Cucujidae) and *Trogoderma variabile* (Coleoptera: Dermestidae). *Annals Entomological Society of America*, 85, 317-325. <https://doi.org/10.1093/aesa/85.3.317>
- Howard, R. W. (2001). Cuticular hydrocarbons of adult *Pteromalus cerealellae* (Hymenoptera: Pteromalidae) and two larval hosts, angoumois grain moth (Lepidoptera: Gelechiidae) and cowpea weevil (Coleoptera: Bruchidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 94(1), 152-158. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2001\)094\[0152:CHOAPC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2001)094[0152:CHOAPC]2.0.CO;2)
- Howard, R. W., Perez-Lachaud, G. & Lachaud, J-P. (2001). Cuticular hydrocarbons of *Kapala sulcifacies* (Hymenoptera: Eucharitidae) and its host, the ponerine ant *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 94, 707-16. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2001\)094\[0707:CHOKSH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2001)094[0707:CHOKSH]2.0.CO;2)
- Howard, R., & Blomquist, G. (2005). Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. *Annual Review of Entomology*, 50, 371-393. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.50.071803.130359>
- Jackson, L. L. (1983). Cuticular hydrocarbons of the milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus* by age and sex. *Insect Biochemistry*, 13(1), 19-25. [https://doi.org/10.1016/0020-1790\(83\)90060-4](https://doi.org/10.1016/0020-1790(83)90060-4)
- Jeanne, R. L. (1975). Behavior during swarm movement in *Stelopolybia areata* (Hymenoptera: Vespidae). *Psyche*, 82(2), 259-264. <https://doi.org/10.1155/1975/28510>
- Kaib, M., Jmhasly, P., Wilfert, L., Durka, W., Franke, S., Francke, W., Leuthold, R. H., & Brandl, R (2004). Cuticular hydrocarbons and aggression in the termite *Macrotermes subhyalinus*. *Journal of Chemical Ecology*, 30(2), 365-385. <https://doi.org/10.1023/B:JOEC.0000017983.89279.c5>
- Kaissling, K. E. & Renner, M. (1968). Specialized chemoreceptors in the pore plates of *Apis*. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 59, 357-361.
- Kather, R., & Martin, S. J. (2015). Evolution of cuticular hydrocarbons in the Hymenoptera: A meta-analysis. *Journal of Chemical Ecology*, 41(10), 871-883. <https://doi.org/10.1007/s10886-015-0631-5>
- Khidr, S. K., Mayes, S. & Hardy, I. C. W. (2013). Primary and secondary sex ratios in a gregarious parasitoid with local mate competition. *Behavioral Ecology*, 24(2), 435-443. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars181>
- Kleineidam, C., & Roces, F. (2000). Carbon dioxide concentrations and nest ventilation in nests of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Insectes Sociaux*, 47, 241-248. <https://doi.org/10.1007/PL00001710>
- Kroiss, J., Bordon, S., & Strohm, E. (2008). Hydrocarbons in the nest material of a solitary digger wasp represent a kairomone for a specialized cuckoo wasp. *Animal Behaviour*, 76(5), 1555-1563. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.07.013>
- Krombein, K. V. (1967). *Trap-nesting wasps and bees: Life histories, nests and associates*. Washington: Smithsonian Press. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.46295>
- Leonhardt, S. D., Menzel, F., Nehring, V., & Schmitt, T. (2016). Ecology and evolution of communication in social insects. *Cell*, 164(6), 1277-1287. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2016.01.035>

- Li, Z., Yang, P., Peng, Y. & Yang, D. (2014). Ultrastructure and distribution of sensilla on the antennae of female fig wasp *Eupristina* sp. (Hymenoptera: Agaonidae). *Acta Zoologica (Stockholm)*, 95, 73-83. <https://doi.org/10.1111/azo.12010>
- Lockey, K. H. (1988). Lipids of the insect cuticle: origin, composition and function. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*, 89(4), 595-645.
- Lorenzi, M. C., Bagnères, A. G., Clément, J. L. & Turillazzi, S. (1997). *Polistes biglumis bimaculatus* epicuticular hydrocarbons and nestmate recognition (Hymenoptera, Vespidae). *Insectes Sociaux*, 44, 123-138. <https://doi.org/10.1007/s000400050035>
- Lorenzi, M. C., Azzani, L., & Bagnères, A. G. (2014). Evolutionary consequences of deception: Complexity and informational content of colony signature are favored by social parasitism. *Current Zoology*, 60(1), 137-148. <https://doi.org/10.1093/czoolo/60.1.137>
- Macgarigal, K., Cushman, S. A. & Stafford, S. G. (2000). *Multivariate statistics for wildlife and ecology research*. New York: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-1-4612-1288-1>
- Meskali, M., Bonavita-Cougourdan, A., Provost, E., Bagnères, A. G., Dusticier, G., & Clément, J. L. (1995). Mechanism underlying cuticular hydrocarbon homogeneity in the ant *Camponotus vagus* (SCOP.) (Hymenoptera: Formicidae): Role of postpharyngeal glands. *Journal of Chemical Ecology*, 21(8), 1127-1148. <https://doi.org/10.1007/BF02228316>
- Michelutti, K. B., Cardoso, C. A. L., & Antonialli-Junior, W. F. (2017). Evaluation of chemical signatures in the developmental stages of *Mischocyttarus consimilis* Zikán (Hymenoptera, Vespidae) employing gas chromatography coupled to mass spectrometry. *Revista Virtual de Química*, 9, 535-547. <https://doi.org/10.21577/1984-6835.20170031>
- Michelutti, K. B., Soares, E. R. P., Sguarizi-Antonio, D., Piva, R. C., Suárez, Y. R., Cardoso, C. A. L., & Antonialli-Junior, W. F. (2018). Influence of temperature on survival and cuticular chemical profile of social wasps. *Journal of Thermal Biology*, 71, 221-231. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2017.11.019>.
- Murakami, A. S. N., Nunes, T. M., Desuó, I. C., Shima, S. N., Mateus, S., (2015). The cuticular hydrocarbons profiles in the colonial recognition of the Neotropical eusocial wasp, *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera: Vespidae). *Sociobiology*, 62, 109-115. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v62i1.109-115>
- Nakanishi, A., Nishino, H., Watanabe, H., Yokohari, F. & Nishikawa, M. (2009). Sex-specific antennal sensory system in the ant *Camponotus japonicus*: structure and distribution of sensilla on the flagellum. *Cell and Tissue Research*, 338, 79-97. <https://doi.org/10.1007/s00441-009-0863-1>.
- Nation, J. L. (2002). *Insect physiology and biochemistry*. CRC Press Book. <https://doi.org/10.1023/A:1021485306837>
- Noll, F. B. & Zucchi R. (2000). Increasing caste differences related to life cycle progression in some Neotropical swarm-founding polygynic polistine wasps (Hymenoptera Vespidae Epiponini). *Ethology Ecology & Evolution*, 12, 43-65. <https://doi.org/10.1080/03949370.2000.9728322>
- O'Neill, K. M. (2001). *Solitary wasps: Behavior and natural history*. New York, Comstock Publishing Associates.

- Ochieng, S. A., Park, K. C., Zhu, J. W. & Baker, T. C. (2000). Functional morphology of antennal chemoreceptors of the parasitoid *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae). *Arthropod Structure & Development*, 29, 231–240.
- Ozaki, M., Wada-Katsumata, M., Fujikawa, K., Iwasaki, M., Yokohari, F., Satoji, Y., Nisimura, T. & Yamaoka, R. (2005). Ant nestmate and non-nestmate discrimination by a chemosensory sensillum. *Science*, 309, 311-314. <https://doi.org/10.1126/science.1105244>
- Paula, M. C., Antonialli-Junior, W. F., Mendonça, A., Michelutti, K. B., Eulalio, A. D., Cardoso, C. A. L., Lima, T. & Von Zuben, C. J. (2016). Chemotaxonomic profile and intraspecific variation in the blow fly of forensic interest *Chrysomya megacephala* (Diptera: Calliphoridae). *Journal of Medical Entomology*, 54(1), 14-23. <https://doi.org/10.1093/jme/tjw142>
- Paula, M. C., Michelutti, K. B., Eulalio, A. D., Piva, R. C., Cardoso, C. A. L., & Antonialli-Junior, W. F. (2018). New method for estimating the post-mortem interval using the chemical composition of different generations of empty puparia: Indoor cases. *PloS one*, 13(12), e0209776. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0209776>
- Pickett, K. M. & Carpenter, J. M. (2010). Simultaneous Analysis and the Origin of Eusociality in the Vespidae (Insecta: Hymenoptera). *Arthropod Systematics & Phylogeny*, 68(1), 3-33.
- Polidori, C. & Nieves-Audrey, J. L. (2014). Diverse Filters to Sense: Great Variability of Antennal Morphology and Sensillar Equipment in Gall-Wasps (Hymenoptera: Cynipidae). *PLoS ONE*, 9(7), e101843. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0101843>
- Polidori, C., García, A. J. & Nieves-Aldrey, J. L. (2012). Antennal sensillar equipment in closely related predatory wasp species (Hymenoptera: Philanthinae) hunting for different prey types. *Comptes Rendus Biologies*, 335, 279-291. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2012.03.008>.
- Quinn, G. P. & Keough M. J. (2002). *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge, Cambridge University Press.
- R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org>.
- Ravaiano, S. V., Ferreira, R. P., Campos, L. A. O., & Martins, G. F. (2014). The antennal sensilla of *Melipona quadrifasciata* (Hymenoptera: Apidae: Meliponini): A study of different sexes and castes. *Naturwissenschaften*, 101(8), 603-611. <https://doi.org/10.1007/s00114-014-1184-0>
- Rebora, M., Piersanti, S., Almaas, T. J. & Gaino, E. (2007). Hygroreceptors in the larva of *Libellula depressa* (Odonata: Libellulidae). *Journal of Insect Physiology*, 53, 550-558. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2007.02.006>
- Renthal, R., Velasquez, D., Olmos, D., Hampton, J. & Wergin, W. P. (2003). Structure and distribution of antennal sensilla of the red imported fire ant. *Micron*, 34, 405-413. [https://doi.org/10.1016/S0968-4328\(03\)00050-7](https://doi.org/10.1016/S0968-4328(03)00050-7)
- Robertson, H. M., Gadau, J., & Wanner, K. W. (2010). The insect chemoreceptor superfamily of the parasitoid jewel wasp *Nasonia vitripennis*. *Insect Molecular Biology*, 19, 121-136. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2583.2009.00979.x>
- Ruchty, M., Romani, R., Kuebler, L. S., Ruschioni, S., Roces, F., Isidoro, N., Kleineidam, C. J. (2009). The thermo-sensitive sensilla coeloconica of leaf-cutting ants (*Atta*

- vollenweideri). *Arthropod Structure and Development*, 38, 195-205. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2008.11.001>
- Ruther, J., Döring, M. & Steiner, S., (2011). Cuticular hydrocarbons as contact sex pheromone in the parasitoid *Dibrachys cavus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 140, 59-68. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2011.01129.x>
- Schneider, C. A., Rasband, W. S. & Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9, 671-675. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>
- Sevala, V. L., Bagnères, A. G., Kuenzli, M., Blomquist, G. J., & Schal, C. (2000). Cuticular hydrocarbons of the dampwood termite, *Zootermopsis nevadensis*: caste differences and role of lipophorin in transport of hydrocarbons and hydrocarbon metabolites. *Journal of Chemical Ecology*, 26(3), 765-789. <https://doi.org/10.1023/A:1005440624678>
- Signorotti, L., Cappa, F., D’Ettorre, P. & Cervo R. (2014). Novel Insights into the Ontogeny of Nestmate Recognition in *Polistes* Social Wasps. *PLoS One*, 9(5), e97024. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097024>
- Silva, E. R. S., Michelutti, K. B., Antonialli-Junior, W. F., Batistote, M., & Cardoso, C. A. L. (2016). Chemical signatures in the developmental stages of *Protopolybia exigua*. *Genetics and Molecular Research*, 15, 1-12. <https://doi.org/10.4238/gmr.15017586>
- Singer, T. L., Espelie, K. E., & Gamboa, G. J. (1998). Nest and nestmate discrimination in independent-founding paper wasps. In r. K. Vander Meer et al. (Eds.), *Pheromone communication in social insects: ants, wasps, bees, and termites*, (pp.104-125). Westview, Boulder.
- Soares, E. R. P., Batista, N. R., Souza, R. D. S., Torres, V. D. O., Cardoso, C. A. L., Nascimento, F. S., & Antonialli-Junior, W. F. (2017). Variation of cuticular chemical compounds in three species of *Mischocyttarus* (Hymenoptera: Vespidae) eusocial wasps. *Revista Brasileira de Entomologia*, 61(3), 224-231. <https://doi.org/10.1016/j.rbe.2017.05.001>
- Strohm, E., Kroiss, J., Herzner, G., Laurien-Kehnen, C., Boland, W., Schreier, P., & Schmitt, T. (2008). A cuckoo in wolves' clothing? Chemical mimicry in a specialized cuckoo wasp of the European beewolf (Hymenoptera, Chrysididae and Crabronidae). *Frontiers in Zoology*, 5(1), 2. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-5-2>
- Syvertsen, T. C., Jackson, L. L., Blomquist, G. J. & Vinson, S. B. (1995). Alkadienes mediating courtship in the parasitoid *Cardiochiles nigriceps* (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Chemical Ecology*, 21(12), 1971-1989. <https://doi.org/10.1007/BF02033856>
- Thomas, M. L., & Simmons, L. W. (2008). Sexual dimorphism in cuticular hydrocarbons of the Australian field cricket *Teleogryllus oceanicus* (Orthoptera: Gryllidae). *Journal of Insect Physiology*, 54, 1081-1089. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2008.04.012>
- Tokoro, M. & Makino, S. I. (2011). Colony and Caste Specific Cuticular Hydrocarbon Profiles in the Common Japanese Hornet, *Vespa analis* (Hymenoptera, Vespidae). *Japan Agricultural Research Quarterly: Japan International Research Center for Agricultural Sciences*, 45(3), 277-283. <https://doi.org/10.6090/jarq.45.277>
- Van Baaren, J., Boivin, G., Bourdais, D. & Roux, O. (2007). Antennal sensilla of hymenopteran parasitic wasps: variations linked to host exploitation behavior. In A. Mendez Vilas & J. Diaz Alvarez (Eds.), *Modern research and educational topics in microscopy*, (pp. 345-352). Badajoz: Formatex.
- Van Den Dool, H. & Kratz, P. D. (1963). Generalization of the retention index system including linear temperature programmed gas-liquid partition chromatography. *Journal of Chromatography*, 11(1), 463-471. [https://doi.org/10.1016/S0021-9673\(01\)80947-X](https://doi.org/10.1016/S0021-9673(01)80947-X)

- Vilela, E. F. & Della Lucia, T. M. C. (2001). *Feromônios de insetos: Biologia, química e emprego no manejo de pragas*. Ribeirão Preto-SP: Holos Editora.
- Wagner, D., Tissot, M. & Gordon, D. (2001). Task-related environment alters the cuticular hydrocarbon composition of harvester ants. *Journal of Chemical Ecology*, 27:1805-1819. <https://doi.org/10.1023/A:101040872>
- Wang, S. N., Shan, S., Liu, J. T., Li, R. J., Lu, Z. Y., Dhilloo, K. H., Khashaveh, A. & Zhang, Y. J. (2018). Characterization of antennal chemosensilla and associated odorant binding as well as chemosensory proteins in the parasitoid wasp *Microplitis mediator* (Hymenoptera: Braconidae). *Scientific reports*, 8. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-25996-3>
- Weiss, K., Parzefall, C. & Herzner, G. (2014). Multifaceted defense against antagonistic microbes in developing offspring of the parasitoid wasp *Ampulex compressa* (Hymenoptera, Ampulicidae). *PloS One*, 9(6), e98784. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.07.010>
- Wittwer, B., Hefetz, A., Simon, T., Murphy, L. E., Elgar, M. A., Pierce, N. E. & Kocher, S. D. (2017). Solitary bees reduce investment in communication compared with their social relatives. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114, 6569-6574. <https://doi.org/10.1073/pnas.1620780114>
- Wurdack, M., Polidori, C., Keller, A., Feldhaar, H., & Schmitt, T. (2017). Release from prey preservation behavior via prey switch allowed diversification of cuticular hydrocarbon profiles in digger wasps. *Evolution*, 71(11), 2562-2571. <https://doi.org/10.1111/evo.13322>
- Yusuf, A. A., Pirk, C. W., Crewe, R. M., Njagi, P. G., Gordon, I., & Torto, B. (2010). Nestmate recognition and the role of cuticular hydrocarbons in the African termite raiding ant *Pachycondyla analis*. *Journal of Chemical Ecology*, 36(4), 441-448. <https://doi.org/10.1007/s10886-010-9774-6>
- Zacharuk, R. Y. (1985). *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology*. New York: Pergamon Press. [https://doi.org/10.1016/0020-1790\(85\)90131-3](https://doi.org/10.1016/0020-1790(85)90131-3)
- Zhu, G. H., Ye, G. Y., Hu, C., Xu, X. H., & Li, K. (2006). Development changes of cuticular hydrocarbons in *Chrysomya rufifacies* larvae: potential for determining larval age. *Medical and Veterinary Entomology*, 20(4), 438-444. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2915.2006.00651.x>

1 **CAPÍTULO 3**

2 **RELAÇÃO ENTRE A ASSINATURA QUÍMICA COLONIAL DE VESPAS SOCIAIS**  
3 **COM SEUS NINHOS E SUBSTRATOS DE NIDIFICAÇÃO**

4 Observação: Este capítulo está de acordo com as normas da revista *Sociobiology*, disponível  
5 no endereço eletrônico:

6 <http://periodicos.uefs.br/ojs/index.php/sociobiology/about/submissions#authorGuidelines>

7

8

9

10

11

12

13

14

15

16

D SGUARIZI ANTONIO<sup>1</sup>, VI AKAMINE†, KB MICHELUTTI<sup>1</sup>, ERP SOARES<sup>2</sup>, CAL  
CARDOSO<sup>1</sup>, VO TORRES<sup>3</sup>, WF ANTONIALI JUNIOR<sup>1,2,3</sup>

17

18

19

20

21

22

23

24

<sup>1</sup>-Programa de Pós-Graduação em Recursos Naturais, Universidade Estadual de Mato Grosso  
do Sul, Dourados-MS, Brasil.

†In memoriam.

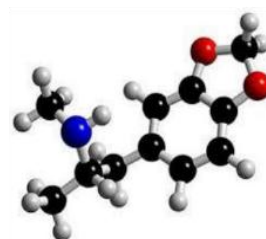
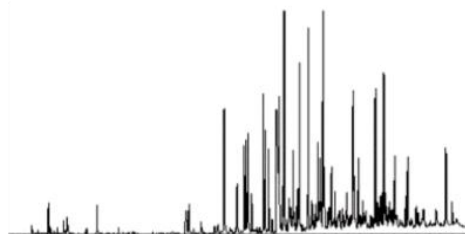
<sup>2</sup>-Laboratório de Ecologia Comportamental, Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul,  
Dourados-MS, Brasil.

<sup>3</sup>-Programa de Pós-Graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade,  
Universidade Federal da Grande Dourados, Dourados-MS, Brasil.

25

**GRAPHICAL ABSTRACT**

**Hidrocarbonetos de vespas sociais  
que nidificam em plantas**



26

27



28 **RESUMO-** As vespas sociais constroem seus ninhos utilizando material vegetal e podem  
29 ocupar diferentes tipos de habitats. A organização da sociedade destes insetos é baseada em um  
30 sistema de comunicação complexo, e parte deste sistema é composto por sinais da cutícula que  
31 atua com uma assinatura química específica. Estes compostos podem variar tanto por fatores  
32 genéticos como ambientais e neste último caso é possível que o ambiente de nidificação possa  
33 interferir nesta composição. O objetivo deste estudo foi testar a hipótese de que há uma relação  
34 entre os compostos cuticulares de colônias e ninhos de vespas sociais com seus substratos de  
35 nidificação. Coletamos três colônias encontradas nidificadas em plantas das espécies de vespas  
36 sociais: *Protopolybia exigua*, *Polybia occidentalis* e *Polistes versicolor*, em áreas urbanas e de  
37 mata na região sudoeste do estado de Mato Grosso do Sul, Brasil. Foi realizada extração dos  
38 compostos químicos das fêmeas, do material do ninho e das plantas e avaliado por  
39 Cromatografia Gasosa Acoplada à Espectrometria de Massas. Os resultados mostram que há  
40 uma nítida relação entre a composição química das fêmeas, do material de seus ninhos e das  
41 plantas onde suas colônias estavam nidificadas. Assim podemos inferir que parte dos compostos  
42 da assinatura colonial venha do próprio substrato de nidificação, portanto, as vespas podem  
43 selecionar o sítio de nidificação em função desta relação, uma vez que pode haver elementos  
44 essenciais na planta para compor a assinatura da colônia.

45  
46 **PALAVRAS-CHAVE:** Hidrocarbonetos, *Protopolybia exigua*, *Polybia occidentalis*, *Polistes*  
47 *versicolor*

48

49 **ABSTRACT-** Social wasps build their nests using plant material and can occupy different  
50 habitats. The society organization of these insects is based on a complex communication  
51 system, and part of this system is composed of cuticular signals that act as a specific chemical  
52 signature. These compounds may vary both by genetic and environmental factors and in the  
53 latter case it is possible that the nesting environment may interfere with this composition. The  
54 aim of this study was to test the hypothesis that there is a relationship between the cuticular  
55 compounds of colonies and nests of social wasps with their nesting substrates. We collected  
56 three colonies, nested in plants, of the social wasp species: *Protopolybia exigua*, *Polybia*  
57 *occidentalis* and *Polistes versicolor*, in urban and forest areas in the southwestern region of the  
58 state of Mato Grosso do Sul, Brazil. The chemical compounds were extracted from females,  
59 nest material and plants, and assessed by Gas Chromatography Coupled to Mass Spectrometry.  
60 The results show there is a clear relationship between the chemical composition of females,  
61 their nest material and plants where their colonies were nested. Thus, we can infer that part of  
62 the compounds of the colonial signature comes from the nesting substrate itself; therefore, the  
63 wasps can select the nesting site as a function of this relation, since there may be essential  
64 elements in the plant to compose the colonial signature.

65 **KEYWORDS:** Hydrocarbons, *Protopolybia exigua*, *Polybia occidentalis*, *Polistes versicolor*.

66

67

68

69

70

71

## 72 INTRODUÇÃO

73 As vespas sociais, também chamadas de marimbondos ou cabas fazem parte da fauna  
74 Neotropical de insetos (Silveira, 2002) e suas colônias são constituídas por um conjunto de  
75 indivíduos da mesma espécie, os quais mantêm uma relação de coesão e benefício habitando  
76 uma estrutura física comum, denominada de ninho (Mcglynn, 2012). Os ninhos de vespas  
77 sociais são construídos com material vegetal que é triturado e misturado com água e secreção  
78 salivar, resultando em um produto semelhante ao papel, sendo assim conhecidas como “vespas  
79 papel” (Richards & Richards, 1951). Estes ninhos podem variar em espessura e textura entre os  
80 diversos grupos de vespas, além da presença ou não do pedúnculo ou invólucros protetores,  
81 características que diferenciam os grupos e que evoluíram influenciadas principalmente pela  
82 predação por formigas (Jeanne, 1975) e condições climáticas (Corbara et al., 2009).

83 É fundamental para a sobrevivência das vespas sociais o sucesso no estabelecimento de  
84 uma nova colônia (Hunt, 2007) e para isso a escolha do local de nidificação é primordial. Neste  
85 sentido, os substratos selecionados fornecem abrigo e proteção aos adultos e imaturos (Jeanne,  
86 1975), promovendo controle homeostático (Jones & Oldroyd, 2007) e protegendo contra  
87 predadores (Smith et al., 2002). As vespas sociais podem nidificar em substratos naturais  
88 disponíveis, como em folhas, caules ocos de árvores, cupinzeiros abandonados, ramos vegetais,  
89 frestas em rochas ou cavidades naturais no solo (Carpenter & Marques, 2001), enquanto que  
90 nas áreas urbanas, as colônias são frequentemente encontradas em estruturas artificiais, o que  
91 aponta para um alto grau de sinantropismo em algumas espécies (Alvarenga et al., 2010).

92 A maioria das espécies podem variar seus hábitos de nidificação em função das  
93 condições ambientais adversas e substratos disponíveis (Wenzel, 1991; Marques & Carvalho,  
94 1993; Santos & Gobbi, 1998). As espécies *Apoica pallens*, *Brachygastra lecheguana*, *Polistes*  
95 *canadensis*, *Protonectarina sylveirae* e as espécies de *Polybia ignobilis*, *P. occidentalis*, *P.*  
96 *paulista* e *P. sericea* podem ser encontradas em diversas formas de vegetação, possuindo assim  
97 ampla tolerância ecológica (Santos & Gobbi, 1998; Santos et al., 2006).

98 Vespas sociais quando nidificam em plantas as escolhem por conta de características  
99 como fornecimento de substrato para fixação do ninho (Corbara et al., 2009), recursos ricos em  
100 açúcar (Pereira & Santos, 2006; Santos et al., 2006; Souza et al., 2010), área de caça (Prezoto  
101 et al., 2006) e material para construção de ninho (Andena et al., 2009). Por outro lado, a  
102 estrutura do ninho, além de fornecer as vantagens para manter a coesão, com condições ideais  
103 para desenvolvimento da prole e defesa, fornece compostos químicos que irão compor a

104 assinatura química da colônia que irá criar sua própria identidade (Espelie et al., 1990; Gamboa  
105 et al., 1996).

106 Esta assinatura é uma mistura de compostos de seus membros com aqueles do próprio  
107 ninho (Espelie & Hermann, 1990; Espelie et al., 1990; Gamboa et al., 1996; Singer & Espelie,  
108 1997; Costanzi et al., 2013; Signorotti et al., 2014), que por sua vez são estruturados com fibras  
109 vegetais coletadas de plantas disponíveis no ambiente em que estas colônias ocorrem (Jeanne,  
110 1975). Portanto, é possível que partes dos compostos dos ninhos sejam adquiridos das próprias  
111 plantas cujo material para construção foi extraído, havendo uma relação não casual entre a  
112 colônia e o local escolhido para sua nidificação.

113 Entretanto, a preferência por nidificar em um substrato vegetal em relação a outro é  
114 ainda pouco explorada (Souza & Prezoto, 2006; Souza et al., 2010, 2014; Prezoto et al., 2007).  
115 Diante do exposto o objetivo deste estudo foi testar a hipótese de que há relação entre os  
116 compostos cuticulares de colônias e ninhos de vespas sociais com seus substratos de  
117 nidificação.

118

## 119 **METODOLOGIA**

### 120 *Coleta das colônias e extração dos compostos apolares*

121 As coletas foram realizadas entre os meses de fevereiro a dezembro de 2016 em áreas  
122 urbanas e de mata na região sudoeste do estado de Mato Grosso do Sul, Brasil. Seguindo a  
123 classificação de ninhos proposta por Jeanne (1975) foram coletadas três colônias e ninhos da  
124 espécie *Protopolybia exigua* cujo favo é suspenso por um ou mais pedúnculos cobertos por um  
125 envelope de proteção; três colônias e ninhos de *Polybia occidentalis* que constrói ninhos com  
126 favos horizontais cobertos por envelope sem pedúnculos; e três colônias e ninhos de *Polistes*  
127 *versicolor* que constrói ninhos sem envelope protetor, fixado ao substrato por um pedúnculo  
128 único (Tabela 1). Todas as colônias estavam nidificadas em diferentes espécies de plantas.

129 As colônias e seus ninhos foram coletadas com auxílio de sacos plásticos contendo  
130 algodão umedecido em éter etílico. Após a retirada dos adultos do ninho ele foi destacado do  
131 substrato e imediatamente o algodão com éter foi retirado para evitar a degradação dos  
132 compostos. Foram retiradas cinco folhas das plantas em que as colônias estavam nidificadas  
133 para identificação e análise química. A identificação das plantas foi realizada de acordo com o  
134 sistema de classificação APGIII (2009) e a ortografia de nomes foi confirmada pelo Missouri  
135 Botanical Garden (2017) e pela Lista da Flora do Brasil (FB, 2017).

136

137 **Tabela 1.** Colônias de vespas sociais das espécies *Protopolybia exigua*, *Polybia occidentalis*,  
 138 *Polistes versicolor* e as plantas que serviam como substrato de nidificação.

<b>Espécies de vespa social</b>	<b>Colônia</b>	<b>Nome popular e família da planta</b>	<b>Planta utilizada como substrato de nidificação para a colônia</b>
<i>Protopolybia exigua</i>	01	Oití (Chrysobalanaceae)	<i>Licania tomentosa</i> (Benth.) Fritsch (nativa do BR)
	02	Bananeira (Musaceae)	<i>Musa paradisiaca</i> L.
	03	Palmeira (Arecaceae)	<i>Livistona chinensis</i> (Jacq.) R. Br. ex Mart.
<i>Polybia occidentalis</i>	01	Arbusto (Sapindaceae)	<i>Sapindus saponaria</i> L. (nativa do BR)
	02	Roseira (Nyctaginaceae)	<i>Bougainvillea glabra</i> Choisy
	03	Begonia (Begoniaceae)	<i>Begonia</i> sp.
<i>Polistes versicolor</i>	01	Bananeira (Musaceae)	<i>Musa paradisiaca</i> L.
	02	Acerola (Malpighiaceae)	<i>Malpighia glabra</i> L.
	03	Bananeira (Musaceae)	<i>Musa paradisiaca</i> L.

139

140 As amostras das plantas, ninhos e vespas foram encaminhadas ao laboratório e mantidos  
 141 em freezer até o momento da extração dos compostos químicos. Os compostos foram extraídos  
 142 de cada amostra, mergulhando-as em 2 mL de hexano (Grau HPLC, TEDIA) durante 2 minutos.  
 143 Para extração dos compostos cuticulares dos adultos das espécies *P. versicolor* e *P. occidentalis*  
 144 foi utilizado um único indivíduo por amostra, enquanto para a espécie *P. exigua* foram somados  
 145 dois indivíduos para compor cada amostra. Esta proporção foi avaliada por meio de análises  
 146 prévias, em função do tamanho das fêmeas de cada espécie. Todas as amostras eram de  
 147 operárias categorizadas como fêmeas velhas seguindo a metodologia descrita por Richards  
 148 (1971) e West-Eberhard (1973) a partir da pigmentação do apódema, sendo utilizadas apenas  
 149 fêmeas com apódema de coloração preta (velhas), uma vez que os compostos cuticulares variam  
 150 de acordo com a idade da operária. Para extrair os compostos do material do ninho e das plantas

151 que serviam de substrato foram realizados testes prévios, a fim de padronizar a quantidade  
152 mínima de material necessário, que foi de 0,05 g para cada uma das amostras. Do ninho foram  
153 retirados fragmentos da sua região central. Foram realizadas dez repetições para cada grupo de  
154 amostras (fêmeas, material do ninho e plantas). Todos os extratos foram secos em capela de  
155 exaustão e, posteriormente solubilizados em 200 µL de hexano (Grau HPLC, TEDIA) para  
156 análise por Cromatografia Gasosa acoplada à Espectrômetro de Massas (CG-EM).

157

### 158 *Cromatografia Gasosa Acoplada à Espectrometria de Massas (CG-EM) para analisar os* 159 *perfis químicos*

160 Todas as amostras foram analisadas utilizando-se um cromatógrafo a gás (CG-2010  
161 Plus, Shimadzu, Kyoto, Japan) acoplado a um espectrômetro de massas (CG-EM Ultra 2010,  
162 Shimadzu, Kyoto, Japan). As condições para análise foram como no trabalho de Duarte et al.  
163 (2019).

164 As identificações dos compostos foram realizadas empregando o índice de retenção  
165 calculado (Van den Dool e Kratz, 1963), usando uma mistura de alcanos lineares (C<sub>7</sub>-C<sub>40</sub>,  
166 Sigma Aldrich com pureza ≥ 90%) como referência externa em relação ao índice de retenção  
167 da literatura (Jackson, 1983; Bonavita-Cougourdan et al., 1991; Brown et al., 1991; Meskali et  
168 al., 1995; Lorenzi et al., 1997; Sevala et al., 2000; Howard, 2001; Howard et al., 2001; Kaib et  
169 al., 2004; Zhu et al., 2006; Yusuf et al., 2010; Ruther et al., 2011; Tokoro & Makino, 2011;  
170 Weiss et al., 2014; Bonelli et al., 2015; Silva et al., 2016; Michelutti et al., 2017, 2018; Paula  
171 et al., 2016, 2018; Soares et al., 2017), e associado à interpretação dos espectros de massas  
172 obtidos com as amostras e comparados com as bases de dados (NIST21 e WILEY229). Por fim,  
173 os compostos detectados nas amostras foram tabelados e foi calculada sua abundância  
174 percentual relativa para as análises estatísticas.

175 Os compostos majoritários para as diferentes amostras, foram aqueles que apresentaram  
176 pelo menos 5% de média da área percentual relativa.

177

### 178 *Análises Estatísticas*

179 Para avaliar quantos compostos são compartilhados entre os compostos químicos da  
180 cutícula das fêmeas, material do ninho e da planta na qual a colônia estava nidificada foram  
181 elaborados Diagramas de Venn. Este diagrama é um gráfico de visualização comum, que  
182 permite detectar dados compartilhados e não compartilhados, fornecendo uma visão sobre  
183 similaridades e diferenças entre conjuntos de dados (Venn, 1880; Edwards, 1989).

184 Em seguida, foi realizada uma análise de função discriminante com as áreas relativas  
185 dos compostos. Esta análise revela o conjunto de variáveis que melhor diferenciam os grupos  
186 analisados (Quinn & Keough, 2002). A diferença entre os grupos foi indicada pelo **Wilks'**  
187 **lambda**, sendo que valores próximos a zero indicam que os grupos não se sobrepõem, enquanto,  
188 valores próximos a 1 indicam elevada sobreposição entre os grupos e consequente semelhança  
189 entre os mesmos.

190 Também foi aplicada análise de cluster utilizando a distância euclidiana e o método  
191 UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean) para a construção de  
192 dendrogramas para avaliar as relações baseadas na composição química das amostras dos  
193 diferentes grupos. O coeficiente de correlação cofenética foi definido com o valor mínimo de  
194 0,75 como uma medida da qualidade do ajuste do dendrograma (MacGarigal et al., 2000).

195

## 196 **RESULTADOS**

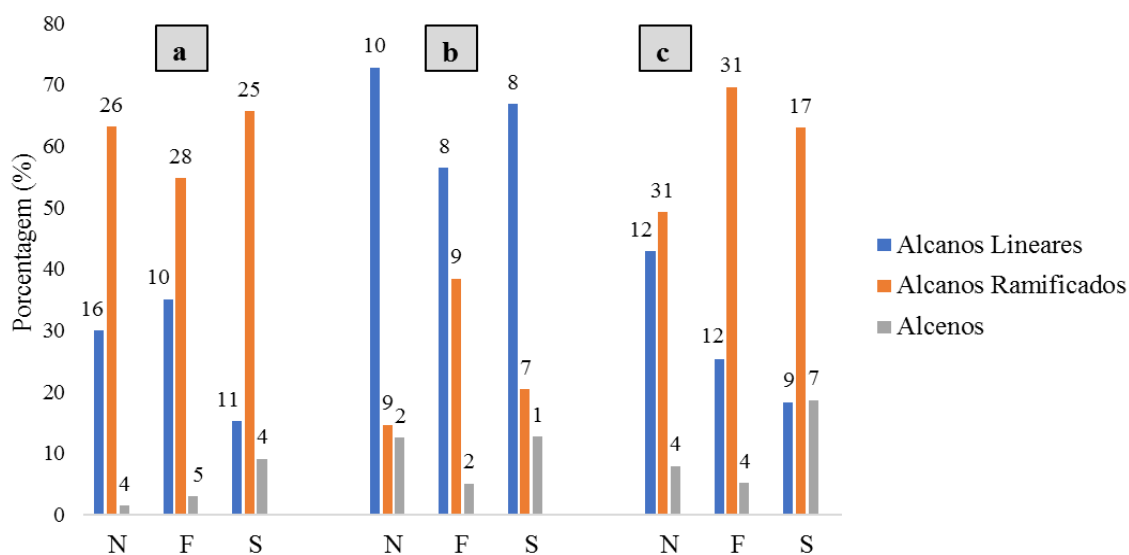
### 197 ***Relações entre a composição química das colônias de vespas sociais e as plantas usadas*** 198 ***como substrato para nidificação***

199 Foram detectados 52 compostos nos ninhos e na cutícula das fêmeas adultas de *P.*  
200 *exigua*, dos quais 51 foram identificados e dentre estes, 56,8% são alcanos ramificados, 31,3%  
201 alcanos lineares e 11,7% de alcenos. Nas amostras de seus substratos de nidificação, no total,  
202 foram detectados 41 compostos, dos quais 40 foram identificados. A classe mais abundante de  
203 compostos foi de alcanos ramificados correspondendo a 62,5%, seguido por 27,5% de alcanos  
204 lineares e 10% de alcenos (Fig 1a, Tabela 2).

205 Nas amostras das fêmeas e ninhos de *P. occidentalis* foram detectados e identificados  
206 22 compostos, sendo 45,4% alcanos ramificados, 45,4% alcanos lineares e 9% alcenos. Nas  
207 amostras das plantas onde as colônias estavam nidificadas, no total, foram detectados e  
208 identificados 16 compostos químicos, sendo que os alcanos lineares representaram 50%,  
209 alcanos ramificados 43,7% e alcenos 6,2% (Fig 1b, Tabela 02).

210 Nas amostras da cutícula das fêmeas e dos ninhos de *P. versicolor* foram detectados e  
211 identificados 49 compostos químicos, dentre estes 63,2% eram alcanos ramificados, 24,4%  
212 alcanos lineares, 10,2% alcenos e 2% de alcadieno. Nas amostras das plantas onde suas colônias  
213 estavam nidificadas, no total foram detectados e identificados 34 compostos destes, 50% foram  
214 alcanos ramificados, 26,4% alcanos lineares, 20,5% de alcenos e 2,9% de alcadieno (Fig 1c,  
215 Tabela 2).

216

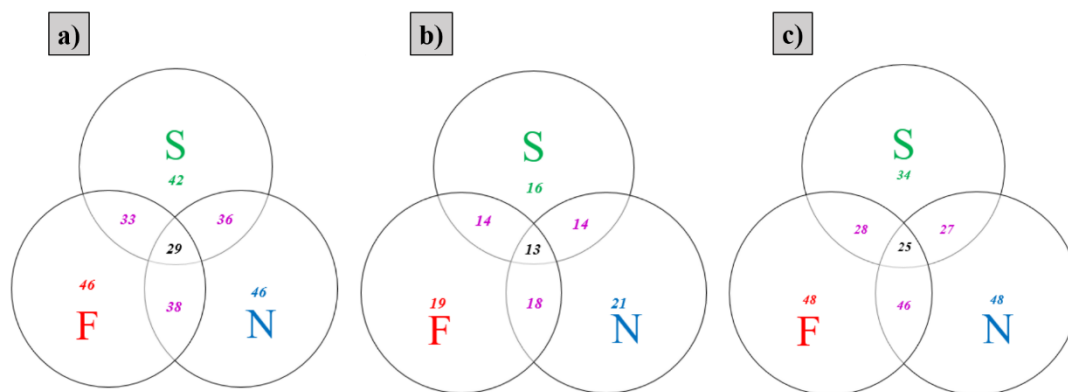


**Fig 1.** Proporção relativa (%) e número de compostos das três principais classes de compostos presentes no material do ninho (N) e fêmeas (F) no qual a) *Protopolybia exigua*; b) *Polybia occidentalis*; e c) *Polites versicolor* e nos respectivos substratos de nidificação (S) onde as colônias foram encontradas.

O número de compostos químicos compartilhados entre as amostras da cutícula das fêmeas, seus ninhos e plantas estão representados nos Diagramas de Venn (Fig 2a, b e c). Nas amostras de *P. exigua* 29 compostos são compartilhados entre os três grupos, o composto com maior teor é o heptacosano. As amostras de seus ninhos e plantas onde as colônias estavam nidificadas compartilham 36 compostos, enquanto que as amostras da cutícula das fêmeas e as plantas compartilham 33 compostos. As amostras das plantas de diferentes famílias (Tabela 1) compartilham entre si 42 compostos (Fig 2a).

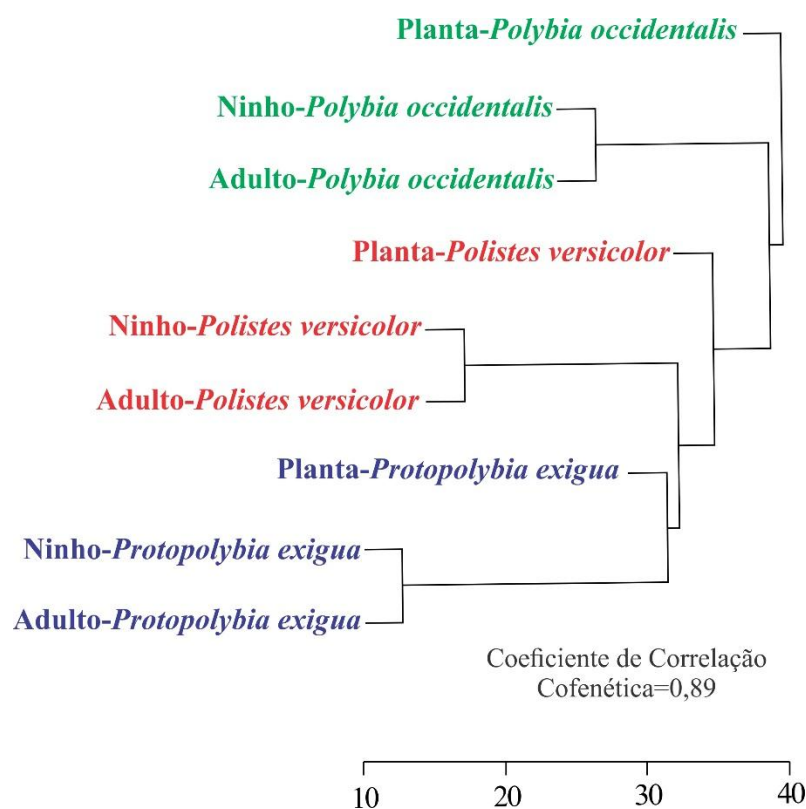
Nas amostras de *P. occidentalis* 13 compostos são compartilhados entre os três grupos e o composto com maior teor foi o heptacosano. As amostras de seus ninhos e plantas onde as colônias estavam nidificadas compartilham 14 compostos, também encontrados entre as amostras da cutícula das fêmeas e plantas. As amostras das plantas de diferentes famílias compartilharam 16 compostos.

Nas amostras de *P. versicolor* 25 compostos são compartilhados entre os três grupos e o composto com maior teor foi o Octacosano. As amostras de seus ninhos e plantas onde as colônias estavam nidificadas compartilharam 27 compostos, sendo que 28 também são encontrados entre as amostras da cutícula das fêmeas e plantas. As amostras das plantas de diferentes famílias compartilharam 34 compostos.



241  
 242 **Fig 2.** Diagramas de Venn, representando o número de compostos compartilhados e exclusivos  
 243 das amostras do perfil químico das fêmeas (F) do material dos ninhos (N), e seus substratos de  
 244 nidificação (S) para as espécies: a) *Protopolybia exigua*; b) *Polybia occidentalis* e c) *Polistes*  
 245 *versicolor*.

246 A análise discriminante mostra que há diferenças significativas entre a composição  
 247 química das amostras dos diferentes grupos (Wilks' lambda =0.000; F =55.89 e p>0.01). As  
 248 relações entre a composição química das amostras dos diferentes grupos podem ser observadas  
 249 no dendrograma de similaridade da análise de cluster (Fig 3), no qual o material dos ninhos e  
 250 das fêmeas ficaram mais próximos e em seguida esses dois grupos se correlacionam com seus  
 251 substratos de nidificação.



252



253 **Fig 3.** Dendrograma de similaridade com base na composição química da cutícula das fêmeas  
254 de *Protopolybia exigua*, *Polybia occidentalis* e *Polistes versicolor*, do material do ninho e de  
255 seus substratos de nidificação.

256

## 257 **DISCUSSÃO**

258 Observamos que há uma nítida relação entre a composição química das fêmeas, do  
259 material de seus ninhos e das plantas onde suas colônias estavam nidificadas (Fig 3). Contudo,  
260 de acordo com os diagramas de Venn (Fig 2) e da análise de cluster (Fig 3), fêmeas e seus  
261 ninhos guardam mais similaridades entre si.

262 De fato, estudos como os de Espelie et al. (1990) e Sumana et al. (2005) já avaliaram  
263 que a cutícula das fêmeas e seus ninhos são significativamente similares e que, os compostos  
264 químicos dos ninhos ajudam a compor a assinatura química colonial (Gamboa, 1996). Por outro  
265 lado, nenhum estudo até o momento avaliou a relação entre estes compostos da colônia e seus  
266 substratos de nidificação.

267 Assim, como os compostos em comum das colônias e seus ninhos podem ser  
268 transferidos e ou adquiridos via interações sociais (Gamboa, 1996), algo similar pode ocorrer  
269 entre estas fêmeas e as plantas que servem de local para nidificação. Uma vez que é possível  
270 que, as colônias não nidifiquem em certas plantas, somente, buscando um local ideal para  
271 obtenção de recursos, proteção e manutenção das condições físicas de seus ninhos. É possível,  
272 portanto, que procurem estes substratos, também por conta do intercâmbio de compostos entre  
273 as plantas e a colônia.

274 As colônias de vespas sociais podem ser encontradas tanto em ambientes naturais como  
275 caules, folhas, cavidades naturais, cupinzeiros abandonados quanto em construções humanas  
276 (Lima et al., 2000; Alvarenga et al., 2010; Carpenter & Andena, 2013; Souza et al., 2014).  
277 Estudos prévios já descreveram colônias de vespas sociais nidificando em plantas de diferentes  
278 famílias como Asteraceae, Combretaceae, Myrtaceae e Melastomataceae (Mechi, 2005; Zanette  
279 et al., 2005; Hermes & Köhler, 2006; Santos et al., 2006; Silva-Pereira & Santos, 2006;  
280 Clemente et al., 2012).

281 Colônias de *P. exigua* já foram observadas na Mata Atlântica, Caatinga e Cerrado  
282 (Santos et al., 2006; Auko et al., 2017) visitando e ou forrageando flores de plantas das famílias  
283 Amarantaceae, Arecaceae Asparagaceae, Caesalpinaceae, Cupressaceae, Cycadaceae,  
284 Fabaceae, Rhamnaceae e Rubiaceae (Marques et al., 2005; Santos et al., 2006; Barbosa et al.,  
285 2016). *P. occidentalis* é encontrada em florestas tropicais (Jeanne, 1996) em plantas das  
286 famílias Cucurbitaceae, Cycadaceae, Hypoxidaceae, Melastomataceae, Nyctaginaceae,

287 Platanaceae e Poaceae (Barbosa et al., 2016; Oliveira et al., 2017). Colônias de *P. versicolor* já  
288 foram encontradas nidificando em plantas como bananeiras, acerolas, caqui, goiabeiras e  
289 mangueiras (Fowler, 1983; Giannotti & Machado, 1994; Lima et al., 2000; Rodríguez et al.,  
290 2012; Barbosa et al., 2014).

291 É fato, portanto, que colônias de vespas sociais buscam nidificar ou recursos em uma  
292 variedade de espécies de plantas e, seu interesse por elas pode ir além do que só encontrar  
293 recurso e abrigo. Quando nidificam em plantas, algumas espécies de vespas sociais selecionam  
294 condições estruturais específicas da vegetação como fisionomias abertas ou fechadas; forma e  
295 tamanho de folhas; diâmetro do tronco e ou presença de espinhos (Henriques et al., 1992, Santos  
296 & Gobbi 1998; Cruz et al., 2006). Plantas com folhas largas e perenes são geralmente escolhidas  
297 como substrato de nidificação (Dejean et al., 1998; Souza et al., 2014) por fornecer abrigo físico  
298 contra calor e umidade. Um estudo com vespas encontradas na Caatinga, revela preferência na  
299 escolha de substrato de nidificação por árvores e/ou arbustos espinhosos (Santos & Gobbi,  
300 1998) fato que estaria relacionado a proteção contra predadores.

301 A escolha de locais para nidificação de colônias de vespas sociais podem ser explicadas  
302 pelos seus hábitos alimentares, uma vez que são visitantes florais (Heithaus, 1979; Aguiar &  
303 Santos, 2007; Clemente et al., 2013), coletando néctar e pólen (Hermes & Köhler, 2006; Sühs  
304 et al., 2009) outras são predadoras e se alimentam de larvas de outros insetos (Richter, 2000;  
305 Souza & Zanuncio, 2012), especificamente larvas de lepidópteros (Gonring et al., 2003; Weiss  
306 et al., 2004). Assim a vegetação fornece substrato para nidificar (Santos & Gobbi, 1998; Cruz  
307 et al., 2006); material para construção do ninho (Machado, 1982; Marques & Carvalho, 1993);  
308 área de caça para os recursos proteicos (Santos et al., 1998) e recursos glucídicos (Santos et al.,  
309 1998; Pereira & Santos, 2006; Santos et al., 2006).

310 Por outro lado, nossos resultados sugerem que suas preferências podem ir além de  
311 fatores de defesa ou abrigo. A escolha não casual destas espécies de plantas como substrato de  
312 nidificação pode ser destacada pelo fato de que todas as plantas, mesmo pertencendo a famílias  
313 distintas compartilharam compostos entre si, além de claro, compartilharem compostos com o  
314 ninho e ou com as próprias fêmeas da colônia. Isto pode ser uma evidência de que as vespas  
315 sociais não escolhem determinado local só por conta de fatores vinculados as condições físicas,  
316 defesa e alimentação mas sim que pode haver preferência por certas plantas com características  
317 específicas (Nauman, 1975; Henriques et al., 1992; Dejean et al., 1998; Santos & Gobbi, 1998;  
318 Cruz et al., 2006; Pereira & Santos, 2006; Souza et al., 2010, 2014), como por exemplo, fornecer  
319 compostos que podem compor a assinatura química da colônia e ou seus ninhos.

320 A interação entre vespas e plantas por compostos químicos já foi explorada em vespas  
321 parasitas, versando sobre o efeito da emissão de voláteis pelas plantas danificadas por  
322 herbívoros, promovendo uma defesa indireta (Pinto-Zevallos et al., 2013). Estudo com a broca  
323 da cana-de-açúcar, cita que a folha é responsável por atrair por meio de substâncias químicas  
324 voláteis, parasitóides até as plantas infestadas (Kumar et al., 2017). Sendo assim, as plantas  
325 atraem “quimicamente” estes insetos com os compostos voláteis, chamados voláteis de plantas  
326 induzidos por herbívoros (HIPVs) (Hare, 2011; Heil, 2014) inimigos naturais e diminuem a  
327 taxa de herbivoria (Turlings et al., 1995) se beneficiando de uma maneira indireta.

328 É reconhecido na literatura a importância das vespas sociais como redutoras de  
329 herbivoria (Marques, 1996) promovendo equilíbrio trófico dos ecossistemas. Conhecidas por  
330 predação de lagartas como fonte proteica (Bichara-Filho et al., 2009; Picanço et al., 2010) estudos  
331 relatam vespas *Polistes*, predando lagartas em várias culturas como algodão (Kirkton, 1970),  
332 café (Gravena, 1983) tabaco (Lawison et al., 1961) repolho (Gould & Jeanne 1984) milho  
333 (Prezoto & Machado, 1999; Prezoto et al., 2005). Desta forma, a planta fornecendo substrato  
334 para nidificação de vespas sociais pode receber em troca a ação de controle de herbívoros sobre  
335 elas (Prezoto et al., 2005). Por outro lado, como nossos resultados sugerem, é possível que a  
336 interação entre as plantas e as colônias de vespas pode ir além disto. No entanto, estudos de  
337 hidrocarbonetos em plantas se limitam a uma revisão de Calvin (1980) que explora o potencial  
338 de plantas produzirem hidrocarbonetos para a produção de biodiesel e o de Ray et al. (2017)  
339 que analisaram os alcanos presentes em folhas de feijão voltado para o uso do perfil químico-  
340 taxonômico a fim de identificar diferentes cultivares. Estes compostos presentes na cutícula das  
341 folhas exercem funções como: proteção contra a perda de água; evitar a lixiviação de minerais  
342 pela chuva, proteção em folhas e hastes com funções fisiológicas e ecológicas importantes  
343 (Singh & Chaudhary, 1985; Jetter et al., 2006; Basu & Sinhababu, 2015). Contudo, a relação  
344 entre a função dos compostos encontrados nas plantas e nas colônias de vespas precisam ser  
345 ainda explorados.

346 Muitos compostos encontrados nos ninhos também estão nos indivíduos adultos das  
347 colônias e alguns compartilhados também pela planta onde elas estão nidificadas. A  
348 similaridade da composição química do ninho e dos membros da colônia está bem consolidada  
349 na literatura (Espelie & Hermann 1990; Espelie et al., 1990; Layton & Espelie, 1995; Gamboa  
350 et al., 1996; Lorenzi et al., 2004; Sumana et al., 2005; Sguarizi-Antonio et al., 2017), visto que  
351 parte da “assinatura química” dos indivíduos é adquirida por meio do contato físico nos  
352 primeiros dias de vida com o substrato do ninho. Recentemente Sguarizi-Antonio et al., (2017)  
353 analisando seis espécies de vespas sociais, dos gêneros *Polistes* e *Mischocyttarus* também

354 encontraram forte correlação entre o perfil químico do material do ninho e as fêmeas das  
355 respectivas colônias.

356 Como grande parte dos materiais utilizados para construção dos ninhos é de origem  
357 vegetal, é possível que parte dos compostos químicos presentes nas plantas, de onde se extraiu  
358 a polpa, passem a estar presentes no ninho. Outra possibilidade, é a transferência de substâncias  
359 químicas através do contato tanto da vespa quanto do ninho com a planta. O fato das vespas e  
360 ninhos de uma espécie compartilharem mais compostos com a planta pode ser, em parte, pelo  
361 grau de interação entre o ninho e a planta, baseado em como ele é construído. Os ninhos de *P.*  
362 *exigua* são fixos no substrato por meio de vários pedúnculos (Jeanne, 1975), este contato físico  
363 por vários pontos com o material de fixação faz com que ocorra uma interação maior com a  
364 planta. De fato, as amostras desta espécie são aquelas que mais compartilham compostos entre  
365 si. As amostras de *P. occidentalis* compartilham um número menor de compostos em relação  
366 as outras duas espécies e seus ninhos são cobertos por envelope, que se fixa ao substrato sem  
367 um pedúnculo propriamente dito (Jeanne, 1975), promovendo assim uma barreira entre os  
368 indivíduos da colônia e o material da planta. Por outro lado, ninhos da espécie *P. versicolor* se  
369 fixam ao substrato por meio de um único pedúnculo (Jeanne, 1975), reduzindo assim o tamanho  
370 da área de contato do ninho com o substrato de nidificação e, talvez, por este motivo, suas  
371 amostras compartilhem uma quantidade intermediária de compostos em relação as outras duas  
372 espécies do estudo.

373

## 374 **CONCLUSÃO**

375 Os resultados encontrados nos permitem comprovar a hipótese de que as colônias de  
376 vespas sociais aqui investigadas, compartilham compostos com as plantas, onde seus ninhos  
377 foram construídos. O fato de ora haver compostos compartilhados pelo material do ninho com  
378 seu substrato de nidificação, ora entre o substrato e a colônia, sugere que a planta pode fornecer  
379 à colônia algo mais do que só um lugar com condições ideais e segurança, mas também  
380 compostos que podem fazer parte da assinatura química colonial. Isto é reforçado pelo fato das  
381 diferentes espécies de plantas mesmo pertencendo a famílias distintas possuírem compostos  
382 compartilhados entre si e, entre as colônias de vespas sociais. Contudo, ainda são necessários  
383 novos estudos, sobretudo, comportamentais que possam avaliar o efeito destes compostos  
384 compartilhados sobre a preferência das vespas nidificarem em determinadas espécies de  
385 plantas.

386

387

388 **AGRADECIMENTOS**

389           Ao apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil  
390 (CAPES) - Código de Financiamento 001. Agradecem ao SISBIO para autorização da coleta e  
391 do transporte dos espécimes (Licença SISBIO No.1748-1), ao Conselho Nacional de  
392 Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq). Pela concessão das bolsas de pesquisa aos  
393 autores WFAJ (número de concessão 307998/2014-2) e CALC (número de concessão  
394 311975/2018-6).  
395

**Tabela 2.** Média em porcentagem e desvio padrão (M±DP) dos compostos químicos (> que 0,1%) identificados no material do ninho, fêmeas e substrato de nidificação, onde colônias de *Protopolybia exigua*, *Polybia occidentalis* e *Polistes versicolor* estavam nidificadas.

Índice calculado	Composto	<i>Protopolybia exigua</i>			<i>Polybia occidentalis</i>			<i>Polistes versicolor</i>		
		Ninhos	Indivíduos	Substrato	Ninhos	Indivíduos	Substrato	Ninhos	Indivíduos	Substrato
1864	x-metil-octadecano	-	-	-	-	-	-	-	-	4,79±6,78
1875	3-metil-octadecano	0,32±0,18	0,99±0,76	-	3,16±1,04	<b>20,54±26,16</b>	<b>8,56±6,09</b>	-	-	-
1900	nonadecano	0,18±0,12	0,35±0,49	-	0,83±0,77	2,45±1,64	<b>9,93±4,58</b>	0,42±0,32	0,17±0,20	1,36±1,72
1932	9-metil-nonadecano	-	-	-	-	-	-	0,64±0,46	1,16±0,86	1,85±2,61
1975	3-metil-nonadecano	-	-	-	-	-	-	0,96±0,74	0,34±0,35	<b>10,53±7,39</b>
1990	x-eicoseno	0,55±0,39	1,79±1,98	<b>5,34±2,88</b>	-	-	-	-	-	<b>5,24±3,90</b>
2000	Eicosano	0,27±0,20	0,71±1,00	-	0,86±0,72	3,75±1,78	<b>20,72±9,45</b>	0,51±0,54	0,53±0,75	0,17±0,24
2078	3-metileicosano	-	-	-	-	-	-	0,09±0,09	0,25±0,34	0,54±0,48
2100	heneicosano	0,10±0,07	-	-	0,57±0,48	2,01±1,94	<b>8,88±10,27</b>	0,13±0,19	0,11±0,15	<b>6,20±8,76</b>
2120	x-metil-heneicosano	-	-	-	-	0,44±0,37	1,05±1,49	0,49±0,28	0,55±0,57	-
2126	x-metil-heneicosano	0,13±0,11	0,41±0,58	1,76±0,95	0,27±0,22	-	0,72±1,02	TR	0,07±0,10	0,66±0,93
2139	9-metil-heneicosano	-	-	-	-	-	-	0,12±0,16	0,14±0,20	0,88±1,24
2150	5-metil-heneicosano	-	-	-	-	-	-	TR	-	0,38±0,53
2170	3-metil-heneicosano	-	-	-	-	-	-	0,09±0,12	0,12±0,17	3,15±3,46
2182	x-docoseno	-	-	-	-	-	-	-	-	1,70±2,41
2195	x-docoseno	0,34±0,23	0,94±1,04	3,21±1,74	1,00±0,89	3,26±1,87	<b>12,72±6,55</b>	0,01±0,02	-	1,94±0,53
2210	5,17-; 5,15-dimetil-heneicosano	-	-	-	-	-	-	1,84±2,12	1,44±2,01	0,48±0,38
2274	tricosadiene	-	-	-	-	-	-	0,08±0,11	0,47±0,66	2,7±2,59
2284	x-tricoseno	-	-	-	-	-	-	0,09±0,09	0,17±0,11	0,59±0,56
2300	tricosano	0,35±0,33	-	1,70±2,05	1,70±1,34	4,06±4,13	1,37±1,11	0,87±1,24	1,48±2,10	1,08±0,86
2323	x-metiltricosano	0,14±0,11	-	2,47±1,97	-	-	-	2,95±3,69	3,01±4,08	0,52±0,73
2389	x-tetracoseno	-	0,33±0,47	1,45±0,81	-	-	-	-	-	<b>7,20±5,36</b>
2400	tetracosano	0,18±0,1	0,04±0,05	-	-	-	-	<b>5,99±5,57</b>	<b>7,75±5,55</b>	0,46±0,65
2480	x-pentacoseno	-	-	-	-	-	-	TR	TR	<b>8,66±9,34</b>

Índice calculado	Composto	<i>Protopolybia exigua</i>			<i>Polybia occidentalis</i>			<i>Polistes versicolor</i>		
		Ninhos	Indivíduos	Substrato	Ninhos	Indivíduos	Substrato	Ninhos	Indivíduos	Substrato
2500	pentacosano	1,16±0,53	0,82±0,18	0,30±0,24	2,25±1,71	2,77±2,09	2,95±2,59	0,45±0,63	0,52±0,74	<b>5,90±5,28</b>
2552	5-metilpentacosano	0,56±0,50	2,00±2,31	3,17±3,2	1,41±1,39	3,01±2,47	<b>7,64±6,31</b>	0,29±0,31	0,27±0,38	0,47±0,67
2573	3-metilpentacosano	0,11±0,10	0,29±0,41	0,40±0,57	-	-	-	<b>7,87±7,56</b>	4,45±5,16	<b>8,72±10,09</b>
2590	5,17-dimetilpentacosano	TR	0,22±0,31	0,33±0,47	-	-	-	-	-	-
2600	hexacosano	0,51±0,26	0,49±0,27	0,02±0,03	-	-	-	0,62±0,33	0,12±0,09	-
2663	2-metil-hexacosano	-	-	-	-	-	-	0,67±0,94	0,77±1,09	<b>7,77±7,19</b>
2680	x-heptacosano	0,54±0,77	0,09±0,13	0,22±0,16	<b>10,65±15,0</b>	1,48±2,10	-	2,93±3,16	2,26±2,89	-
2700	heptacosano	<b>12,74±3,4</b>	<b>13,44±8,27</b>	2,74±1,74	<b>6</b>	<b>21,62±15,21</b>	4,50±3,27	2,88±3,33	0,88±1,13	-
2735	9-; 11-; 13-metil-heptacosano	0,17±0,05	0,14±0,10	0,08±0,07	2,30±1,73	<b>6,64±4,70</b>	0,13±0,18	0,29±0,34	0,25±0,36	-
2749	5-metil-heptacosano	-	-	-	0,64±0,51	1,08±0,88	1,38±1,95	-	-	-
2772	3-metil-heptacosano	0,14±0,10	0,06±0,09	<b>14,78±11,6</b>	<b>5,58±4,51</b>	<b>6,08±4,58</b>	-	1,19±1,68	0,87±1,24	-
2786	5,11-; 5,13-dimetil-heptacosano	-	-	-	0,28±0,40	0,44±0,62	-	-	-	-
2795	x-octacosano	TR	0,64±0,91	-	-	-	-	-	-	-
2800	octacosano	0,83±0,66	1,17±1,19	0,59±0,79	<b>25,26±28,9</b>	<b>11,06±11,63</b>	1,04±1,03	<b>17,69±13,9</b>	<b>7,32±5,49</b>	2,08±1,62
2835	10-; 11-; 12-metiloctacosano	<b>5,50±6,32</b>	1,90±2,69	<b>8,63±12,19</b>	-	-	-	-	-	-
2875	x-nonacosano	-	-	-	0,28±0,39	-	-	0,09±0,12	0,02±0,03	5,95±1,22
2890	4,8-dimetiloctacosano	-	-	-	-	-	-	0,77±1,08	1,99±1,51	-
2900	nonacosano	<b>10,65±3,49</b>	<b>12,58±11,44</b>	4,36±4,82	<b>9</b>	<b>8,74±5,83</b>	<b>17,48±10,6</b>	<b>7,18±10,15</b>	3,20±4,37	0,33±0,47
2929	9-metilnonacosano	1,06±0,44	0,56±0,26	1,91±1,15	-	-	-	3,34±4,73	2,95±4,16	-
2958	13-; 17-; dimetilnonacosano	-	-	-	0,74±1,04	0,22±0,31	-	-	-	-
2964	13,17-; 11,15-; 9,13-dimetilnonacosano	0,92±1,23	0,07±0,10	<b>5,63±4,61</b>	-	-	-	4,55±6,43	3,38±4,78	-
2989	5,9-dimetilnonacosano	-	-	-	0,88±1,25	0,36±0,52	-	4,78±4,95	2,44±1,85	-
3000	triacontano	1,13±0,58	1,66±1,36	1,59±0,57	-	-	-	0,34±0,49	0,35±0,24	-
3004	3,9-; 3,11-; 3,13-dimetilnonacosano	-	-	-	-	-	-	<b>9,54±7,91</b>	<b>16,46±11,88</b>	-

Índice calculado	Composto	<i>Protopolybia exigua</i>			<i>Polybia occidentalis</i>			<i>Polistes versicolor</i>		
		Ninhos	Indivíduos	Substrato	Ninhos	Indivíduos	Substrato	Ninhos	Indivíduos	Substrato
3034	15-; 14-; 13-; 12-; 11-; 10-metiltriacontano	-	0,74±0,83	-	-	-	-	-	-	-
3058	10,14-dimetiltriacontano	-	-	-	-	-	-	0,73±0,53	2,12±1,58	-
3060	2-metiltriacontano	-	0,04±0,05	0,49±0,36	-	-	-	-	-	-
3074	3-metiltriacontano	-	-	-	-	-	-	0,05±0,07	0,27±0,38	0,83±0,60
3100	hentriacontano	1,40±1,98 <b>16,24±10,8</b>	3,60±2,86	2,20±2,00	-	-	-	<b>5,75±5,19</b>	2,80±2,52	0,75±1,05
3119	11-; 13-metil-hentriacontano	<b>9</b>	<b>6,39±4,81</b>	<b>6,10±5,68</b>	-	-	-	-	-	-
3123	17-; 15-; 13-metil-hentriacontano	0,30±0,42	-	4,36±6,16	-	-	-	-	-	-
3132	15-; 13-metil-hentriacontano	-	-	-	-	-	-	<b>5,08±6,74</b>	10,13±11,28	-
3148	5-metil-hentriacontano	-	-	-	-	-	-	0,16±0,18	0,12±0,18	-
3155	13,17-dimetil-hentriacontano	<b>11,85±4,72</b>	<b>10,13±4,69</b>	0,49±0,69	-	-	-	<b>5,30±5,67</b>	<b>11,64±13,47</b>	-
3165	7,15-dimetil-hentriacontano	-	-	-	-	-	-	-	0,36±0,50	0,07±0,10
3179	7,11,15-trimetil-hentriacontano	3,39±1,40	3,33±1,57	<b>6,78±5,34</b>	-	-	-	0,61±0,87	0,71±0,50	1,12±1,59
3200	dotriacontano	0,02±0,03	-	0,29±0,41	0,82±1,16	-	-	-	-	-
3233	10-; 11-; 12-; 13-; 14-metildotriacontano	-	-	-	-	-	-	0,09±0,13	0,45±0,33	-
3300	docotriacontane	0,28±0,40	-	1,86±1,41	-	-	-	-	-	-
3330	15-; 13-; 11-; 17-metiltriacontano	0,20±0,28	-	3,98±2,95	-	-	0,92±1,30	1,30±1,84	2,56±3,62	-
3338	7-metiltriacontano	-	-	-	-	-	-	0,11±0,10	2,38±2,75	-
3353	13,17-dimetiltriacontano	<b>9,89±3,73</b>	<b>9,78±4,16</b>	0,13±0,18	-	-	-	-	-	-
3379	3-metiltriacontano	3,72±1,56	4,04±2,88	0,14±0,20	-	-	-	-	-	-
3387	5,17-dimetiltriacontano	0,15±0,11	1,20±1,70	-	-	-	-	-	-	-
3396	7,11,21-; 7,13,21-; 7,15,21-trimetiltriacontano	-	0,23±0,33	-	-	-	-	-	0,06±0,08	4,94±6,98
3400	tetriacontano	0,17±0,02	0,23±0,28	-	-	-	-	-	-	-
3430	11-metiltetriacontano	0,70±0,79	0,22±0,20	0,24±0,33	-	-	-	-	-	-
3457	2-metiltetriacontano	2,06±1,45	0,12±0,17	0,20±0,29	-	-	-	-	-	-
3466	4-metiltetriacontano	-	-	1,40±0,97	-	-	-	-	-	-



Índice calculado	Composto	<i>Protopolybia exigua</i>			<i>Polybia occidentalis</i>			<i>Polistes versicolor</i>		
		Ninhos	Indivíduos	Substrato	Ninhos	Indivíduos	Substrato	Ninhos	Indivíduos	Substrato
3492	pentatriacontano	TR	-	1,80±1,66	-	-	-	-	-	-
3530	11-; 13-; 15-; 17- metilpentatriacontano	1,98±1,25	1,05±1,16	0,03±0,05	-	-	-	0,07±0,10	0,13±0,19	-
3557	11,21-dimetilpentatriacontano	1,45±1,60	4,33±3,31	0,09±0,12	-	-	-	-	-	-
3623	9,13-dimetilpentatriacontano	1,65±1,26	4,16±1,78	0,12±0,17	-	-	-	-	-	-
3652	NI	-	0,10±0,09	0,56±0,33	-	-	-	-	-	-
3727	11-; 13-; 15-; 17-metil- heptatriacontano	0,05±0,07	0,18±0,26	-	-	-	-	-	-	-
3751	13,23-dimetil-heptatriacontano	0,50±0,37	1,04±0,84	-	-	-	-	-	-	-
3759	11,21-dimetil-heptatriacontano	-	1,00±0,75	0,04±0,05	-	-	-	-	-	-

Áreas com grafia em negrito: compostos majoritários que possuem área relativa acima de 5%.

TR: área relativa < que 0,1%

NI: Não identificado

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- 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. doi:10.1590/S1519-566X2007000600003.
- Alvarenga, R.B., Castro, M.M., Santos-Prezoto, H.H., Prezoto, F. (2010). Nesting of social wasps (Hymenoptera, Vespidae) in urban gardens in Southeastern Brazil. *Sociobiology*, 55(2): 445-452. doi: 10.13102/sociobiology.v64i1.1073
- Andena, S.R., Carpenter, J.M., & Noll, F.B. (2009). A phylogenetic analysis of *Synoeca* de Saussure, 1852, a neotropical genus of social wasps (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini). *Entomologica Americana*, 115(1): 81-90. doi: 10.1664/07-RA-002R.1
- APG III. (2009). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105-121. doi:10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x
- Auko, T.H., Carbonari, V., Ribeiro, D.G. & Silvestre, R. (2017). Inventário de vespas (Hymenoptera, Vespidae) no Mato Grosso do Sul, Brasil. *Iheringia, Série Zoologia*, 107. doi: 10.1590/1678-4766e2017125.
- Barbosa, B.C., Paschoalini, M. & Prezoto, F. (2014). Temporal Activity Patterns and Foraging Behavior by Social Wasps (Hymenoptera, Polistinae) on Fruits of *Mangifera indica* L. (Anacardiaceae). *Sociobiology*, 61: 239-242. doi: 10.13102/sociobiology.v61i2.239-242
- Barbosa, B.C., Detoni, M., Maciel, T.T. & Prezoto, F. (2016). Studies of social wasp diversity in Brazil: Over 30 years of research, advancements and priorities. *Sociobiology*, 63: 858-880. doi: 10.13102/sociobiology.v63i3.1031
- Basu, S. & Sinhababu, A. (2015). Determination of n-alkanes in the cuticular wax of leaves of *Lagerstroemia speciosa* Pers. *Research Chemical Intermed*, 41: 1967-1973. doi: 10.1007/s11164-013-1324-8
- Bichara-Filho, C.C., Santos, G.M.M., Resende, J.J., Dantas, C.J., Gobbi, N., & Machado, V.L.L. (2009). Foraging behavior of the swarm-founding wasp, *Polybia* (Trichothorax) *sericea* (Hymenoptera, Vespidae): prey capture and load capacity. *Sociobiology*, 53: 61-69.
- Bonavita-Gougourdan, A., Theraulaz, G., Bagnères, A.G., Roux, M., Pratte, M., Provost, E. & Clément, E.L. (1991). Cuticular hydrocarbons, social organization and ovarian development in a polistine wasp: *Polistes dominulus* Christ. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 100(4): 667-680. doi: 10.1016/0305-0491(91)90272-F
- Bonelli, M., Lorenzi, M.C., Christidès, J.P., Dupont, S. & Bagnères, A.G. (2015). Population diversity in cuticular hydrocarbons and mtDNA in a mountain social wasp. *Journal of Chemical Ecology*, 41(1): 22-31. doi: 10.1007/s10886-014-0531-0
- Brown, W.V., Spradbery, J.P. & Lacey, M.J. (1991). Changes in the cuticular hydrocarbon composition during development of the social wasp, *Vespula germanica* (F.) (Hymenoptera:Vespidae). *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*, 99(3): 553-562. doi: 10.1016/0305-0491(91)90337-D
- Calvin, M. (1980). Hydrocarbons from plants: Analytical methods and observations. *Naturwissenschaften*, 67(11): 525-533. 10.1007/BF00450661
- Carpenter, J.M. & Andena, S.R. (2013). The vespidae of Brazil, Manaus, Instituto nacional de Pesquisa da Amazônia, Manaus, Brazil. 42 p.

- Carpenter, J.M. & Marques, O.M. (2001). Contribuição ao estudo dos vespídeos do Brasil (Insecta, Hymenoptera, Vespoidea, Vespidae). Universidade Federal da Bahia. Série publicações digitais, v. 02.
- Clemente, M.A., Lange, D., Del-Claro, K., Prezoto, F., Campos, N.R. & Barbosa, B.C. (2012). Flower-visiting social wasps and plants interaction: network pattern and environmental complexity. *Psyche: A Journal of Entomology*, 10 p., Article ID: 478431. doi: 10.1155/2012/478431
- Clemente, M.A., Lange, D., Dattilo, W., Del-Claro, K. & Prezoto, F. (2013). Social Wasp-Flower Visiting Guild Interactions in Less Structurally Complex Habitats are More Susceptible to Local Extinction. *Sociobiology*, 60: 337-344. doi: 10.13102/sociobiology.v60i3.337-344
- Corbara, B., Carpenter, J.M., Céréghino, R., Leponce, M., Gibernau, M. & Dejean, A. (2009). Diversity and nest site selection of social wasps along Guianese forest edges: assessing the influence of arboreal ants. *Comptes Rendus Biologies*, 332(5): 470-479. doi: 10.1016/j.crv.2009.01.003
- Costanzi, E., Bagnères, A.G & Lorenzi M.C. (2013). Changes in the hydrocarbon proportions of colony odor and their consequences on nestmate recognition in social wasps. *Plos One* 8(5): 65107. doi: 10.1371/journal.pone.0065107
- Cruz, J.D., Giannotti, E., Santos, G.M., Bichara-Filho, C.C., Rocha, A.A. (2006). Nest site selection and flying capacity of the Neotropical wasp *Angiopolybia pallens* (Lepeletier, 1836) (Hymenoptera-Vespidae) in the Atlantic Rain Forest, Bahia State, Brazil. *Sociobiology*, 4(3): 739-750.
- Dejean, A., Cordoba, B. & Carpenter, J.M. (1998). Nesting site selection by wasp in the Guianese rain forest. *Insectes Sociaux*, 45: 33-41. doi: 10.1007/s000400050066
- Duarte, B. F., Michelutti, K. B., Antonialli-Junior, W. F., & Cardoso, C. A. (2019). Effect of temperature on survival and cuticular composition of three different ant species. *Journal of Thermal Biology*, 80, 178-189. doi: 10.1016/j.jtherbio.2019.02.005
- Edwards, A.W.F. (1989). Venn diagrams for many sets. *New Scientist*, 7: 51-56.
- Espelie, K.E., & Hermann, H.R. (1990). Surface lipids of the social wasp *Polistes annularis* (L.) and its nest and nest pedicel. *Journal of Chemical Ecology*, 16(6): 1841-1852. doi: 10.1007/BF01020498
- Espelie, K.E., Wenzel, J.W. & Chang, G. (1990). Surface lipids of social wasp *Polistes metricus* say and its nest and nest pedicel and their relation to nestmate recognition. *Journal of Chemical Ecology*, 16(7): 2229–2241. doi: 10.1007/BF01026933
- Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: < <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> >. Acesso em: 29 Maio 2017.
- Fowler, H.G. (1983). Human effects on nest survivorship of urban synanthropic wasps. *Urban Ecology*, 7(2): 137-143. doi: 10.1016/0304-4009(83)90032-3
- Gamboa, G.J. (1996). Kin recognition in social wasps. In S. Turillazzi & M. J. West-Eberhard (Eds.), *Natural history and evolution of paper wasps* (pp. 161-177). New York: Oxford University Press.
- Gamboa, G.J., Grudzien, T.A., Espelie, K.E. & Bura, E.A. (1996). Kin recognition pheromones in social wasps: combining chemical and behavioural evidence. *Animal Behaviour*, 51(3): 625-629. doi: 10.1006/anbe.1996.0067

- Giannotti, E. & Machado, V.L.L. (1994). Colonial phenology of *Polistes lanio lanio* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera, Vespidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 38 (3): 639-643.
- Gonring, R.A.H., Picanço, M.C., Zanuncio, J.C., Puiatti, M. & Semeão, A.A. (2003). Natural biological control and key mortality factors of the pickleworm, *Diaphania nitidalis* Stoll (Lepidoptera: Pyralidae), in cucumber. *Biological Agriculture and Horticulture*, 20: 365-380. doi: 10.1080/01448765.2003.9754979
- Gould, W.P. & Jeanne, R.L. (1984). *Polistes* wasps (Hymenoptera:Vespidae) as control agents for lepidopterous cabbage pests. *Environmental Entomology*, 13: 150-156. doi: doi.org/10.1093/ee/13.1.150
- Gravena, S. (1983). Táticas de manejo integrado do bicho-mineiro do cafeeiro *Perileucoptera coffeella* (Guérin-Mèneville, 1842): I – Dinâmica populacional e inimigos naturais. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil, Londrina*, 12: 61-71.
- Hare, J.D. (2011). Ecological role of volatiles produced by plants in response to damage by herbivorous insects. *Annual Review of Entomology*, 56: 161-180. doi: 10.1146/annurev-ento-120709-144753.
- Heil, M. (2014). Herbivore-induced plant volatiles: targets, perception and unanswered questions. *New Phytologist*, 204(2): 297-306. doi: 10.1111/nph.12977
- Heithaus, E.R. (1979). Flower-feeding specialization in wild bee and wasp communities in seasonal Neotropical habitats. *Oecologia*, 42: 179-194. doi: 10.1007/BF00344856
- Henriques, R.P.B., Rocha, I.R.D. & Kitayama, K. (1992). Nest density of some social wasps species in cerrado vegetation of Central Brazil (Hymenoptera: Vespidae). *Entomologia Generalis*, 17: 265-268. doi: 10.1127/entom.gen/17/1992/265
- Hermes, M.G. & Köhler, A. (2006). The flower-visiting wasps (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) in two areas of Rio Grande do Sul State, southern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 50: 268-274. doi: 10.1590/S0085-56262006000200008.
- Howard, R.W. (2001). Cuticular hydrocarbons of adult *Pteromalus cerealellae* (Hymenoptera: Pteromalidae) and two larval hosts, angoumois grain moth (Lepidoptera: Gelechiidae) and cowpea weevil (Coleoptera: Bruchidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 94(1): 152-158. doi: 10.1603/0013-8746(2001)094[0152:CHOAPC]2.0.CO;2
- Howard, R.W., Perez-Lachaud, G. & Lachaud, J-P. (2001). Cuticular hydrocarbons of *Kapala sulcifacies* (Hymenoptera: Eucharitidae) and its host, the ponerine ant *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 94: 707-16. doi: 10.1603/0013-8746(2001)094[0707:CHOKSH]2.0.CO;2
- Hunt, J.H. (2007). *The Evolution of Social Wasps*. New York: Oxford University Press, 259 p. doi: 10.1093/acprof:oso/9780195307979.001.0001
- Jackson, L.L. (1983). Cuticular hydrocarbons of the milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus* by age and sex. *Insect Biochemistry*, 13(1): 19-25. doi: 10.1016/0020-1790(83)90060-4
- Jeanne, R.L. (1975). Behavior during swarm movement in *Stelopolybia areata* (Hymenoptera: Vespidae). *Psyche*, 82(2): 259-264. doi: 10.1155/1975/28510
- Jeanne, R.L. (1996). Regulation of nest construction behaviour in *Polybia occidentalis*. *Animal Behaviour*, 52: 473-488. doi: 10.1006/anbe.1996.0191

- Jetter, R., Kunst, L. & Samuels, A.L. (2006). *Biology of the plant cuticle*. Blackwell, Oxford, 145 p. doi: 10.1002/9780470988718.fmatter
- Jones, J.C. & Oldroyd, B.P. (2007). Nest thermoregulation in social insects. *Advances in Insect Physiology*, 33: 153-191. doi: 10.1016/S0065-2806(06)33003-2
- Kaib, M., Jmhasly, P., Wilfert, L., Durka, W., Franke, S., Francke, W., Leuthold, R.H., & Brandl, R. (2004). Cuticular hydrocarbons and aggression in the termite *Macrotermes subhyalinus*. *Journal of Chemical Ecology*, 30(2): 365-385. doi: 10.1023/B:JOEC.0000017983.89279.c5
- Kirkton, R.M. (1970). Habitat management and its effect on population of *Polistes* and *Iridomyrmex*. *Proceeding Tall. Timbers Conference*, 2: 243-246.
- Kumar, Y., Singh, M.R., Yadu, Y.K., Chandrakar, A. & Bhargav, P. (2017). Olfactory orientation of *Cotesia flavipes* Cameron on infochemicals emitted from *Chilo auricilius* Dudgeon infested sugarcane plant. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*, 6(5): 1639-1644.
- Lawison, F.R., Rabb, R.L., Guthrie, F.E. & Bowery, T.G. (1961). Studies of an integrated control system for hornworms on tobacco. *Journal of Economic Entomology*, 54(1): 93-97. doi: 10.1093/jee/54.1.93
- Layton, J.M. & Espelie, K.E. (1995). Effects of nest paper hydrocarbons on nest and nestmate recognition in colonies of *Polistes metricus* Say. *Journal of Insect Behavior*, 8: 103-113. doi: 10.1007/BF01990972
- Lima, M.A.P., Lima, J.R. & Prezoto, F. (2000). Levantamento dos gêneros de vespas sociais (Hymenoptera, Vespidae), flutuação das colônias e hábitos de nidificação no campus da UFJF, Juiz de Fora, MG. *Revista Brasileira de Zootecias*, 2: 69-80.
- Lorenzi, M.C., Bagnères, A.G., Clément, J.L. & Turillazzi, S. (1997). *Polistes biglumis bimaculatus* epicuticular hydrocarbons and nestmate recognition (Hymenoptera, Vespidae). *Insectes Sociaux*, 44: 123-138. doi: 10.1007/s000400050035
- Lorenzi, M.C., Sledge, M.F., Laiolo, P., Sturlini, E. & Turillazzi, S. (2004). Cuticular hydrocarbon dynamics in young adult *Polistes dominulus* (Hymenoptera: Vespidae) and the role of linear hydrocarbons in nestmate recognition systems. *Journal of Insect Physiology*, 50(10): 935-941. doi: 10.1016/j.jinsphys.2004.07.005
- MacGarigal, K., Cushman, S.A. & Stafford, S.G. (2000). *Multivariate statistics for wildlife and ecology research*. New York: Springer. doi: 10.1007/978-1-4612-1288-1
- Machado, V.L.L. (1982). Plants which supply "hair" material for nest building of *Protopolybia sedula* (Saussure, 1984). In P. Jaisson (Ed.), *Social insects in tropics* (pp.189-192). Paris, University Paris-Nord.
- Marques, O.M. (1996). Vespas sociais (Hymenoptera: Vespidae): características e importância em agrossistemas. *Insecta*, 5: 13-39.
- Marques, O.M & Carvalho, C.A.L. (1993). Hábitos de nidificação de vespas sociais (Hymenoptera: Vespidae) o município de Cruz das Almas, Estado da Bahia. *Insecta*, 2(2): 23-40.
- Marques, O.M., Carvalho, C.A.L., Santos, G.M.M & Bichara-Filho, C.C. (2005). Defensive behavior of caterpillars of *Heraclydes anchysiades capys* (Lepidoptera: Papilionidae) against the social wasp *Polistes versicolor versicolor* (Hymenoptera: Vespidae). *Magistra*, 17: 28-32.

- Mcglynn, P.T. (2012). The ecology of nest movement in social insects. *Annual Review of Entomology*, 57: 291-308. doi: 10.1146/annurev-ento-120710-100708
- Mechi, M.R. (2005). Comunidade de vespas Aculeata (Hymenoptera) e suas fontes florais. In V.R. Pivello & Varanda E.M. (Eds.), *O Cerrado Pé-de-Gigante: Ecologia e Conservação - Parque Estadual Vassununga*. (p. 312). São Paulo, Secretaria do Meio Ambiente.
- Meskali, M., Bonavita-Cougourdan, A., Provost, E., Bagnères, A.G., Dusticier, G., & Clément, J.L. (1995). Mechanism underlying cuticular hydrocarbon homogeneity in the ant *Camponotus vagus* (SCOP.) (Hymenoptera: Formicidae): Role of postpharyngeal glands. *Journal of Chemical Ecology*, 21(8): 1127-1148. doi: 10.1007/BF02228316
- Michelutti, K.B., Cardoso, C.A.L., & Antonialli-Junior, W.F. (2017). Evaluation of chemical signatures in the developmental stages of *Mischocyttarus consimilis* Zikán (Hymenoptera, Vespidae) employing gas chromatography coupled to mass spectrometry. *Revista Virtual de Química*, 9: 535-547. doi:10.21577/1984-6835.20170031
- Michelutti, K.B., Soares, E.R.P., Sguarizi-Antonio, D., Piva, R.C., Suárez, Y.R., Cardoso, C.A.L., & Antonialli-Junior, W.F. (2018). Influence of temperature on survival and cuticular chemical profile of social wasps. *Journal of Thermal Biology*, 71: 221-231. doi: 10.1016/j.jtherbio.2017.11.019.
- Missouri Botanical Garden. Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. Available from: www.tropicos.org. Access in: 29/05/2017.
- Naumann, M.G. (1975). Swarming behavior: Evidence for communication in social wasps. *Science*, 189: 642-644. doi: 10.1126/science.1162347
- Oliveira, T.C.T., Souza, M.M. & Pires, E.P. (2017). Nesting habits of social wasps (Hymenoptera: Vespidae) in forest fragments associated with anthropic areas in southeastern Brazil. *Sociobiology*, 64(1): 101-104. doi: 0.13102/sociobiology.v64i1.1073
- Paula, M.C., Antonialli-Junior, W.F., Mendonça, A., Michelutti, K.B., Eulalio, A.D., Cardoso, C.A.L., Lima, T. & Von Zuben, C.J. (2016). Chemotaxonomic profile and intraspecific variation in the blow fly of forensic interest *Chrysomya megacephala* (Diptera: Calliphoridae). *Journal of Medical Entomology*, 54(1): 14-23. doi: 10.1093/jme/tjw142
- Paula, M.C., Michelutti, K.B., Eulalio, A.D., Piva, R.C., Cardoso, C.A.L., & Antonialli-Junior, W.F. (2018). New method for estimating the post-mortem interval using the chemical composition of different generations of empty puparia: Indoor cases. *PloS one*, 13(12): e0209776. doi: 10.1371/journal.pone.0209776
- Pereira, V.S. & Santos, G.M.M. (2006). Diversity in bee (Hymenoptera, Apoidea) and social wasps (Hymenoptera, Vespidae) community in Campos Rupestres, Bahia, Brazil. *Neotropical Entomology*, 35(2): 165-174. doi: 10.1590/S1519-566X2006000200003
- Picanço, M.C., de Oliveira, I.R., Rosado, J.F., da Silva, F.M., da Costa Gontijo, P. & da Silva, R.S. (2010). Natural biological control of *Ascia Monuste* by the social wasp *Polybia ignobilis* (Hymenoptera: Vespidae). *Sociobiology*, 56: 67-76.
- Pinto-Zevallos, D.M., Martins, C.B., Pellegrino, A.C., & Zarbin, P.H. (2013). Compostos orgânicos voláteis na defesa induzida das plantas contra insetos herbívoros. *Química Nova*, 36: 1395-1405. doi: 10.1590/S0100-40422013000900021
- Prezoto, F. & Machado, V.L.L. (1999). Ação de *Polistes* (Aphanilopterus) simillimus Zikán (Hymenoptera, Vespidae) no controle de *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera,

- Noctuidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 16: 841-851. doi: 10.1590/S0101-81751999000300021
- Prezoto, F., Lima, M.A.P. & Machado V.L.L. (2005). Survey of Preys Captured and Used by *Polybia platycephala* (Richards) (Hymenoptera: Vespidae, Epiponini). *Neotropical Entomology*, 34(5): 849-851. doi:10.1590/S1519-566X2005000500019
- Prezoto, F., Santos-Prezoto, H.H., Machado, V.L., & Zanuncio, J.C. (2006). Prey captured and used in *Polistes versicolor* (Olivier) (Hymenoptera: Vespidae) nourishment. *Neotropical Entomology*, 35(5): 707-709. doi: 0.1590/S1519-566X2006000500021
- Prezoto, F., Ribeiro-Júnior, C., Oliveira, S.A. & Elisei, T. (2007). Manejo de vespas e marimbondos em ambientes urbanos. In A. S. Pinto, M. M. Rossi, & E. Salmeron (Eds.), *Manejo de pragas urbanas* (pp. 125-130). Piracicaba, Editora Piracicaba.
- Quinn, G.P. & Keough, M.J. (2002). *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge: Cambridge University Press, 530 p.
- Ray, S., Tah, J., & Sinhababu, A. (2017). Analysis of n-alkanes in leaf epicuticular wax of three cultivars of winged bean. *International Journal of ChemTech Research*, 10(10): 178-185.
- Richards, O.W. (1971). The biology of the social wasps (Hymenoptera, Vespidae). *Biology Reviews*, 46: 483-528. doi: 10.1111/j.1469-185X.1971.tb01054.x
- Richards, O.W. & Richards, M.J. (1951). Observations on the social wasps of South America (Hymenoptera Vespidae). *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 102(1): 1-169. doi: 10.1111/j.1365-2311.1951.tb01241.x
- Richter, R.M. (2000). Social wasps (Hymenoptera, Vespidae) foraging behavior. *Annual Review Entomology*, 45: 121-150. doi: 10.1146/annurev.ento.45.1.121
- Rodríguez, F.A., Barros, L.C., Caroline, P., Souza, M.M., Serrão, J.E. & Zanuncio, J.C. (2012). Nidification of *Polybia platycephala* and *Polistes versicolor* (Hymenoptera: Vespidae) on Plants of *Musa* spp. in Minas Gerais State, Brazil. *Sociobiology*, 59(2): 457. doi: 10.13102/sociobiology.v59i2.609
- Ruther, J., Döring, M. & Steiner, S. (2011). Cuticular hydrocarbons as contact sex pheromone in the parasitoid *Dibrachys cavus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 140: 59-68. doi: 10.1111/j.1570-7458.2011.01129.x
- Santos, G.M.M. & Gobbi, N. (1998). Nesting habits and colonial productivity of *Polistes canadensis canadensis* (L.) (Hymenoptera - Vespidae) in a caatinga area, Bahia State - Brazil. *Journal of Advanced Zoology*, 19: 63-69.
- Santos, G.M.M., Silva, S.O.C., Bichara-Filho & Gobbi, N. (1998). Influencia del tamaño del cuerpo em el forrajeo de avispa social (Hymenoptera - Polistinae) visitantes de *Syagrus coronata* (Martius) (Arecaceae). *Reviews Gayana Zoology*, 62: 167-170.
- Santos, G.M.M., Aguiar, C.M.L. & Gobbi, N. (2006). Characterization of the wasps guild (Hymenoptera, Vespidae) visiting flowers in the caatinga (Itatim, Bahia, Brazil). *Sociobiology*, 47(2): 483-494.
- Sevala, V.L., Bagnères, A.G., Kuenzli, M., Blomquist, G.J., & Schal, C. (2000). Cuticular hydrocarbons of the dampwood termite, *Zootermopsis nevadensis*: caste differences and role of lipophorin in transport of hydrocarbons and hydrocarbon metabolites. *Journal of Chemical Ecology*, 26(3): 765-789. doi: 10.1023/A:1005440624678

- Sguarizi-Antonio, D., Torres, V.O., Firmino, E.L., Lima, S.M., Andrade, L.H., & Antonialli-Junior, W.F. (2017). Observation of intra-and interspecific differences in the nest chemical profiles of social wasps (Hymenoptera: Polistinae) using infrared photoacoustic spectroscopy. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 176: 165-170. doi: 10.1016/j.jphotobiol.2017.10.001
- Signorotti, L., Cappa, F., D’Ettorre, P. & Cervo, R. (2014). Novel Insights into the Ontogeny of Nestmate Recognition in *Polistes* Social Wasps. *Plos One* 9(5): e97024. doi: 10.1371/journal.pone.0097024
- Silva, E.R.S., Michelutti, K.B., Antonialli-Junior, W.F., Batistote, M., & Cardoso, C.A.L. (2016). Chemical signatures in the developmental stages of *Protopolybia exigua*. *Genetics and Molecular Research*, 15: 1-12. doi: 10.4238/gmr.15017586
- Silva-Pereira, V. & Santos, G.M.M. (2006). Diversity in bee (Hymenoptera: Apoidea) and social wasp (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae) community in "Campos Rupestres", Bahia, Brazil. *Neotropical Entomology*, 35: 165-174. doi: 10.1590/S1519-566X2006000200003
- Silveira O.T. (2002). Surveying Neotropical Social Wasps. An evaluation of methods in the “Ferreira Penna” research station (ECFPN), in Caxiuana, PA, Brazil (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 42(12): 299-323. doi: 10.1590/S0031-10492002001200001
- Singer, T.L. & Espelie, K.E. (1997). Exposure to nest paper hydrocarbons is important for nest recognition by a social wasp, *Polistes metricus* Say (Hymenoptera, Vespidae). *Insect Societies*, 44: 245-254. doi: 10.1007/s000400050045
- Singh, B.D. & Chaudhary. R.B. (1985). *Principle of biometrical and statistical analysis*, Kalyani publishers.
- Smith, A.R., O’Donnell, S. & Jeanne, R.L. (2002). Evolution of swarm communication in eusocial wasps (Hymenoptera: Vespidae). *Journal of Insect Behavior*, 15(6): 751-764. doi: 10.1023/A:1021119322398
- Soares, E.R.P., Batista, N.R., Souza, R.D.S., Torres, V.D.O., Cardoso, C.A.L., Nascimento, F.S., & Antonialli-Junior, W.F. (2017). Variation of cuticular chemical compounds in three species of *Mischocyttarus* (Hymenoptera: Vespidae) eusocial wasps. *Revista Brasileira de Entomologia*, 61(3): 224-231. doi: 10.1016/j.rbe.2017.05.001
- Souza, M.M. de & Prezoto, F. (2006). Diversity of social wasps (Hymenoptera: Vespidae) in semideciduous forest and cerrado (Savanna) regions in Brazil. *Sociobiology* 47(1): 135-147.
- Souza, M.M. & Zanuncio, J.C. (2012). *Marimbondos - Vespas sociais* (Hymenoptera: Vespidae). Editora UFV, Viçosa, 79 p.
- Souza, M.M., Louzada, J., Serrão, J.E. & Zanuncio, J.C. (2010). Social wasps (Hymenoptera: Vespidae) as indicators of conservation degree of riparian forests in southeast Brazil. *Sociobiology*, 56(1): 1-10.
- Souza, M.M., Pires, P., Elpino-Campos, A., Louzada, J. (2014). Nesting of social wasps (Hymenoptera: Vespidae) in a riparian forest of Rio das Mortes in southeastern Brazil. *Acta Scientiarum*, 36: 189-196. doi: 10.4025/actasciobiolsci.v36i2.21460
- Sühs, R.B., Somavilla, A., Köhler, A. & Putzke, J. (2009). Vespídeos (Hymenoptera, Vespidae) vetores de pólen de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae), Santa Cruz do Sul, RS, Brasil. *Revista Brasileira de Biociências* 7: 138-143.



- Sumana, A., Liebert, A.E., Berry, S., Switz, G.T., Orians, C.M. & Starks, P.T. (2005). Nest hydrocarbons as cues for philopatry in a paper wasp. *Ethology*, 111: 469-477. doi: 10.1111/j.1439-0310.2005.01072.x
- Tokoro, M. & Makino, S.I. (2011). Colony and Caste Specific Cuticular Hydrocarbon Profiles in the Common Japanese Hornet, *Vespa analis* (Hymenoptera, Vespidae). *Japan Agricultural Research Quarterly: Japan International Research Center for Agricultural Sciences*, 45: 277-283. doi: 10.6090/jarq.45.277
- Turlings, T.C., Loughrin, J.H., McCall, P.J., Röse, U.S., Lewis, W.J. & Tumlinson, J.H. (1995). How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 92(10): 4169-4174.
- Van Den Dool, H. & Kratz, P.D. (1963). A generalization of the retention index system including linear temperature programmed gas—liquid partition chromatography. *Journal of Chromatography*, 11: 463-471. doi: 10.1016/S0021-9673(01)80947-X
- Venn, J. (1880). On the Diagrammatic and Mechanical Representation of Propositions and Reasonings. *Philosophical Magazine and Journal of Science*, 9(59): 1-18. doi: 10.1080/14786448008626877
- Weiss, M.R., Wilson, E.E. & Castellanos, I. (2004). Predatory wasps learn to overcome the shelter defense of their larval prey. *Animal Behaviour*, 68: 45-54. doi: 10.1016/j.anbehav.2003.07.010
- Weiss, K., Parzefall, C. & Herzner, G. (2014). Multifaceted defense against antagonistic microbes in developing offspring of the parasitoid wasp *Ampulex compressa* (Hymenoptera, Ampulicidae). *PloS one*, 9(6): e98784. doi: 10.1371/journal.pone.0098784
- Wenzel, J.W. (1991). Evolution of nest architecture. In K. G. Ross & R. W. Matthews (Eds.), *The Social Biology of Wasps* (pp. 480-519). Ithaca, New York: Comstock Publishing of Cornell University Press.
- West-Eberhard, M.J. (1973). Monogyny in “polygynous” social wasps. *Proc. 7th Cong. I.U.S.S.I. London*, 396–403pp.
- Yusuf, A.A., Pirk, C.W., Crewe, R.M., Njagi, P.G., Gordon, I., & Torto, B. (2010). Nestmate recognition and the role of cuticular hydrocarbons in the African termite raiding ant *Pachycondyla analis*. *Journal of Chemical Ecology*, 36(4): 441-448. doi: 10.1007/s10886-010-9774-6
- Zanette, L.R.S., Martins, R.P. & Ribeiro, S.P. (2005). Effects of urbanization on Neotropical wasp and bee assemblages in a Brazilian metropolis. *Landscape and Urban Planning*, 71: 105-121. doi: 10.1016/j.landurbplan.2004.02.003
- Zhu, G.H., Ye, G.Y., Hu, C., Xu, X.H. & Li, K. (2006). Development changes of cuticular hydrocarbons in *Chrysomya rufifacies* larvae: potential for determining larval age. *Medical and Veterinary Entomology*, 20(4): 438-444. doi: 10.1111/j.1365-2915.2006.00651.x

## CAPÍTULO 4

### RELAÇÃO ENTRE O PERFIL QUÍMICO CUTICULAR DE VESPAS SOCIAIS COM O NÍVEL DE AÇÃO ANTRÓPICA EM SEUS SÍTIOS DE NIDIFICAÇÃO

Observação: Este capítulo está de acordo com as normas da revista *Conservation Biology*, disponível no endereço eletrônico:

<https://onlinelibrary.wiley.com/page/journal/15231739/homepage/forauthors.html>

Se preferir abra a câmera de seu Smartphone e aproxime do seguinte QR Code, clique no ícone ∞ para ter acesso ao arquivo com as normas:



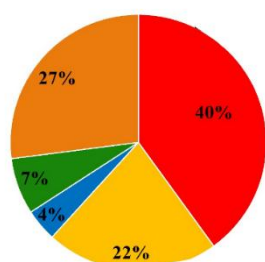
Denise Sguarizi Antonio<sup>1,2</sup>; Kamylla Balbuena Michelutti<sup>1,2</sup>; Eva Ramona Pereira Soares<sup>2,3</sup>; Julio César Jut Solórzano<sup>1</sup>; Claudia Andrea Lima Cardoso<sup>1</sup>; Sidnei Eduardo Lima-Junior<sup>1</sup>; Viviana de Oliveira Torres<sup>3</sup> e William Fernando Antonialli Junior<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>- Programa de Pós-Graduação em Recursos Naturais, Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul, Dourados-MS, Brasil.

<sup>2</sup>- Laboratório de Ecologia Comportamental, Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul, Dourados-MS, Brasil.

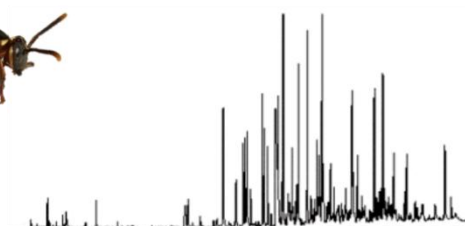
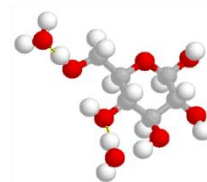
<sup>3</sup>- Programa de Pós-Graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade, Universidade Federal da Grande Dourados, Dourados-MS, Brasil.

#### GRAPHICAL ABSTRACT



■ Construções Urbanas  
■ Agricultura  
■ Corpos Hídricos  
■ Vegetação  
■ Solo Exposto

Hidrocarbonetos de vespas sociais e nível de ação antrópica



28 **RESUMO:** *Alterações nos ecossistemas podem influenciar de forma significativa os*  
29 *organismos, causando alterações extrínsecas e intrínsecas. O desmatamento e a destruição do*  
30 *habitat são ações antrópicas comuns para a conversão de solos em áreas de cultivo e criação*  
31 *de animais. Como resultado, muitas espécies têm ocupado cada vez mais áreas urbanas, a*  
32 *exemplo de algumas vespas sociais, podendo apresentar alterações morfo e fisiológicas como*  
33 *resultado dessas interações. Em particular os compostos químicos cuticulares de uma espécie*  
34 *podem variar por conta de fatores genéticos, mas, também em função de fatores ambientais.*  
35 *No entanto, ainda há poucos estudos sobre os efeitos de fatores ambientais sobre os compostos*  
36 *químicos cuticulares de vespas sociais. Portanto, o objetivo deste estudo foi testar a hipótese*  
37 *de que há relação entre os compostos cuticulares de vespas sociais com o nível de atividade*  
38 *antrópica dos sítios de nidificação de suas colônias. Foram utilizados dados da composição de*  
39 *compostos químicos cuticulares de colônias de 3 espécies de vespas sociais e do nível de*  
40 *antropização de seus sítios de nidificação em quatro municípios no estado de Mato Grosso do*  
41 *Sul, Brasil. A partir das coordenadas geográficas dos pontos de coleta, foram calculadas as*  
42 *porcentagens de áreas de construções urbanas, agricultura, corpo hídrico, vegetação e solo*  
43 *exposto, e assim classificados os sítios em que as colônias estavam nidificadas em áreas mais*  
44 *e menos antropizadas. O perfil químico foi determinado por meio da extração dos compostos*  
45 *cuticulares e análise por Cromatografia Gasosa Acoplada a Espectrômetro de Massas (CG-*  
46 *EM). Os resultados mostram que a composição química cuticular das colônias destas espécies,*  
47 *de fato, é afetada pelo nível de antropização em seus sítios de nidificação, havendo uma*  
48 *variação quali e quantitativa que deve estar atrelada, não só a diferenças genéticas, mas,*  
49 *sobretudo, as condições ambientais locais, as quais suas colônias estão submetidas.*

50  
51 **PALAVRAS-CHAVE:** *Polistes versicolor; Polybia paulista; Polybia occidentalis;*  
52 *antropização; assinatura química.*

53  
54  
55 **ABSTRACT:** *Changes in ecosystems can significantly affect organisms, causing extrinsic and*  
56 *intrinsic changes. Deforestation and habitat destruction are common anthropogenic actions*  
57 *for conversion of land into cultivation areas and animal husbandry. As a result, many species*  
58 *have been occupying more urban areas, such as some social wasps, and may present*  
59 *morphological and physiological changes because of these interactions. In particular, the*  
60 *cuticular chemical compounds of a species may vary due to genetic factors, but also due to*  
61 *environmental ones. The aim of this study was to assess the hypothesis that there is a*  
62 *relationship between the cuticular chemical compounds of social wasps and the level of*  
63 *anthropic action in their colonies' nesting sites. Data regarding the composition of cuticular*  
64 *chemical compounds from colonies of three species of social wasps and the level of*  
65 *anthropization of their nesting sites from four municipalities in the State of Mato Grosso do*  
66 *Sul, Brazil were assessed. From the geographic coordinates of the collection sites, the*  
67 *percentages of urban construction areas; agriculture; water body; vegetation and exposed soil*  
68 *were measured, and thus the sites were classified into more or less anthropized areas. The*  
69 *chemical profile was assessed by extraction of the cuticular compounds and gas*  
70 *chromatography coupled to a mass spectrometer (GC-MS). The results show that the cuticular*  
71 *chemical composition of colonies of these species is, indeed, affected by the level of*  
72 *anthropization in their nesting sites, and there is qualitative and quantitative variation that*  
73 *might be linked not only to genetic differences but, mainly, local environmental conditions to*  
74 *which their colonies are subjected.*

75  
76 **KEYWORDS:** *Polistes versicolor; Polybia paulista; Polybia occidentalis; anthropization;*  
77 *chemical signature.*

## 78 **INTRODUÇÃO**

79 Os ecossistemas estão enfrentando mudanças ambientais globais sem taxas precedentes  
80 atualmente. O desmatamento e a destruição do habitat são ações antrópicas comuns para a  
81 conversão de solos, principalmente para o cultivo agrícola, além da introdução de espécies  
82 invasoras que vêm remodelando os ecossistemas em escalas de tempo extremamente curtas  
83 (Tylianakis et al. 2008; Sih et al. 2011).

84 No Brasil, o IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 2018) divulgou em  
85 um livro, no qual apontam que entre 2000-2016 ocorreu um aumento de 40% das áreas  
86 destinadas à produção agrícola e que até este período as áreas artificiais (superfícies antrópicas  
87 não-agrícolas, incluindo as cidades, complexos industriais, áreas de mineração, etc.)  
88 correspondem à 37.773 Km<sup>2</sup>. Por outro lado, o uso intensivo do solo comumente tem sido  
89 associado ao declínio da biodiversidade (Huston 2005), pois com o aumento do uso para solos  
90 agrícolas e cobertura urbana as manchas de habitat adequado tendem a se tornar menores e cada  
91 vez mais isoladas (Luck 2002).

92 Como os insetos sociais compõem uma parte significativa da biomassa e biodiversidade  
93 de nossos ambientes, pois podem explorar uma ampla gama de recursos e influenciar a ecologia  
94 e evolução de outros organismos (Wilson 1990) é muito importante estudar como mudanças no  
95 ambiente afetam a dinâmica populacional, social e comportamental desses insetos. Dentre os  
96 insetos sociais, as vespas sociais são o grupo com menor número de informação sobre o que os  
97 impactos ambientais causam em suas colônias (Fisher et al. 2019), uma prova disso é que até  
98 2017 nenhuma espécie estava na Lista Vermelha da União Internacional para a Conservação da  
99 Natureza e dos Recursos Naturais (IUCN Red list 2017).

100 Dentre os poucos estudos que utilizaram vespas sociais como bioindicadoras para  
101 avaliar diferentes condições ambientais podemos citar: Souza et al. (2010) que avaliaram o grau  
102 de conservação de florestas por meio da diversidade das vespas sociais e Graça e Somavilla  
103 (2018) que analisaram como a fragmentação de florestas influencia as populações. Ressalta-se  
104 a importância do entendimento das alterações que ambientes antropizados causam em vespas  
105 sociais, uma vez que elas são importantes na manutenção ecológica dos ambientes (Prezoto et  
106 al. 2008, 2016), atuando como predadores de outros insetos (Prezoto & Machado 2009) e  
107 polinizadores (Clemente et al. 2012).

108 Fisher et al. (2019) fizeram uma avaliação da resiliência dos insetos sociais diante de  
109 alterações globais drásticas como mudanças climáticas, desmatamento, introdução de espécies  
110 invasoras e conversão de solo usando parâmetros como coordenação química do  
111 comportamento cooperativo, organização das castas operárias, imunidade social e arquitetura

112 do ninho. Os autores concluíram que as mesmas adaptações responsáveis pela diversidade e  
113 dominância ecológica dos insetos sociais também os podem tornar mais vulneráveis diante  
114 mudanças ambientais drásticas.

115 A coordenação do comportamento cooperativo nos insetos sociais acontece via  
116 comunicação, que pode abranger diferentes sinais como os visuais, os táteis, sonoros e  
117 principalmente os químicos (Billen 2006). Estes sinais químicos são denominados de  
118 semioquímicos (Vilela & Della Lucia 2001), que podem ser divididos em feromônios quando  
119 estão envolvidos na comunicação intraespecífica e aleloquímicos quando envolvidos na  
120 comunicação interespecífica (Billen 2006; Izzo et al. 2010; Khidr et al. 2013). Dentre os  
121 feromônios mais importantes para manter a coesão das colônias e que tem recebido maior  
122 atenção nas últimas décadas estão os chamados hidrocarbonetos cuticulares (HCs) (Blomquist  
123 & Bagnères 2010).

124 Os HCs são compostos utilizados no reconhecimento de coespecíficos e trabalhos já  
125 apontaram que sua variação é influenciada tanto por fatores genéticos (Ratnieks 1991; Page et  
126 al. 1991) quanto por fatores ambientais (Ratnieks 1991; Singer et al. 1998; Etges & Ahrens  
127 2001). No caso dos fatores ambientais as variações são decorrentes da plasticidade fenotípica,  
128 que é responsável pelas respostas das espécies as mudanças ambientais, variando de alterações  
129 na fisiologia, morfologia até mudanças nas respostas comportamentais (Wund 2012).

130 As adaptações a condições ambientais locais podem levar a variação significativa dos  
131 compostos químicos cuticulares em vespas sociais e formigas (Dapporto et al., 2004a, b;  
132 Dapporto et al., 2009; Menzel et al., 2017). As variações no perfil de HCs de vespas sociais  
133 podem ser importantes como ferramenta biogeográfica, uma vez que encontraram diferenças  
134 significativas entre os perfis de HCs de diferentes populações de *Polistes dominula*, permitindo  
135 uma separação das colônias de acordo com a região de origem, coincidindo com a composição  
136 faunística e florística de cada uma das áreas estudadas (Dapporto et al., 2004a).

137 Ainda que se saiba que, atualmente, haja uma preocupação crescente com os efeitos da  
138 atividade humana sobre a biodiversidade, são raros os estudos que já tenha avaliado este tema  
139 em colônias de vespas sociais (Souza et al. 2010; Michelutti et al. 2013; Torres et al. 2014).  
140 Nenhum até o momento já avaliou os efeitos da atividade antrópica sobre os compostos  
141 químicos cuticulares de vespas sociais. Assim, o objetivo deste estudo foi testar a hipótese de  
142 que há relação entre os compostos cuticulares de vespas sociais com o nível de atividade  
143 antrópica dos sítios de nidificação de suas colônias.

144

145

## 146 METODOLOGIA

### 147 *Coleta das amostras*

148 Foram coletadas de 2014 a 2017 colônias de três espécies de vespas sociais nidificadas  
149 em diferentes áreas de quatro municípios no Estado do Mato Grosso do Sul, Brasil. As espécies  
150 estão descritas na Tabela 1, bem como a quantidade de colônias amostradas, seus locais de  
151 coleta com as respectivas coordenadas geográficas. As colônias foram retiradas do ambiente  
152 com auxílio de recipientes plásticos contendo algodão umedecido com éter, que em seguida foi  
153 retirado para evitar degradação dos compostos químicos. Em laboratório, as operárias foram  
154 armazenadas individualmente em eppendorf, mortas por congelamento e conservadas em  
155 freezer (-20°, Marca: METALFRIO, Modelo: VF55DB) até o momento das análises químicas.  
156

157 **Tabela 1.** Espécies, número de colônias, locais de coleta com os respectivos pontos amostrados  
158 nos diferentes municípios de Mato Grosso do Sul de 2014 a 2017.

Espécies	Nº de colônias	Municípios de coleta	Coordenada geográfica
<i>Polistes versicolor</i>	3	Dourados ponto 1	22°11'51.0"S; 54°55'48.8"W
	1	Dourados ponto 2	22°12'35.8"S; 54°47'13.9"W
	2	Mundo Novo ponto 1	23°56'08.3"S; 54°17'04.1"W
	1	Mundo Novo ponto 2	23°55'20.1" S; 54°17'08.0"W
<i>Polybia paulista</i>	1	Dourados ponto 2	22°12'35.8"S; 54°47'13.9"W
	1	Ivinhema	22°21'16.6"S; 53°45'31.9"W
	2	Mundo Novo ponto 2	23°55'20.1"S; 54°17'08.0"W
<i>Polybia occidentalis</i>	2	Dourados ponto 1	22°11'51.0"S; 54°55'48.8"W
	2	Ivinhema	22°21'16.6"S; 53°45'31.9"W
	1	Ponta Porã	22°33'51.1"S; 55°41'24.7"W

159

### 160 *Análise do uso e ocupação do solo dos locais de coleta*

161 A partir das coordenadas geográficas dos pontos de coleta das três espécies de vespas,  
162 foi quantificado o uso e ocupação do solo. As variáveis foram determinadas por meio de uma  
163 classificação não supervisionada, realizada com Sistema de Informação Geográfica (SIG),  
164 utilizando imagens SENTINEL 2 com resolução de 10 metros. Para limitar a áreas de estudo  
165 foram gerados buffers de 1km de raio no entorno de cada ponto amostral, medida esta utilizada  
166 baseando-se no alcance de forrageio das vespas sociais estudadas que é de aproximadamente  
167 900 m (Gobbi 1978; Santos et al. 2000). As formas de uso e ocupação do solo foram  
168 classificadas em: Construções urbanas; Agricultura; Corpo hídrico; Vegetação e Solo exposto  
169 (adaptado a partir da definição do IBGE 2013).

170 Para interpretação das imagens SENTINEL 2 foi utilizada a classificação não  
171 supervisionada utilizando as ferramentas de classificações proporcionadas pelo programa  
172 utilizado e calculando as áreas e as porcentagens para cada classe dos buffers. Todos os dados  
173 foram processados no ArcGis®, versão 10.3 (Esri 2015).

174

### 175 *Extração dos compostos cuticulares e Análise por Cromatografia Gasosa Acoplada a* 176 *Espectrômetro de Massas (CG-EM)*

177 Para a extração dos compostos químicos da cutícula das vespas, foi utilizado um  
178 indivíduo inteiro, que foi mergulhado em 2 mL de hexano (Grau HPLC, TEDIA) durante 2  
179 minutos. Foram extraídos os compostos da cutícula de 15 vespas de cada colônia. Todos os  
180 extratos foram secos em capela de exaustão e, posteriormente solubilizados em 200 µL de  
181 hexano (Grau HPLC, TEDIA) para análise por Cromatografia Gasosa Acoplada a  
182 Espectrômetro de Massas (CG-EM).

183 Todas as amostras foram analisadas utilizando-se um cromatógrafo a gás (GC- 2010  
184 Plus, Shimadzu, Kyoto, Japan) acoplado a um espectrômetro de massas (GC-MS Ultra 2010,  
185 Shimadzu, Kyoto, Japan). As condições para análise foram como no trabalho de Duarte et al.  
186 (2019). As identificações dos compostos foram realizadas empregando o índice de retenção  
187 calculado (Van Den Dool e Kratz, 1963), usando uma mistura de alcanos lineares (C<sub>7</sub>-C<sub>40</sub>,  
188 Sigma Aldrich com pureza ≥ 90%) como referência externa em relação ao índice de retenção  
189 da literatura (Jackson 1983; Bonavita-Cougourdan et al. 1991; Brown et al. 1991; Meskali et  
190 al. 1995; Lorenzi et al. 1997; Sevala et al. 2000; Howard 2001; Howard et al. 2001; Kaib et al.  
191 2004; Zhu et al. 2006; Yusuf et al. 2010; Ruther et al. 2011; Tokoro & Makino 2011; Weiss et  
192 al. 2014; Bonelli et al. 2015, Silva et al. 2016; Michelutti et al. 2017, 2018; Paula et al. 2016,  
193 2018; Soares et al. 2017) e associado à interpretação dos espectros de massas obtidos com as  
194 amostras e comparados com as bases de dados (NIST21 e WILEY229).

195 Após a identificação dos compostos foi construída uma tabela com as respectivas médias  
196 das áreas percentuais relativas de cada composto presente nas amostras, estes dados foram  
197 utilizados para as análises estatísticas.

198

### 199 *Análises estatísticas*

200 Como foram realizadas várias coletas resultando em um grande número de variáveis  
201 (espécies, pontos de coleta/municípios e perfil de hidrocarbonetos), primeiramente foi realizada  
202 uma análise de agrupamento com os dados em porcentagem dos tipos de uso e ocupação do  
203 solo a fim de categorizar os ambientes, utilizando a distância euclidiana e o método UPGMA

204 (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean) para a construção de um dendrograma.  
205 Para avaliar se o dendrograma reflete a matriz de similaridade entre os ambientes, utilizou-se o  
206 coeficiente de correlação cofenética, definindo o valor mínimo de 0,75 como uma medida da  
207 qualidade do ajuste do dendrograma (Macgarigal et al. 2000). Baseando-se no agrupamento  
208 formado e na análise da porcentagem das áreas de construções urbanas, os ambientes foram  
209 categorizados em: mais antropizado quando apresentava porcentagem acima de 50% de  
210 construções e menos antropizado com porcentagem abaixo de 50%.

211 Uma análise multivariada de variância permutacional (PERMANOVA) método não  
212 paramétrico utilizado para testar diferenças multivariadas entre grupos pré-definidos (Anderson  
213 2001), foi aplicada para avaliar se existem diferenças significativas entre os ambientes mais e  
214 menos antropizado, com relação a todos os compostos detectados nas amostras de vespas das  
215 diferentes espécies cujas colônias estavam nidificadas em diferentes ambientes. O índice de  
216 Bray-Curtis foi utilizado para construir a matriz de similaridade e o significado das  
217 comparações foi calculado a partir da aleatorização da matriz original (9999 permutações). Em  
218 seguida, foi aplicada uma análise de cluster seguindo os parâmetros mencionados acima  
219 utilizando as espécies/categorias ambientais como variável preditora e as áreas relativas dos  
220 hidrocarbonetos cuticulares das vespas (somente compostos que apresentavam percentual  
221 relativo > que 0,1%) como variável resposta, a fim de identificar a similaridade e/ou diferenças  
222 entre os grupos.

223 Além disso, foram realizadas Análises de Correspondência Destendenciada (DCA), com  
224 cada uma das espécies de vespas utilizando as categorias ambientais como variável preditora e  
225 os hidrocarbonetos cuticulares (somente compostos que apresentavam percentual relativo > que  
226 0,1%) como variável resposta, a fim de identificar quais compostos são mais característicos nas  
227 vespas oriundas de cada local. Todas as análises foram realizadas no software estatístico Past  
228 versão 3.22 (Hammer et al. 2001).

229 Os compostos considerados majoritários foram aqueles que apresentaram pelo menos  
230 5% de média da área percentual relativa.

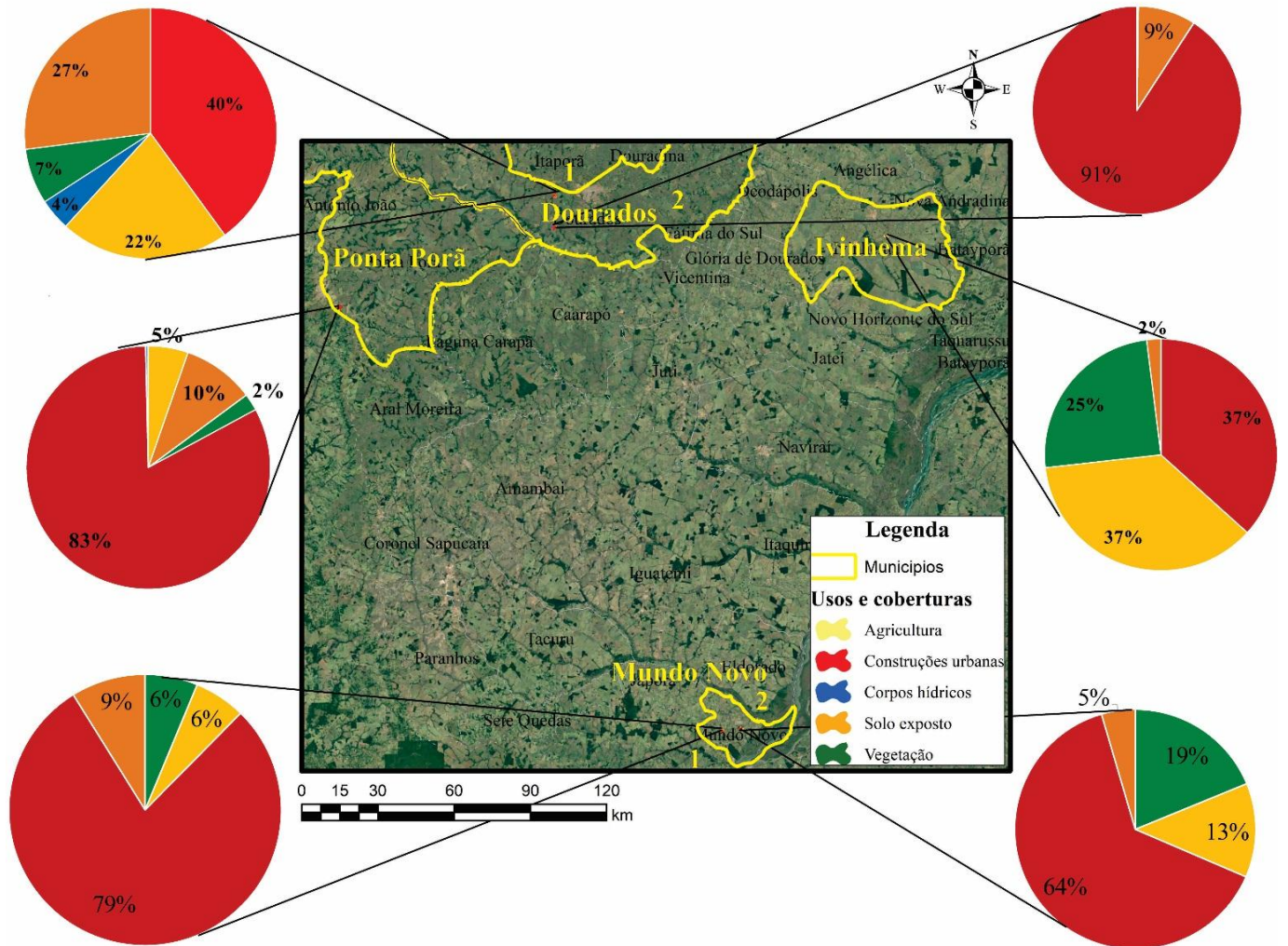
231  
232  
233  
234  
235  
236  
237



238 **RESULTADOS**

239 *Uso e ocupação do solo dos locais de coleta*

240 A figura 1 mostra os pontos de coleta, em destaque as áreas dos municípios onde foram  
241 realizadas as coletas com as porcentagens de uso e ocupação do solo, calculados a partir da  
242 interpretação das imagens.



243 **Figura 1.** Locais em que as colônias de vespas sociais foram coletadas. Em destaque os  
244 gráficos em porcentagem de uso e cobertura do solo de acordo com as classificações  
245 utilizadas.

246  
247 Observamos dois agrupamentos principais: o primeiro com Mundo Novo ponto 1, Ponta  
248 Porã, Dourados ponto 2 e Mundo Novo ponto 2 que apresentam porcentagem de construções  
249 urbanas acima de 50%, categorizando-os como ambiente mais antropizado, e o segundo grupo  
250 com Ivinhema e Dourados ponto 1, que apresentam porcentagem de construções urbanas abaixo  
251 de 50% categorizando-os como ambiente menos antropizado (Fig. 2). Estes dois pontos

252 Ivinhema e Dourados ponto 1 também são os que apresentam maior porcentagem de agricultura  
253 (37 e 22% respectivamente).

254

255

256

257

258

259

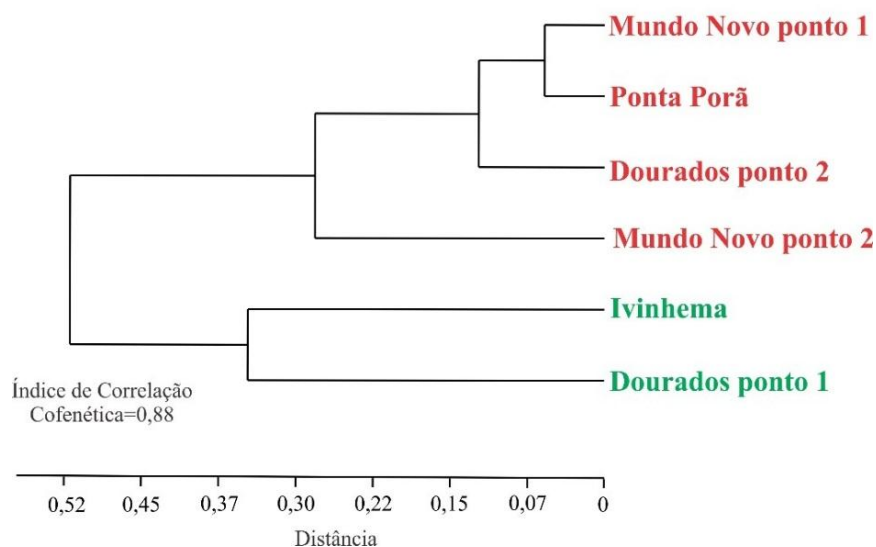
260

261

262

263

264



265 **Figura 2.** Dendrograma de similaridade gerado com base nos parâmetros de uso e ocupação  
266 do solo dos diferentes pontos de coleta das colônias de vespas sociais, nos diferentes  
267 municípios de Mato Grosso do Sul. Em vermelho: áreas mais antropizadas. Em verde: áreas  
268 menos antropizadas.

269

### 270 ***Hidrocarbonetos cuticulares e o uso e ocupação do solo***

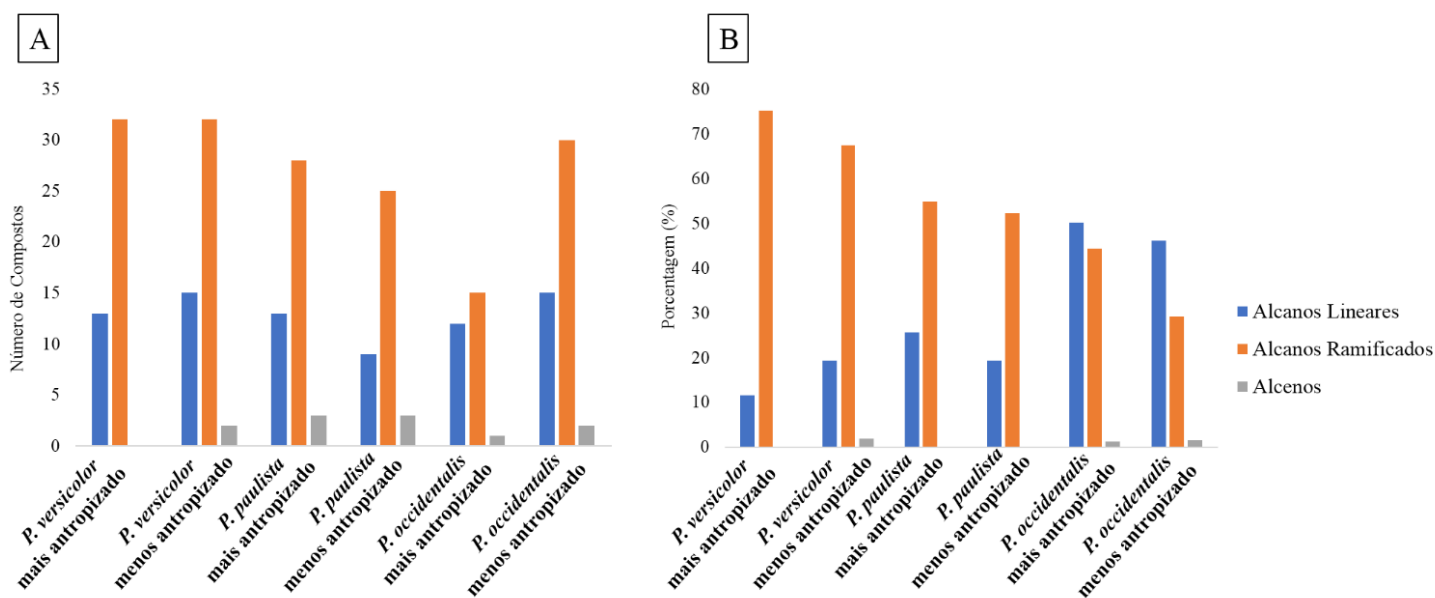
271 Todos os compostos identificados estão descritos na tabela 2. Nas amostras de *P.*  
272 *versicolor*, no ambiente mais antropizado foram detectados e identificados 45 compostos, com  
273 71,1% de alcanos ramificados, 28,8% de alcanos lineares e 2,2% de alcadieno. Dois compostos  
274 foram exclusivos deste ambiente, o 4-metil-heneicosano e o 3,9-; 3,11-; 3,13-dimetil-  
275 heptacosano. Nas amostras desta espécie coletadas no ambiente menos antropizado 50  
276 compostos foram detectados e identificados, com 64% de alcanos ramificados, 30% de alcanos  
277 lineares, 4% de alcenos e 2% de alcadieno. Seis compostos (heptadecano, 9-metilnonadecano,  
278 x-eicoseno, 5-metil-heneicosano, 11-metiltricosano, (Z)-12-pentacoseno) foram exclusivos das  
279 amostras deste ambiente. Foram encontrados 43 HCs comuns entre amostras dos dois ambientes  
280 (Fig. 3A & Tabela 2).

281 Nas amostras da espécie *P. paulista* coletadas no ambiente mais antropizado foram  
282 detectados 45 e identificados 44 HCs, 63,6% deles, alcanos ramificados, 29,5% alcanos lineares  
283 e 6,8% alcenos. Oito compostos são exclusivos destas amostras: o octadecano, nonadecano,  
284 eicosano, heneicosano, x-metil-heneicosano, 9-; 13-; dimetilnonacosano, 13,17-; 11,15-; 9,13-  
285 dimetilnonacosano, e o 11-; 13-metil-hentriacontano. Nas amostras desta espécie coletadas no

286 ambiente menos antropizado foram detectados 38 HCs e 37 foram identificados, 67,5% deles,  
 287 alcanos ramificados, 24,3% alcanos lineares e 8,1% alcenos e 2,7% alcadienos. Somente o 11-  
 288 metil-tricosano é exclusivo destas amostras. Foram encontrados 37 compostos comuns entre as  
 289 amostras dos dois ambientes (Fig. 3A & Tabela 2).

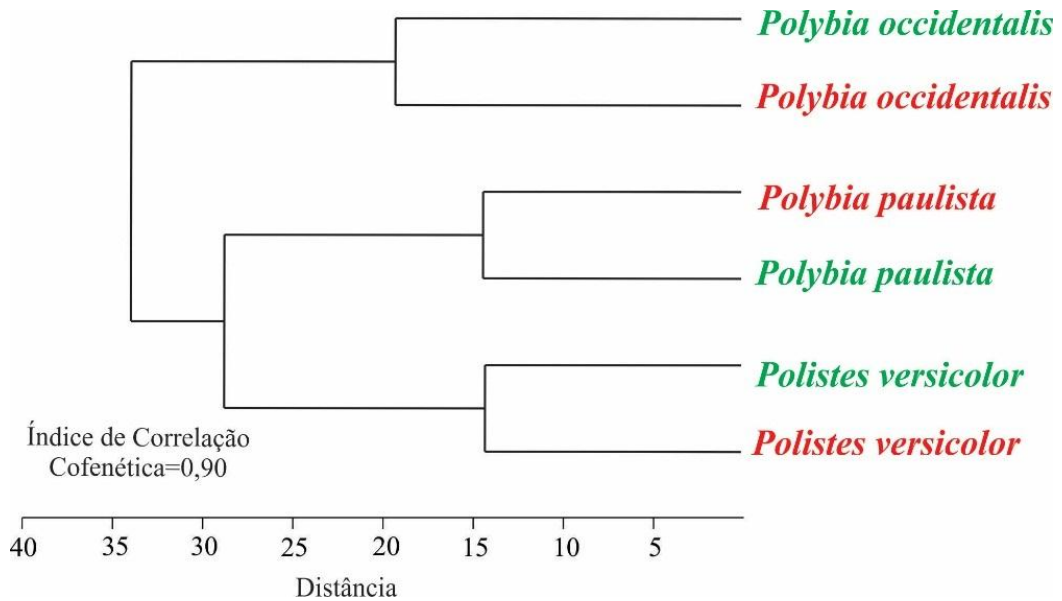
290 Nas amostras de *P. occidentalis* coletadas em ambiente mais antropizado foram  
 291 identificados 29 HCs, 55,7% deles, alcanos ramificados, 41,3% alcanos lineares, 3,4% alcenos  
 292 e 3,4% alcadienos. Apenas o 13,17-; 11,15-; 9,13-dimetilnonacosano é exclusivo destas  
 293 amostras. Nas amostras desta espécie coletadas no ambiente menos antropizado foram  
 294 detectados 49 HCs e identificados 48, 62,5% deles, alcanos ramificados, 31,2% alcanos  
 295 lineares, 4,1% alcenos e 2% de alcadienos. Vinte e um compostos ocorrem somente neste  
 296 ambiente: 16 alcanos ramificados, três alcanos lineares, um alceno e um composto não  
 297 identificado. Vinte e oito compostos são comuns às amostras dos dois ambientes (Fig. 3A &  
 298 Tabela 2).

299 Comparando cada classe de compostos entre os dois ambientes, tanto alcanos  
 300 ramificados quanto alcanos lineares apresentaram maior teor nos ambientes mais antropizados  
 301 do que nos ambientes menos antropizados, exceto para *P. versicolor*. Já os alcenos  
 302 apresentaram menor teor nos ambientes mais antropizados, exceto para *P. paulista* (Fig. 3B).  
 303



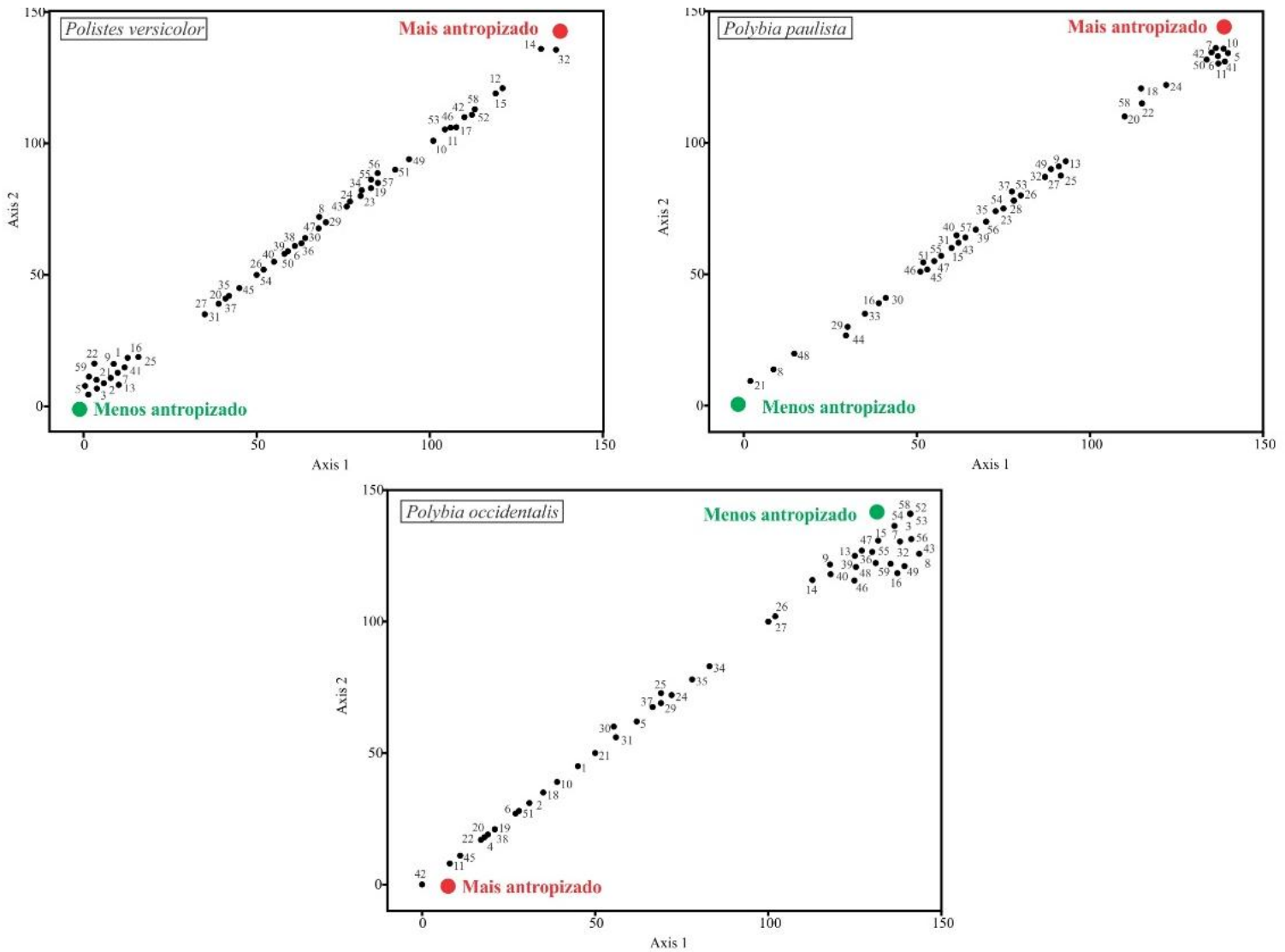
304 **Figura 3.** Número (A) e porcentagem (B) dos compostos das diferentes classes de  
 305 hidrocarbonetos cuticulares (B) presentes na cutícula de *Polistes versicolor*, *Polybia paulista*  
 306 e *Polybia occidentalis* coletadas em ambientes mais antropizados e menos antropizados.  
 307

308 A análise de permutação não paramétrica mostra que há diferenças significativas entre  
 309 as amostras dos dois tipos de ambiente das 3 espécies: *P. versicolor* (Pseudo- $F_{(5,34358)}=6,54$ ;  
 310  $p<0,01$ ), *P. paulista* (Pseudo- $F_{(5,34358)}=3,29$ ;  $p<0,01$ ) e *P. occidentalis* (Pseudo- $F_{(5,34358)}=5,96$ ;  
 311  $p<0,01$ ). A análise de cluster (Fig. 4) mostra que a composição da cutícula das diferentes  
 312 amostras das 3 espécies se agrupa, primeiramente em função da própria espécie, mas cada ramo  
 313 representa amostras de diferentes tipos de ambiente.  
 314



315  
 316 **Figura 4.** Dendrograma de similaridade com base no perfil de hidrocarbonetos  
 317 cuticulares de amostras de 3 espécies de vespas sociais coletadas em dois tipos de ambientes,  
 318 agrupadas de acordo com as categorias ambientais. Em vermelho: ambiente mais antropizado  
 319 e em verde: ambiente menos antropizado.

320  
 321 A análise de DCA mostra que há HCs mais característicos de cada um dos ambientes,  
 322 nas amostras das 3 espécies (Fig. 5).



323 **Figura 5.** Ordenação por DCA (Eixos 1 e 2) baseada nos compostos químicos das  
 324 cutículas de 3 espécies de vespas sociais de amostras coletadas em 2 tipos de ambientes. Os  
 325 pontos no Eixo 1, entre 0 e 50 mais à esquerda, representam compostos mais característicos  
 326 de um certo ambiente já entre 100 e 150 mais à direita, do outro tipo de ambiente.

327

## 328 DISCUSSÃO

329 Observamos que o perfil de HCs das três espécies de vespas sociais analisadas são  
 330 afetados pelo nível de antropização dos ambientes.

331 Espécies de vespas sociais podem ou não ocorrer em ambientes antropizados, além  
 332 disso, as espécies são sensíveis a alterações de luminosidade, temperatura e umidade, fatores  
 333 relacionados à degradação ambiental e por isso são utilizadas como bioindicadores (Souza et  
 334 al., 2010). O comportamento sinantrópico pode ser facultativo em muitas vespas sociais nos  
 335 trópicos, com ocorrência abundante tanto em ambientes florestais quanto urbanos (Fowler

336 1983; Curtis & Stamp 2006; Oliveira et al. 2010). Algumas espécies constroem colônias  
337 somente em condições vegetacionais específicas (Cruz et al. 2006), enquanto outras preferem  
338 locais urbanos (Oliveira et al. 2017) por conta da maior oferta de presas bem como locais de  
339 nidificação protegidos (Prezoto et al. 2007).

340 Apesar de algumas espécies, como as descritas neste estudo, serem capazes de nidificar  
341 e ter sucesso em ambientes mais antropizados, sabe-se que dependendo do grau de antropização  
342 a produtividade da colônia pode ser afetada, como observado por Michelutti et al. (2013) em  
343 colônias de *Mischocyttarus consimilis* e em colônias de *P. versicolor* (Torres et al., 2014).  
344 Alterações em colônias de abelhas que nidificam em ambientes antropizados também foram  
345 relatadas demonstrando que há um aumento na abundância de abelhas que nidificam em  
346 cavidades e diminuição das que nidificam no solo à medida que aumenta a urbanização, além  
347 disso, há variação na razão sexual, havendo maior proporção de machos em locais de maior  
348 urbanização (Fitch et al., 2019).

349 A ocorrência de determinadas espécies é influenciada pela vegetação do local e o  
350 número de espécies de vespas sociais estão correlacionados com a vegetação e o número de  
351 espécies de angiospermas, o que pode acarretar em maior disponibilidade de presas para essas  
352 vespas sociais (Souza et al., (2010). As vespas utilizam recursos vegetais disponíveis no  
353 ambiente para construção de seus ninhos (Wenzel 1998). Neste sentido, já está bem relatado na  
354 literatura a similaridade da composição química entre ninho e os membros da colônia (Espelie  
355 & Hermann 1990; Espelie et al. 1990; Layton & Espelie 1995; Gamboa et al. 1996; Lorenzi et  
356 al. 2004; Sumana et al. 2005; Sguarizi-Antonio et al. 2017). As vespas também utilizam o néctar  
357 e presas potenciais disponíveis nestes ambientes como recurso de suas colônias (Souza et al.  
358 2010; Paz et al. 2016), ambos fatores que podem influenciar diretamente no perfil colonial  
359 (Espelie et al. 1990; Liang & Silverman 2000).

360 De acordo com os resultados, há variação quali e quantitativas da composição de HCs  
361 entre as amostras coletadas nos dois tipos de ambiente nas três espécies (Tabela 2; Figura 4).  
362 Estudos comprovam que o perfil de HCs de colônias de himenópteros sociais sofre influência  
363 das características do ambiente ao qual se encontram (Dapporto et al. 2004a; Blomquist &  
364 Bagnères 2010). Dentre elas, os tipos de recursos disponíveis (Liang & Silverman 2000;  
365 Buczkowski & Silverman, 2005), clima (Menzel et al. 2017) e taxa de parasitismo (Lorenzi et  
366 al. 2014) são fatores que influenciam diretamente neste perfil.

367 Amostras de *P. versicolor* e *P. occidentalis* apresentam número menor de alcanos  
368 ramificados, em ambientes mais antropizados. A redução no número de compostos pode estar  
369 atrelada à diminuição da diversidade de recursos disponíveis no ambiente mais antropizado.



370 Por exemplo, a diversidade de espécies vegetais e presas potenciais que ocorrem em ambientes  
371 mais antropizados é menor do que em ambientes menos antropizados (Souza et al. 2010; Paz et  
372 al. 2016). Além disso, como consequência direta da degradação do habitat causado pelo  
373 homem, os locais para forrageamento ao redor da colônia consistem principalmente de  
374 gramíneas, o que pode determinar uma menor oferta de recursos em comparação aos locais  
375 onde a vegetação original é preservada (Gould & Jeanne 1984).

376 Por outro lado, os menores teores de alcanos ramificados encontrados nas colônias do  
377 ambiente menos antropizado podem estar relacionados à menor taxa de parasitismo neste tipo  
378 de ambiente, uma vez que colônias de *Polistes biglumis*, cujas populações são atacadas por  
379 parasitas apresentaram uma proporção relativamente maior de hidrocarbonetos ramificados do que  
380 populações não parasitadas (Lorenzi et al., 2014). A complexidade no perfil cuticular pode indicar  
381 maior complexidade a nível informacional, o que limita a capacidade do parasita imitar o perfil do  
382 hospedeiro (Bagnères et al., 1996; Cini et al., 2009; Lorenzi et al., 1999; 2014 e Neves et al.,  
383 2013).

384 A variação quali e quantitativa de compostos de diferentes classes, sobretudo de alcanos  
385 lineares, também podem estar relacionado às condições climáticas, específicas de cada  
386 ambiente (Menzel et al. 2017; Buellesbach et al. 2018; Otte et al. 2018). Alcanos lineares são  
387 compostos essenciais para a impermeabilização da cutícula e, em ambientes mais quentes e  
388 secos estes teores aumentam (Menzel et al. 2017; Michelutti et al. 2018; Sprenger et al. 2018),  
389 assim como os teores de alcenos devem ser menores, tendo estas concentrações, relação com  
390 os pontos de fusão destas moléculas (Gibbs & Pomonis 1995). Como as estruturas humanas  
391 geralmente possibilitam maior proteção contra as variações climáticas (Michelutti et al. 2013)  
392 eram esperados resultados de redução de número ou área destes compostos em ambientes mais  
393 antropizados, como ocorreu nas amostras de *P. versicolor* e *P. occidentalis*.

394 Apesar de a maioria das espécies de vespas sociais terem hábitos generalistas quanto à  
395 escolha do local para a construção do ninho algumas espécies preferem nidificar em substratos  
396 específicos, assim a disponibilidade de determinada matéria-prima para construir suas colônias  
397 aparenta ser um fator limitante (Oliveira et al., 2017). A existência de áreas de vegetação em  
398 fragmentos florestais associadas a ambientes urbanos já foi relatada como essencial para manter  
399 populações de vespas sociais (Alvarenga et al., 2010). Essa característica faz com que as vespas  
400 possam ser utilizadas como indicadores de qualidade ambiental, que por meio da diversidade  
401 de vespas sociais avaliaram o grau de conservação de florestas e a influência que a  
402 fragmentação de florestas (Souza et al, 2010) causa nas populações de vespas sócias (Graça &  
403 Somavilla, 2018).

404

## 405 **5. CONCLUSÃO**

406       Nossos resultados permitem comprovar a hipótese de que existe relação entre os  
407 compostos cuticulares de vespas sociais com o nível de atividade antrópica dos sítios de  
408 nidificação de suas colônias. Portanto, estes compostos de vespas sociais podem ser usados  
409 como bioindicadores de níveis de ação antrópica.

410

## 411 **AGRADECIMENTOS**

412       Ao apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil  
413 (CAPES) - Código de Financiamento 001. Agradecem ao SISBIO para autorização da coleta e  
414 do transporte dos espécimes (Licença SISBIO No.1748-1), ao Conselho Nacional de  
415 Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq). pela concessão das bolsas de pesquisa aos  
416 autores WFAJ (número de concessão 307998/2014-2) e CALC (número de concessão  
417 311975/2018-6).



**Tabela 02.** Média em porcentagem e desvio padrão dos hidrocarbonetos cuticulares identificados (> 0,1%) nas espécies de vespas sociais *Polistes versicolor*, *Polybia paulista* e *Polybia occidentalis*, coletadas em ambientes mais antropizados e menos antropizados.

Pico	Índice Calculado	Composto	<i>Polistes versicolor</i>		<i>Polybia paulista</i>		<i>Polybia occidentalis</i>	
			Mais antropizado	Menos antropizado	Mais antropizado	Menos antropizado	Mais antropizado	Menos antropizado
1	1500	pentadecano	TR	0,16±0,40	-	-	5,20±5,83	2,44±3,07
2	1613	x-metil-hexadecano	TR	0,30±0,65	-	-	<b>9,38±4,85</b>	2,72±4,06
3	1700	heptadecano	-	0,45±0,85	-	-	-	2,72±5,09
4	1715	x-metil-heptadecano	-	-	-	-	2,40±0,97	0,39±0,78
5	1800	octadecano	-	1,78±3,26	0,02±0,04	-	<b>24,03±7,90</b>	<b>19,03±24,17</b>
6	1900	nonadecano	TR	TR	0,16±0,86	-	1,16±0,36	0,28±0,52
7	1932	9-metilnonadecano	-	0,30±0,59	-	-	0,11±0,20	1,02±2,08
8	1965	4-metilnonadecano	0,67±2,03	TR	0,18±0,29	2,77±3,86	-	0,11±0,12
9	1990	x-eicoseno	-	TR	0,13±0,31	0,07±0,10	-	1,23±1,97
10	2000	eicosano	0,05±0,17	0,02±0,04	0,02±0,13	-	1,55±0,54	0,61±0,82
11	2100	heneicosano	0,15±0,37	0,06±0,14	0,64±2,78	-	1,37±1,32	0,09±0,20
12	2139	9-metil-heneicosano	1,39±2,35	0,23±0,53	-	-	-	-
13	2150	5-metil-heneicosano	-	0,16±0,34	1,09±1,83	0,56±1,75	-	0,13±0,41
14	2156	4-metil-heneicosano	1,47±5,27	-	-	-	-	0,33±1,11
15	2160	4-; 2-metil-heneicosano	0,64±0,67	0,12±0,26	1,12±1,44	1,40±1,49	-	0,69±1,70
16	2170	3-metil-heneicosano	-	-	2,74±2,79	<b>7,08±4,24</b>	-	3,90±6,25
17	2174	x-metil-heneicosano	0,02±0,09	0,21±0,64	<b>10,25±23,82</b>	-	-	-
18	2182	x-docoseno	-	-	0,09±0,17	0,02±0,05	1,29±0,43	0,44±0,95
19	2274	tricosadiene	<b>5,93±4,27</b>	1,68±2,18	-	-	0,11±0,12	0,02±0,09
20	2300	tricosano	0,72±1,04	0,48±0,92	2,49±6,00	0,71±1,56	2,77±2,70	0,41±1,03
21	2323	11-metiltricosano	-	1,29±2,59	-	0,03±0,04	0,20±0,23	0,11±0,18
22	2400	tetracosano	0,04±0,05	1,98±3,85	0,09±0,08	0,02±0,05	0,76±0,31	0,11±0,14
23	2496	(Z)-12-pentacoseno	-	1,87±3,79	0,01±0,04	0,01±0,02	-	-
24	2500	pentacosano	0,24±0,25	0,18±0,26	2,81±6,83	0,43±0,30	0,95±0,30	0,95±1,81
25	2552	5-metilpentacosano	0,46±0,57	0,38±0,68	1,36±0,66	0,76±0,61	1,74±0,49	1,72±3,07

Pico	Índice Calculado	Composto	<i>Polistes versicolor</i>		<i>Polybia paulista</i>		<i>Polybia occidentalis</i>	
			Mais antropizado	Menos antropizado	Mais antropizado	Menos antropizado	Mais antropizado	Menos antropizado
26	2573	3-metilpentacosano	0,16±0,23	1,78±3,23	0,53±0,77	0,40±0,19	0,44±0,51	1,15±1,73
27	2700	heptacosano	0,62±0,58	1,04±0,77	<b>7,09±3,62</b>	4,34±1,19	4,87±1,05	<b>11,8±8,01</b>
28	2732	13-metil-heptacosano	-	-	2,71±3,22	2,36±1,64	-	-
29	2735	9-; 11-; 13-metil-heptacosano	0,12±0,15	0,31±0,51	1,10±1,01	4,05±3,18	2,99±2,97	2,89±2,57
30	2749	5-metil-heptacosano	0,05±0,09	0,05±0,09	0,62±0,51	1,51±0,75	0,68±0,82	0,45±0,39
31	2772	3-metil-heptacosano	1,12±0,56	1,33±1,02	4,00±2,26	<b>5,33±1,48</b>	3,47±1,64	2,32±1,59
32	2800	octacosano	0,79±1,48	2,34±3,73	0,91±0,54	0,56±0,24	0,26±0,38	2,10±1,17
33	2807	3,11-dimetil-heptacosano	-	-	0,69±0,70	2,09±1,94	-	-
34	2811	3,9-; 3,11-; 3,13-dimetil-heptacosano	0,38±1,03	-	-	-	1,13±1,62	1,63±3,08
35	2835	10-; 11-; 12-metiloctacosano	0,90±0,80	0,67±1,41	1,86±1,18	1,69±0,87	1,10±1,06	1,39±1,48
36	2860	2-metiloctacosano	1,55±4,20	3,62±7,81	-	-	-	0,07±0,21
37	2900	nonacosano	4,76±2,64	<b>6,11±4,50</b>	<b>7,81±4,00</b>	<b>6,06±2,18</b>	4,78±1,83	4,48±3,39
38	2931	15-metilnonacosano	0,66±0,96	1,57±1,89	-	-	<b>14,72±4,53</b>	2,70±5,08
39	2935	9-; 11-; 13-; 15-metilnonacosano	2,37±2,48	2,97±3,15	<b>16,45±8,97</b>	<b>19,8±4,65</b>	-	<b>6,13±6,57</b>
40	2958	13-; 17-; dimetilnonacosano	0,26±0,16	0,36±0,22	0,76±0,68	0,83±0,17	0,22±0,49	1,16±1,26
41	2962	9-; 13-dimetilnonacosano	2,36±5,59	3,36±6,67	1,03±2,19	-	-	-
42	2964	13,17-; 11,15-; 9,13-dimetilnonacosano	0,23±0,68	<b>5,09±5,72</b>	0,15±0,31	-	2,14±0,75	-
43	2975	3-metilnonacosano	<b>9,64±5,23</b>	3,17±4,49	2,39±2,28	2,90±0,87	-	0,91±0,98
44	2980	5,15-dimetilnonacosano	-	-	0,40±0,34	1,43±0,69	-	-
45	3000	triacontano	0,46±0,17	0,39±0,43	2,85±1,35	4,73±1,64	2,46±1,14	0,22±0,31
46	3034	15-; 14-; 13-; 12-; 11-; 10-metiltriacontano	0,34±0,22	0,71±0,46	0,87±0,80	1,51±0,46	-	0,14±0,26
47	3074	3-metiltriacontano	2,73±2,41	0,86±1,29	0,05±0,07	0,08±0,09	-	0,14±0,79
48	3097	NI	-	-	0,35±0,54	3,10±2,97	-	1,67±3,06
49	3100	hentriacontano	3,31±2,96	3,38±3,92	2,56±2,56	1,50±1,98	-	0,80±1,69

Pico	Índice Calculado	Composto	<i>Polistes versicolor</i>		<i>Polybia paulista</i>		<i>Polybia occidentalis</i>	
			Mais antropizado	Menos antropizado	Mais antropizado	Menos antropizado	Mais antropizado	Menos antropizado
50	3119	11-; 13-metil-hentriacontano	0,02±0,06	TR	2,63±5,00	-	-	-
51	3132	15-; 13-metil-hentriacontano	<b>12,37±6,22</b>	<b>19,06±11,39</b>	<b>5,90±5,31</b>	<b>9,13±2,01</b>	3,58±1,61	0,89±1,30
52	3148	5-metil-hentriacontano	2,88±9,47	1,60±1,52	-	-	-	0,16±0,47
53	3162	11,19-dimetil-hentriacontano	1,28±6,65	0,31±0,45	0,15±0,26	0,12±0,12	-	0,10±0,32
54	3172	3-metil-hentriacontano	3,32±2,16	1,14±1,96	0,15±0,18	0,12±0,13	-	0,04±0,10
55	3200	dotriacontano	0,51±0,52	0,92±0,87	0,74±0,52	1,08±0,28	-	0,06±0,15
56	3228	16-; 14-metildocotriacontano	1,48±1,26	1,01±0,77	0,16±0,18	0,16±0,10	-	0,10±0,29
57	3338	7-metiltritriacontano	<b>18,58±10,89</b>	<b>12,76±10,08</b>	0,48±0,74	0,52±0,32	-	-
58	3365	11,15-dimetiltritriacontano	1,27±1,35	0,84±0,97	0,18±0,32	0,04±0,08	-	0,30±0,53
59	3530	11-; 13-; 15-; 17-metilpentatriacontano	1,12±1,11	0,30±0,38	-	-	-	0,05±0,14

Áreas com grafia em negrito: compostos majoritários que possuem área relativa acima de 5%.

TR: área relativa < que 0,1%

NI: Não identificado

## REFERÊNCIAS

- Alvarenga RB, Castro MM, Santos-Prezoto HH, Prezoto F. 2010. Nesting of social wasps (Hymenoptera, Vespidae) in urban gardens in Southeastern Brazil. *Sociobiology* **55**:445-452.
- Anderson MJ. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* **26**:32-46.
- Bagnères AG, Lorenzi MC, Dusticier G, Turillazzi S, Clément JL. 1996. Chemical usurpation of a nest by paper wasp parasites. *Science, New Series* **272**:889-892.
- Billen J. 2006. Signal variety and communication in social insects. *Proceedings of the Section Experimental and Applied Entomology* **17**:9-25.
- Blomquist GJ, Bagnères AG. 2010. Introduction: history and overview of insect hydrocarbons. Pages 3–18 in Blomquist GJ, Bagnères AG, editors. *Insect Hydrocarbons: Biology, Biochemistry and Chemical Ecology*. Cambridge University Press, New York.
- Bonavita-Gougourdan A, Theraulaz G, Bagnères AG, Roux M, Pratte M, Provost E, Clément EL. 1991. Cuticular hydrocarbons, social organization and ovarian development in a polistine wasp: *Polistes dominulus* Christ. *Comparative Biochemistry and Physiology* **100B**:667-680.
- Bonelli M, Lorenzi MC, Christidès JP, Dupont S, Bagnères AG. 2015. Population diversity in cuticular hydrocarbons and mtDNA in a mountain social wasp. *Journal of Chemical Ecology* **41**:22-31.
- Brown WV, Spradbery JP, Lacey MJ. 1991. Changes in the cuticular hydrocarbon composition during development of the social wasp, *Vespula germanica* (F.) (Hymenoptera: Vespidae). *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry* **99**:553-562.
- Buczowski G, Silverman J. 2005. Context-dependent nestmate discrimination and the effect of action thresholds on exogenous cue recognition in the Argentine ant. *Animal Behaviour* **69**:741-749.
- Buellesbach J, Whyte BA, Cash E, Gibson JD, Scheckel KJ, Sandidge R, Tsutsui ND. 2018. Desiccation Resistance and Micro-Climature Adaptation: Cuticular Hydrocarbon Signatures of Different Argentine Ant Supercolonies Across California. *Journal of Chemical Ecology* **44**:1101-1114.
- Cini A, Gioli L, Cervo R. 2009. A quantitative threshold for nest-mate recognition in a paper social wasp. *Biological Letters* **5**:458-461.
- Clemente MA, Lange D, Del-Claro K, Prezoto F, Campos NR, Barbosa BC. 2012. Flower-visiting social wasps and plants interaction: Network Pattern and Environmental Complexity. *Psyche: A Journal of Entomology* **10** p., Article ID: 478431.
- Cruz JD, Giannotti E, Santos GM, Bichara-Filho CC, Rocha AA. 2006. Nest site selection and flying capacity of the Neotropical wasp *Angiopolybia pallens* (Lepelletier, 1836) (Hymenoptera-Vespidae) in the Atlantic Rain Forest, Bahia State, Brazil. *Sociobiology* **4**:739-750.
- Curtis TR, Stamp NE. 2006. Effects of human presence on two social wasp species. *Ecological Entomology* **31**:13-19.

- Dapporto L, Liebert AE, Starks PT, Turillazzi S. 2009. The relationships between cuticular hydrocarbon composition, faunal assemblages, inter-island distance, and population genetic variation in Tuscan Archipelago wasps. *Biochemical Systematics and Ecology* **37**:341-348.
- Dapporto L, Palagi E, Turillazzi S. 2004a. Cuticular Hydrocarbons of *Polistes dominulus* as a Biogeographic Tool: A Study of Populations from the Tuscan Archipelago and Surrounding Areas. *Journal of Chemical Ecology* **30**:2139–2151.
- Dapporto, L., Theodora, P., Spacchini, C., Pieraccini, G., Turillazzi, S. 2004b. Rank and epicuticular hydrocarbons in different populations of the paper wasp *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae). *Insectes Sociaux* **51**:279-286.
- Duarte, B. F., Michelutti, K. B., Antonialli-Junior, W. F., & Cardoso, C. A. (2019). Effect of temperature on survival and cuticular composition of three different ant species. *Journal of Thermal Biology* **80**: 178-189.
- Environmental Systems Research Institute (ESRI). 2015. ArcGIS test GIS for the desktop, versão 10.3. Maps throughout this article were created using ArcGIS® software by Esri trial version. ArcGIS® and ArcMap™ are the intellectual property of Esri. Copyright © Esri. All rights reserved. For more information about Esri ® software, please visit [www.esri.com](http://www.esri.com)
- Espelie KE, Hermann HR. 1990. Surface lipids of the social wasp *Polistes annularis* (L.) and its nest and nest pedicel. *Journal of Chemical Ecology* **16**:1841-1852.
- Espelie KE, Wenzel JW, Chang G. 1990. Surface lipids of social wasp *Polistes metricus* Say and its nest and nest pedicel and their relation to nestmate recognition. *Journal of Chemical Ecology* **16**:2229–2241.
- Etges WJ, Ahrens MA. 2001. Premating isolation is determined by larval-rearing substrates in cactophilic *Drosophila mojavensis*. V. Deep geographic variation in epicuticular hydrocarbons among isolated populations. *The American Naturalist* **158**:585-598.
- Fisher K, West M, Lomeli, AM, Woodard SH, Purcell J. 2019. Are societies resilient? Challenges faced by social insects in a changing world. *Insectes Sociaux* **66**:5-13.
- Fitch G, Glaum P, Simao MC, Vaidya C, Matthijs J, Iuliano B, Perfecto I. 2019. Changes in adult sex ratio in wild bee communities are linked to urbanization. *Scientific Reports* **9**:3767.
- Fowler HG. 1983. Human effects on nest survivorship of urban synanthropic wasps. *Urban Ecology* **7**:137-143.
- Gamboa GJ, Grudzien TA, Espelie KE, Bura EA. 1996. Kin recognition pheromones in social wasps: combining chemical and behavioural evidence. *Animal Behaviour* **51**:625-629.
- Gibbs A, Pomonis JG. 1995. Physical properties of insect cuticular hydrocarbons: the effects of chain length, methyl-branching and unsaturation. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* **112**:243-249.
- Gobbi N. 1978. Determinação do raio de vôo de operárias de *Polistes versicolor* (Hymenoptera: Vespidae). *Ciência e Cultura* **30**:364-365.
- Gould WP, Jeanne RL. 1984. *Polistes* wasps (Hymenoptera: Vespidae) as control agents for lepidopterous cabbage pests. *Environmental Entomology* **13**:150-156.

- Graça MB, Somavilla, A. 2018. Effects of forest fragmentation on community patterns of social wasps (Hymenoptera: Vespidae) in Central Amazon. *Austral Entomology* 1-9.
- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 9pp. [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)
- Howard RW. 2001. Cuticular hydrocarbons of adult *Pteromalus cerealellae* (Hymenoptera: Pteromalidae) and two larval hosts, angoumois grain moth (Lepidoptera: Gelechiidae) and Cowpea weevil (Coleoptera: Bruchidae). *Annals of the Entomological Society of America* 94:152-158.
- Howard RW, Perez-Lachaud G, Lachaud JP. 2001. Cuticular hydrocarbons of *Kapala sulcifacies* (Hymenoptera: Eucharitidae) and its host, the ponerine ant *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America* 94:707-16.
- Huston MA. 2005. The three phases of land-use change: implications for biodiversity. *Ecological Applications* 15:1864-1878.
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE) 2018. Monitoramento da cobertura e uso da terra do Brasil: 2014-2016. IBGE: Rio de Janeiro. 32p.
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE) 2013. [http://downloads.ibge.gov.br/downloads\\_geociencias.htm](http://downloads.ibge.gov.br/downloads_geociencias.htm). Acessado em 22 de Março de 2017
- IUCN – The International Union for Conservation of Nature’s Red List of Threatened Species. 2017. THE WORLD CONSERVATION UNION. IUCN Red List Categories. Gland, <https://www.iucnredlist.org/>
- Izzo A, Wells M, Huang Z, Tibbetts E. 2010. Cuticular hydrocarbons correlate with fertility, not dominance, in a paper wasp, *Polistes dominulus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64:857-864.
- Jackson LL. 1983. Cuticular hydrocarbons of the milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus* by age and sex. *Insect Biochemistry* 13:19-25.
- Kaib M, Jmhasly P, Wilfert L, Durka W, Franke S, Francke W, Leuthold RH, Brandl R. 2004. Cuticular hydrocarbons and aggression in the termite *Macrotermes subhyalinus*. *Journal of Chemical Ecology* 30:365-385.
- Khidr SK, Mayes S, Hardy ICW. 2013. Primary and secondary sex ratios in a gregarious parasitoid with local mate competition. *Behavioral Ecology* 24:435-443.
- Layton JM, Espelie KE. 1995. Effects of nest paper hydrocarbons on nest and nestmate recognition in colonies of *Polistes metricus* Say. *Journal of Insect Behavior* 8:103-113.
- Liang D, Silverman J. 2000. "You are what you eat": Diet modifies cuticular hydrocarbons and nestmate recognition in the Argentine ant, *Linepithema humile*. *Naturwissenschaften* 897:412-416.
- Lorenzi MC, Azzani L, Bagnères AG. 2014. Evolutionary consequences of deception: Complexity and informational content of colony signature are favored by social parasitism. *Current Zoology* 60:137-148.

- Lorenzi MC, Cervo R, Zacchi F, Turillazzi S, Bagnères AG. 2004. Dynamics of chemical mimicry in the social parasite wasp *Polistes semenowi* (Hymenoptera: Vespidae). *Parasitology* **129**:643-651.
- Lorenzi MC, Cometto I, Marchisio G. 1999. Species and colony components in the recognition odor of young social wasps: Their expression and learning (*Polistes biglumis* and *P. atrimandibularis*; Hymenoptera: Vespidae). *Journal of Insect Behavior* **12**:147-158.
- Lorenzi MC, Bagnères AG, Clément JL, Turillazzi S. 1997. *Polistes biglumis bimaculatus* epicuticular hydrocarbons and nestmate recognition (Hymenoptera, Vespidae). *Insectes Sociaux* **44**:123-138.
- Luck M, Wu J. 2002. A gradient analysis of urban landscape pattern: a case study from the Phoenix metropolitan region, Arizona, USA. *Landscape Ecology* **17**:327-339.
- Macgarigal K, Cushman SA, Stafford SG. 2000. Multivariate statistics for wildlife and ecology research. New York: Springer.
- Menzel F, Blaimer BB, Schmitt T, 2017. How do cuticular hydrocarbons evolve? Physiological constraints and climatic and biotic selection pressures act on a complex functional trait. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **284**:1–10.
- Meskali M, Bonavita-Cougourdan A, Provost E, Bagnères AG, Dusticier G, Clément JL. 1995. Mechanism underlying cuticular hydrocarbon homogeneity in the ant *Camponotus vagus* (SCOP.) (Hymenoptera: Formicidae): Role of postpharyngeal glands. *Journal of Chemical Ecology* **21**:1127-1148.
- Michelutti KB, Soares ERP, Sguarizi-Antonio D, Piva RC, Suárez YR, Cardoso CAL, Antonialli-Junior WF. 2018. Influence of temperature on survival and cuticular chemical profile of social wasps. *Journal of Thermal Biology* **71**:221-231.
- Michelutti KB, Cardoso CAL, Antonialli-Junior WF. 2017. Evaluation of chemical signatures in the developmental stages of *Mischocyttarus consimilis* Zikán (Hymenoptera, Vespidae) employing gas chromatography coupled to mass spectrometry. *Revista Virtual de Química* **9**:535-547.
- Michelutti KB, Montagna TS, Antonialli-Junior WF. 2013. Effect of habitat disturbance on colony productivity of the social wasp *Mischocyttarus consimilis* Zikán (Hymenoptera, Vespidae). *Sociobiology* **60**: 96-100.
- Neves EF, Montagna TS, Andrade LHC, Suárez YR, Lima SM, Antonialli-Junior WF. 2013. Social parasitism and dynamics of cuticular hydrocarbons in paper wasps of the genus *Mischocyttarus*. *Journal of Kansas Entomological Society* **86**:69-77.
- Oliveira SA, De Castro MM, Prezoto F. 2010. Foundation pattern, productivity and colony success of the paper wasp, *Polistes versicolor*. *Journal of Insect Science* **10**:125.
- Oliveira TCC, Souza MM, Pires EP. 2017. Nesting habits of social wasps (Hymenoptera: Vespidae) in forest fragments associated with anthropic areas in southeastern Brazil. *Sociobiology* **64**:101-104.
- Otte T, Hilker M, Geiselhardt S. 2018. Phenotypic plasticity of cuticular hydrocarbon profiles in insects. *Journal of Chemical Ecology* **44**:235–247.
- Page RE, Metcalf RA, Metcalf RL, Erickson EH, Lampman RL 1991. Extractable hydrocarbons and kin recognition in honeybee (*Apis mellifera* L.). *Journal of Chemical Ecology* **17**:745-756.

- Paula MC, Michelutti KB, Eulalio AD, Piva RC, Cardoso CAL, Antonialli-Junior WF. 2018. New method for estimating the post-mortem interval using the chemical composition of different generations of empty puparia: Indoor cases. *PloS one* **13**:e0209776.
- Paula MC, Antonialli-Junior WF, Mendonça A, Michelutti KB, Eulalio AD, Cardoso CAL, Lima T, Von Zuben CJ. 2016. Chemotaxonomic profile and intraspecific variation in the blow fly of forensic interest *Chrysomya megacephala* (Diptera: Calliphoridae). *Journal of Medical Entomology* **54**:14-23.
- Paz, JRL, Silva WP, Pigozzo CM. 2016. Vespas aculeata e abelhas visitantes de nectários extraflorais em *Ipomoea carnea* subsp. fistulosa no semiárido baiano, Nordeste do Brasil. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão* **38**(2).
- Prezoto F, Barbosa BC, Maciel TT, Detoni M. 2016. Agroecossistemas e o serviço ecológico dos insetos na sustentabilidade. Pages 19-30 in LO Resende, F Prezoto, BC Barbosa and EL Gonçalves editors. *Sustentabilidade: Tópicos da Zona da Mata Mineira*. Real Consultoria em Negócios Ltda, Juiz de Fora.
- Prezoto F, Machado VL. 2009. Ação de *Polistes* (Aphanilopterus) *simillimus* Zikán (Hymenoptera: Vespidae) na produtividade de lavoura de milho infestada com *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae). *Revista Brasileira de Zootecias* **1**:19-30.
- Prezoto F, Cortes SDO, Melo AC. 2008. Vespas: de vilãs a parceiras. *Ciência hoje* **48**:70-73.
- Prezoto F, Ribeiro Júnior C, Oliveira AS, Elisei T. 2007. Manejo de vespas e marimbondos em ambientes urbanos. Pages 123-126 in AS Pinto, MM Rossi and E Salmeron, editors. *Manejo de pragas urbanas*. CP2, Piracicaba.
- Ratnieks FLW. 1991. The evolution of genetic odor-cue diversity in social Hymenoptera. *American Nature* **137**:202–226.
- Ruther J, Döring M, Steiner S. 2011. Cuticular hydrocarbons as contact sex pheromone in the parasitoid *Dibrachys cavus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **140**:59-68.
- Santos GMM, Santana-Reis VPG, Resende JJ, Marco PD, Bichara-Filho CC. 2000. Flying capacity of swarm-founding wasp *Polybia occidentalis occidentalis* Oliver, 1791 (Hymenoptera, Vespidae). *Revista Brasileira de Zootecias* **2**:33-39.
- Sevala VL, Bagnères AG, Kuenzli M, Blomquist GJ, Schal C. 2000. Cuticular hydrocarbons of the dampwood termite, *Zootermopsis nevadensis*: caste differences and role of lipophorin in transport of hydrocarbons and hydrocarbon metabolites. *Journal of Chemical Ecology* **26**:765-789.
- Sguarizi-Antonio D, Torres VO, Firmino EL, Lima SM, Andrade LHC, Antonialli-Junior WF. 2017. Observation of intra-and interspecific differences in the nest chemical profiles of social wasps (Hymenoptera: Polistinae) using infrared photoacoustic spectroscopy. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* **176**:165-170.
- Sih A, Ferrari MC, Harris DJ. 2011. Evolution and behavioural responses to human-induced rapid environmental change. *Evolutionary applications* **4**:367-387.
- Silva ERS, Michelutti KB, Antonialli-Junior WF, Batistote M, Cardoso CAL. 2016. Chemical signatures in the developmental stages of *Protopolybia exigua*. *Genetics and Molecular Research* **15**:1-12.



- Singer TL, Espelie KE, Gamboa GJ, 1998. Nest and nestmate discrimination in independent-founding wasps. Pages 57–78 in RK Vander Meer, MD Breed, MLWinston, EK Espelie, editors. *Pheromone Communication in Social Insects*. Westview, Boulder.
- Soares ERP, Batista NR, Souza RDS, Torres VDO, Cardoso CAL, Nascimento FS, Antonialli-Junior WF. 2017. Variation of cuticular chemical compounds in three species of *Mischocyttarus* (Hymenoptera: Vespidae) eusocial wasps. *Revista Brasileira de Entomologia* **61**:224-231.
- Souza MM, Louzada J, Serrão JE Zanuncio JC. 2010. Social wasps (Hymenoptera: Vespidae) as indicators of conservation degree of riparian forests in southeast Brazil. *Sociobiology* **56**:1-10.
- Sprenger PP, Burkert LH, Abou B, Federle W, Menzel F. 2018. Coping with the climate: cuticular hydrocarbon acclimation of ants under constant and fluctuating conditions. *Journal of Experimental Biology* **221**:jeb171488.
- Sumana A, Liebert AE, Berry S, Switz GT, Orians CM, Starks PT. 2005. Nest hydrocarbons as cues for philopatry in a paper wasp. *Ethology* **111**:469-477.
- Tokoro M, Makino SI. 2011. Colony and Caste Specific Cuticular Hydrocarbon Profiles in the Common Japanese Hornet, *Vespa analis* (Hymenoptera, Vespidae). *Japan Agricultural Research Quarterly: Japan International Research Center for Agricultural Sciences* **45**:277-283.
- Torres RF, Torres VO, Suárez YR, Antonialli-Junior WF. 2014. Effect of Human Disturbance on Colony Productivity of the Social Wasp *Polistes versicolor* Olivier (Hymenoptera: Vespidae). *Sociobiology* **61**:100-106.
- Tylianakis JM, Didham RK, Bascompte J, Wardle DA. 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology letters* **11**:1351-1363.
- Van Den Dool H, Kratz PD. 1963. A generalization of the retention index system including linear temperature programmed gas—liquid partition chromatography. *Journal of Chromatography* **11**:463-471.
- Vilela EF, Della Lucia TMC. 2001. *Feromônios de insetos: Biologia, química e emprego no manejo de pragas*. Ribeirão Preto-SP: Holos Editora.
- Weiss K, Parzefall C, Herzner G. 2014. Multifaceted defense against antagonistic microbes in developing offspring of the parasitoid wasp *Ampulex compressa* (Hymenoptera, Ampulicidae). *PloS One* **9**:e98784.
- Wenzel JW. 1998. A generic key to the nests of hornets, yellowjackets, and paper wasps worldwide (Vespidae, Vespinae, Polistinae). *American Museum Novitates* **3224**:1-39.
- Wilson EO. 1990. *Success and dominance in ecosystems: the case of the social insects*. Ecology Institute, Oldendorf.
- Wund MA. 2012. Assessing the impacts of phenotypic plasticity on evolution. *Integrative and Comparative Biology* **52**:5-15.
- Yusuf AA, Pirk CW, Crewe RM, Njagi PG, Gordon I, Torto B. 2010. Nestmate recognition and the role of cuticular hydrocarbons in the African termite raiding ant *Pachycondyla analis*. *Journal of Chemical Ecology* **36**:441-448.

Zhu GH, Ye GY, Hu C, Xu XH, Li K. 2006. Development changes of cuticular hydrocarbons in *Chrysomya rufifacies* larvae: potential for determining larval age. *Medical and Veterinary Entomology* **20**:438-444.

## **CONSIDERAÇÕES FINAIS**

Nossos resultados mostram que existem relações entre os compostos químicos cuticulares de vespas solitárias e sociais com o seu nível de sociabilidade, tipo e densidade de sensilas, substratos de nidificação e tipo de ocupação das áreas, onde as vespas sociais ocorrem.

A complexidade dos compostos cuticulares, baseado no número e tamanho das cadeias dos compostos nestas amostras mostram relação com o nível de sociabilidade das vespas, bem como o tipo e concentração de alguns tipos de sensilas de suas antenas.

Compostos encontrados no substrato de nidificação são encontrados também nas assinaturas químicas das colônias, o que sugere que a escolha do local de nidificação não seja apenas por conta de fatores físicos e ou ligados a defesa e proteção das colônias.

Uma vez que a composição do substrato, de fato, afeta a composição da colônia e, que ele pode variar, de acordo com o grau de ação antrópica, é coerente encontrar uma relação entre estes parâmetros. De fato, de acordo com nossos resultados, há clara variação quali e quantitativa entre os compostos químicos coletados em ambientes de diferentes níveis de ocupação antrópica.