

Universidade Federal de Juiz de Fora
Pós-Graduação em Ecologia

Bruno Corrêa Barbosa

ECOLOGIA COMPORTAMENTAL E DE INTERAÇÕES:
VESPAS SOCIAIS E SUAS COLÔNIAS

Juiz de Fora

2019

Bruno Corrêa Barbosa

**ECOLOGIA COMPORTAMENTAL E DE INTERAÇÕES:
VESPAS SOCIAIS E SUAS COLÔNIAS**

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia, da Universidade Federal de Juiz de Fora, como parte dos requisitos necessários à obtenção do Título de Doutor em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Fábio Prezoto

Juiz de Fora

2019

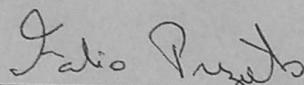
"ECOLOGIA COMPORTAMENTAL E DE INTERAÇÃO: VESPAS SOCIAIS E SUAS COLÔNIAS"

Bruno Corrêa Barbosa

Orientador: Prof. Dr. Fábio Prezoto

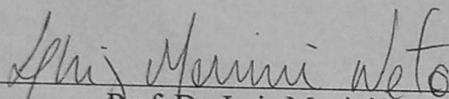
Tese apresentada ao Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade Federal de Juiz de Fora, como parte dos requisitos para obtenção do Título de Doutor em Ecologia Aplicada ao Manejo e Conservação de Recursos Naturais.

Aprovado em 22 de janeiro de 2019.



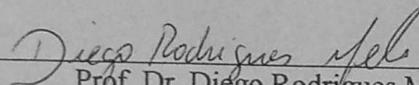
Prof. Dr. Fábio Prezoto

Universidade Federal de Juiz de Fora – UFJF



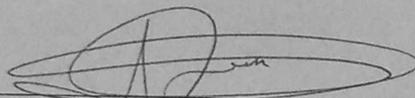
Prof. Dr. Luiz Menini Neto

Universidade Federal de Juiz de Fora – UFJF



Prof. Dr. Diégo Rodrigues Melo

Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro – UFRRJ



Prof. Dr. Luis Henrique Soares Alves
Universidade Severino Sombra - FUSVE



Profa. Dra. Mariana Monteiro de Castro
Sem vínculo institucional

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador Prof. Dr. Fabio Prezoto pela oportunidade de realizar esta tese, pela amizade, respeito, confiança e ensinamento transmitidos no decorrer dessa etapa. Com certeza será um exemplo a ser seguido por toda a vida.

Meu sincero agradecimento aos membros da Banca Examinadora, Dr. Luiz Menini Neto, Dr. Luis Henrique Soares Alves, Dra. Mariana Monteiro de Castro e Dr. Diego Rodrigues Melo por terem aceitado o convite e pelas valiosas sugestões na melhoria deste trabalho.

À Tatiane Tagliatti Maciel, por estar ao meu lado em todos os momentos, sem ela acredito que seria mais difícil concluir essa etapa e pelos momentos de descontração e companheirismo.

Aos amigos antigos que aguentaram ao meu lado todas as dificuldades que passei e aos novos que vieram para acrescentar coisas boas na minha vida.

Os meus amigos do Laboratório de Ecologia Comportamental e Bioacústica pelo o apoio e que me ajudaram a aprimorar muito meus conhecimentos ao longo do doutorado, além de companheirismo e amizade para o resto da vida.

Ao meu pai Enio Rocha Barbosa *in memoriam*, que brigou muito comigo e agora vejo que não eram brigas mais sim conselhos e ensinamentos, agradeço muito por ter feito.

À minha mãe Iara Cândida Corrêa, no qual teve muita paciência e consciência das minhas manias de biólogo e a toda minha família.

À Universidade Federal de Juiz de Fora pelo apoio concedido durante a execução deste trabalho e por ter me formado como profissional e a agência Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, que possibilitou o financiamento desta pesquisa.

RESUMO

A seleção dos locais de nidificação pelas vespas sociais é influenciada por dois tipos de pressão seletiva: fatores abióticos e de predação, entretanto, nos últimos anos, as vespas sociais vêm “preferindo” em uma parcela maior plantas exóticas como substrato de nidificação. Os inimigos naturais atuam nessa seleção, atraídos principalmente pelos recursos disponibilizados pelas colônias, e conseqüentemente causam sua ruína, o inquilinismo em ninhos de vespas sociais, por sua vez, é pouco conhecido e documentado. Assim, este trabalho objetivou entender a escolha das vespas sociais em utilizarem mais as plantas exóticas como substrato de nidificação, e através das ferramentas de redes de interação compreender a relação entre vespas e inimigos naturais e vespas e inquilinos. Para o primeiro objetivo, colônias de vespas sociais foram coletadas em plantas nativas e exóticas no período de 2011 a 2017 e avaliadas três características: “Folhas Largas”, “Folhas Perenes” e “Presença/Ausência de Tricomas”, além de 36 meses de observações em *Dracaena fragrans* a fim de registrar o número de colônias durante cada fase do seu ciclo e em cada época do ano. Por fim, foram realizadas coletas com guarda-chuva entomológico em espécimes de *D. fragrans*, como exemplar exótico, e em *Portea petropolitana*, como exemplar nativo. Para o segundo e terceiro objetivo foram coletadas colônias ativas e abandonadas, aleatoriamente, entre 2016 e 2018 em fragmentos urbanos e de mata secundária de sete cidades do Brasil. Todas as colônias foram vistoriadas, armazenadas em recipientes plásticos cobertos por tecido de voil e mantidas em laboratório, os indivíduos adultos foram vistoriados a fim de verificar a presença de ectoparasitos. Após os 30 dias, foi verificada a emergência/presença de artrópodes e os recipientes foram abertos para uma nova vistoria. Para comparar as redes de vespas-inimigos e vespas-inquilinos utilizamos as seguintes métricas: conectância (C), assimetria da rede (W), aninhamento (NODF), especialização (H2') e robustez (R) e grau médio (G). Um total de 53 espécies de plantas foram registradas, sendo 32 espécies exóticas com 245 colônias e 21 espécies nativas com 50 colônias. As características importantes para nidificação na sua maioria foram similares, entretanto, a presença de tricomas foi superior em plantas nativas. O ciclo de vida da *D. fragrans* foi similar ao das plantas nativas, não explicando a preferência das vespas. Foram coletados 336 indivíduos com o guarda-chuva entomológico, na sua maioria representados pela família Formicidae. As guildas de predadores, herbívoros e onívoros foram representadas uniformemente. De 44 colônias avaliadas, 24 apresentaram algum inimigo natural, sendo 11 espécies de vespas e 14 espécies de inimigos naturais. Em geral, os resultados obtidos mostram que as interações entre vespas e inimigos naturais tendem a ser assimétricas e apresentar baixa especialização e os dois lados da rede indicam dados robustos. Durante a coleta e vistoria das colônias e ninhos, foi possível registrar sete novos registros de interações entre inimigos naturais e vespas sociais: *Elasmus polistis*, Entedoninae, Eupelminae, *Megaselia scalaris*, *Melaloncha* sp., *Mirothrips arbiter* e *Leptus* sp. Em relação ao inquilinos, das 88 colônias coletadas, 49 apresentaram algum inquilino associado: 15 em colônias ativas e 34 em abandonadas, sendo 19 espécies de vespas sociais e 31 espécies de inquilinos. Nas métricas de redes os resultados obtidos mostram que as interações entre vespas e inquilinos tendem a ser assimétricas, para mais inquilinos e apresentar baixa especialização e resultados robustos. Tendo em vista que cada espécie registrada desempenha um papel fundamental no equilíbrio dos ecossistemas e que o ambiente natural vem sofrendo sérias ameaças, podemos dizer, como base nos dados desse trabalho que, além do seu reconhecido papel ecológico, as vespas sociais podem ser apontadas indiretamente como importantes mantenedoras de uma gama de outras espécies.

Palavras-chave: Xenofilia, hábitos de nidificação, inimigos naturais, inquilinismo, Redes de interação.

ABSTRACT

The selection of nesting sites by social wasps is influenced by two types of selective pressure: abiotic and predation factors, however, in recent years, the social wasps have “preferred” a larger plot of exotic plants as a nesting substrate. The natural enemies act in this selection, attracted mainly by the resources made available by the colonies, and consequently they cause their ruin, the inquilinism in nests of social wasps, in turn, is little known and documented. Thus, this work aimed to understand the choice of social wasps in using more exotic plants as a nesting substrate, and through the tools of interaction networks to understand the relationship between wasps and natural enemies and wasps and inquilines. For the first objective, social wasps colonies were collected in native and exotic plants from 2011 to 2017 and evaluated three characteristics: "Broad Leaves", "Perennial Leaves" and "Presence / Absence of Trichomes", in addition to 36 months of observations in *Dracaena fragrans* in order to record the number of colonies during each phase of their cycle and at each time of year. Finally, collections were carried out with entomological umbrella on specimens of *D. fragrans*, as an exotic specimen, and in *Portea petropolitana*, as a native specimen. For the second and third objective, active and abandoned colonies were collected randomly between 2016 and 2018 in urban and secondary forest samples from seven Brazilian cities. All colonies were inspected, stored in plastic containers covered with voile tissue and kept in the laboratory, adult individuals were inspected to verify the presence of ectoparasites. After 30 days, the arthropod emergence/presence was verified and the containers were opened for a new inspection. In order to compare the wasps-enemy networks and wasps-inquilines we use the following metrics: connectivity (C), network asymmetry (W), nesting (NODF), specialization (H2') and robustness (R). A total of 53 species of plants were recorded, being 32 exotic species with 245 colonies and 21 native species with 50 colonies. The most important characteristics for nesting were similar, however, the presence of trichomes was superior in native plants. The life cycle of *D. fragrans* was similar to that of native plants, not explaining the preference of wasps. A total of 336 individuals were collected with the entomological umbrella, most of them represented by the Formicidae family. The guilds of predators, herbivores and omnivores were represented uniformly. Of 44 colonies evaluated, 24 presented some natural enemy, being 11 species of wasps and 14 species of natural enemies. In general, the results show that the interactions between wasps and natural enemies tend to be asymmetric and have low specialization and both sides of the network indicate robust data. During the collection and survey of the colonies and nests, it was possible to register seven new records of interactions between natural enemies and social wasps: *Elasmus polistis*, Entedoninae, Eupelminae, *Megaselia scalari*, *Melaloncha* sp., *Mirothrips arbiter* and *Leptus* sp. In relation to the inquilines, of the 88 colonies collected, 49 had some associated inquilines: 15 in active colonies and 34 in abandoned colonies, 19 species of social wasps and 31 species of inquilines. In network metrics, the results obtained show that the interactions between wasps and inquilines tend to be asymmetric, more inquilines and present low specialization and robust results. Considering that each species recorded plays a fundamental role in the equilibrium of ecosystems and that the natural environment is suffering serious threats, we can say, based on the data of this work that, in addition to its recognized ecological role, social wasps can be pointed indirectly as important maintainers of a range of other species.

Key-words: Behavioral ecology, inquilinism, interaction networks, natural enemies, nesting habits.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- FIGURA 1.** Localização das áreas de estudo: A – Jardim Botânico da Universidade Federal de Juiz de Fora; B – Campus da Universidade Federal de Juiz de Fora; C - Zona rural do município de Goianá..... 10
- FIGURA 2.** Colônias registradas ao longo de 36 meses nas três fases do ciclo da *Dracaena fragrans* durante os climas quente/úmido e frio/seco no Jardim Botânico da Universidade Federal de Juiz de Fora entre maio de 2011 a abril de 2014.22
- FIGURA 3.** Rede de interação antagonista entre vespas sociais e inimigos naturais. Colunas da esquerda representa as vespas sociais e colunas da direita os inimigos naturais. O tamanho de cada retângulo é proporcional ao número de registros para cada espécie, e os links representam o número de interações realizadas entre os pares de espécies.32
- FIGURA 4.** Rede de interação artrópodes associados a ninhos ativos e abandonados de vespas sociais registrados em coletas entre 2016 a 2018. Colunas da esquerda representa as vespas sociais e colunas da direita os inquilinos. O tamanho de cada retângulo é proporcional ao número de registros para cada espécie, e os links representam o número de interações realizadas entre os pares de espécies.44

LISTA DE TABELAS

- TABELA 1.** Espécies de plantas usadas como substrato de nidificação e características importantes para escolha das vespas durante a procura de substrato de nidificação. Legenda: S – Presença; N – Ausência.20
- TABELA 2.** Lista de espécies de artrópodes coletados com guarda-chuva entomológico em cinco plantas exóticas *Dracaena fragrans* e cinco plantas nativas *Portea petropolitana* no Jardim Botânico da Universidade Federal de Juiz de Fora em outubro de 2017.23
- TABELA 3.** Espécies de vespas sociais e os números de interações realizadas pelos inimigos naturais registrados em colônias de vespas sociais coletadas entre 2016 e 2018. Legenda: 1 – *Apoica pallens*, 2 – *Mischocyttarus araujoi*, 3 – *Mischocyttarus cassununga*, 4 – *Mischocyttarus drewseni*, 5 – *Mischocyttarus ihering*, 6 – *Mischocyttarus rotundicollis*, 7 – *Mischocyttarus socialis*, 8 – *Polistes actaeon*, 9 – *Polistes ferreri*, 10 – *Polistes pacificus pacificus*, 11 – *Polistes satan*, 12 – *Polistes simillimus*, 13 – *Polistes versicolor*, 14 – *Polybia fastidiosuscula*, 15 – *Polybia platycephala slyventris*. * – Novo registro.....31
- TABELA 4.** Métricas de redes de interações de vespas sociais e inimigos naturais associados a colônias, coletadas entre 2016 e 201832
- TABELA 5.** Espécies de artrópodes encontrados em colônias e ninhos de vespas sociais e os números de registros coletadas entre 2016 e 2018. Legenda: AT – Ninho ativo; AB – Ninho abandonado; TEMP – Temporário; PERM – Permanente; 1 – *Agelaia vicina*, 2 – *Apoica pallens*, 3 – *M. cassununga*, 4 – *M. drewseni*, 5 – *M. ihering*, 6 – *M. socialis*, 7 – *Polistes ferreri*, 8 – *Polistes pacificus pacificus*, 9 – *P. simillimus*, 10 – *Polistes* sp1, 11 – *Polistes* sp2, 12 – *Polistes* sp3, 13 – *Polistes* sp4, 14 – *P. versicolor*, 15 – *Polybia bistriata*, 16 – *P. fastidiosuscula*, 17 – *P. platycephala slyventris*, 18 – *P. scutellaris*, 19 – *Protopolybia exigua*.43
- TABELA 6.** Métricas da rede de interações artrópodes associados a colônias e ninhos de vespas sociais registradas em coletas entre 2016 a 2018.44

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL	10
2. XENOFILIA EM VESPAS SOCIAIS: NIDIFICAÇÃO EM PLANTAS EXÓTICAS	13
2.1. INTRODUÇÃO	15
2.2. MATERIAL E MÉTODOS	16
2.3. RESULTADOS	18
2.4. DISCUSSÃO	23
3. ESTRUTURA DA REDE DE INTERAÇÃO DE PREDADORES ASSOCIADOS A COLÔNIAS DE VESPAS SOCIAIS	25
RESUMO.....	25
3.1. INTRODUÇÃO	27
3.2. MATERIAL E MÉTODOS	28
3.3. RESULTADOS	29
3.4. DISCUSSÃO	33
4. NINHOS DE VESPAS SOCIAIS: ESTRUTURA DE REDE E SUA IMPORTÂNCIA PARA OS INQUILINOS	37
RESUMO.....	37
4.1. INTRODUÇÃO	39
4.2. MATERIAL E MÉTODOS	39
4.3. RESULTADOS	41
4.4. DISCUSSÃO	45
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS	47
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	48

1. INTRODUÇÃO GERAL

As vespas são popularmente conhecidas como “marimbondos” ou “cabas”, e são pertencentes à ordem Hymenoptera, família Vespidae (PREZOTO et al., 2016) e do ponto de vista econômico, esta ordem provavelmente é a mais benéfica entre todas de Insecta (TRIPLEHORN; JONNISON, 2004). Dentre os Vespidae, a subfamília Polistinae, na qual as vespas sociais estão agrupadas, contém muitas espécies que são notáveis pelos seus papéis no ecossistema como predadores de insetos pragas, polinizadores e bioindicadores (PREZOTO et al., 2008; ELISEI et al., 2010, SOUZA et al., 2010; CLEMENTE et al., 2012; BARBOSA et al., 2014).

Os ninhos de vespas sociais apresentam uma diversidade quanto a arquitetura (JEANNE, 1975; WENZEL, 1998; SOMAVILLA et al., 2012), variando desde um único favo coberto ou não por um envelope protetor ou múltiplos favos envelopados ou não, cuja a principal função é fornecer um microambiente para a prole (STARR, 1991), proporcionando proteção para a colônia contra predadores vertebrados e invertebrados (O'DONNELL; JEANNE, 2002), além disso, apresentam importante valor taxonômico e podem contribuir para a classificação dos grupos aos quais pertencem (RICHARDS, 1978; WENZEL, 1998). A arquitetura do ninho das vespas sociais também pode ser relevante em estudos filogenéticos, comportamentais, ecológicos e para solucionar questões evolutivas (HUNT; CARPENTER, 2004).

Os locais escolhidos para nidificação são bem variados, desde a superfície abaxial das folhas, edificações, troncos de árvores, ramos vegetais até cavidades naturais (BARBOSA, 2015; VIRGINIO et al., 2016; DETONI et al., 2018), entretanto, algumas espécies demonstram um alto grau de sinantropia, sendo frequentes em *man-made substrates* (LIMA et al., 2000; ALVARENGA et al., 2010; MICHELUTTI et al., 2013; CASTRO et al., 2014), e em áreas verdes com presença de plantas nativas e exóticas. Barbosa (2015) relata uma “preferência” das vespas pelo local de nidificação áreas verdes, sendo uma maior parcela das plantas utilizadas pelas vespas como substrato são de espécies exóticas.

Escolhido o local para a fundação, os ninhos são constituídos principalmente por fibras vegetais misturadas à saliva, podendo ser ornamentados com briófitas como em algumas espécies de *Mischocyttarus*, ou com barro, como em *Polybia emaciata* Lucas, 1879 (O'DONNELL; JEANNE, 2002; SILVEIRA, 2008; BARBOSA et al., 2016a).

A sobrevivência das espécies de vespas sociais depende do seu sucesso na fundação de novas colônias (DEJEAN et al., 1998; HUNT, 2007; JEANNE, 1975). A seleção dos locais de nidificação juntamente com a variada arquitetura dos ninhos, são influenciados por dois tipos

de pressão seletiva: fatores abióticos e de predação (JEANNE, 1970; 1975; CORBARA et al., 2009; DEJEAN et al., 2011).

Muitos predadores e parasitoides atuam nessa seleção, sendo atraídos principalmente pela grande diversidade de recursos disponibilizados pelas colônias (SOARES et al., 2006), e conseqüentemente causam sua ruína. Larvas e pupas são alvo de muitos desses inimigos naturais, como formigas, aves e himenópteros parasitoides (YAMANE, 1996; RAW, 1997; CLOUSE, 2001; MACIEL et al., 2016a). Apesar de pouco estudado, o ataque de parasitoides parece ser a principal causa de mortalidade entre as vespas sociais nos estágios iniciais de desenvolvimento e configurar as principais causas de abandono de colônias (GIANNOTTI, 1998; TOGNI, 2014; SOMAVILLA et al., 2015).

Entretanto, algumas espécies de vespas sociais são conhecidas por suas interações e associações com vertebrados (SOMAVILLA et al., 2013; MENEZES et al., 2014) e com outros insetos (WILSON, 1975; SOUZA et al., 2013; VIRGINIO et al., 2015). Os inquilinismos em ninhos de vespas sociais são pouco conhecidos e documentados, entretanto, também é uma forma harmônica de interação. Os ninhos abandonados de vespas, dependendo dos locais de onde foram construídos e abrigados, podem permanecer em bom estado de conservação. Após serem abandonados, podem ser reutilizados, com adaptações, pelas gerações seguintes da mesma espécie ou por outros artrópodes.

O uso de redes complexas em pesquisas tem ajudado muito na compreensão da estrutura das comunidades revelando algumas propriedades desses sistemas, como a organização, dinâmica e estabilidade do ecossistema, tópicos que são centrais para a ecologia (MCCANN, 2000; MONTOYA et al., 2006; BASCOMPTE, 2009). Entretanto estudos com redes de interação com vespas sociais ainda são escassos na literatura, sendo somente estudadas as interações entre plantas e vespas visitantes florais e seleção de substratos para fundação (SANTOS et al., 2006; SANTOS et al., 2010; CLEMENTE et al., 2012; BARBOSA, 2015; BRITO, 2018).

De forma geral, a organização das interações interespecíficas em redes ecológicas reflete principalmente na biologia e ecologia das espécies, além de processos coevolutivos. O grau de especialização, por exemplo em predadores seus recursos são tão determinados, que, mesmo predadores ditos como generalistas dentro de um grupo alvo, ou seja, com várias espécies como algo dentro de um gênero ou família por exemplo, podem ser extremamente especialistas pelo recurso procurado (THOMPSON, 1994; POULIN, 2007). Além disso, há uma grande variação na distribuição e intensidade de suas interações entre as possíveis espécies de presas (THOMPSON, 1994; POULIN, 2007) e estas variações geralmente relacionam-se

com aspectos comportamentais, biológicos, ecológicos e/ou filogenéticos (LIMA JR et al., 2012; POULIN et al., 2013).

A informação sobre como cada espécie se comporta nas redes de interação é de elevada importância, pois contribui para a compreensão de como essas redes suportam alterações ambientais, como as extinções de hospedeiros ou de um recurso, revelando, por exemplo, características sobre a robustez e a estabilidade das mesmas, na qual a robustez avalia a chance de ocorrência de uma cadeia de extinções resultando a perda primária de espécies da rede (DUNNE et al., 2002; PASCUAL; DUNNE, 2006). Alterações ambientais como a poluição, desmatamento, obras ou até mesmo a ornamentação de áreas verdes, podem ocasionar extinções locais de recursos e influenciar de modo distinto a estrutura das comunidades estudadas.

Mediante as considerações acima apresentadas, este trabalho objetivou entender essa peculiar escolha das vespas sociais em utilizarem mais as plantas exóticas como substrato de nidificação, e através das ferramentas de redes de interação compreender os aspectos da organização das redes de interação entre vespas-inimigos naturais e vespas-inquilinos.

2. XENOFILIA EM VESPAS SOCIAIS: NIDIFICAÇÃO EM PLANTAS EXÓTICAS

RESUMO

O local de nidificação das vespas sociais é importante para o sucesso reprodutivo do grupo podendo ser em construções humanas ou em substrato natural como plantas e cavidades pré-existentes. Devido às mudanças no ambiente trazidas pelo homem, espécies exóticas foram inseridas no ambiente natural, e as vespas sociais, por sua vez, têm demonstrado uma preferência por essas plantas como substrato de nidificação. Com o objetivo de entender essa relação, o estudo avaliou as seguintes questões: I – A morfologia das plantas exóticas é mais vantajosa do que a de plantas nativas? II - A fenologia das plantas exóticas mais escolhidas para a nidificação é diferente da das nativas? III – A herbivoria em menor escala em exóticas reduz a presença de artrópodes, justificando a preferência? Para isso três experimentos foram realizados. No primeiro, foram avaliados “Folhas Largas”, “Folhas Perenes” e “Presença/Ausência de Tricomas” em 295 registros de nidificação em plantas nativas e exóticas, obtidos no período de 2011 a 2017. O segundo experimento consistiu em 36 meses de observações em *Dracaena fragrans* a fim de registrar o número de colônias durante cada fase do seu ciclo e época do ano. No terceiro experimento, foram realizadas coletas com guarda-chuva entomológico em espécimes de *D. fragrans* como exemplar exótico e em *Portea petropolitana* como exemplar nativo, durante dois dias de outubro de 2017. Um total de 53 espécies de plantas foram registradas nas quais as características morfológicas foram similares: 90% das plantas exóticas registradas possuíam folhas largas, enquanto apenas 57% das plantas nativas possuíam essa característica; para folhas perenes, foram 97% das plantas exóticas registradas e 71% das plantas nativas. Entretanto, a presença de tricomas foi superior em plantas nativas. Em relação à fenologia, houve diferença significativa entre a abundância de colônias e as fases do ciclo de vida da *D. fragrans* ($H=7.6335$; $p=0.0220$), o que pode ser explicado pela época de mais colônias no ambiente e a época quente/úmida do ano. Foram coletados 336 indivíduos com o guarda-chuva entomológico e houve diferença significativa entre plantas exóticas e nativas ($H=4.1843$; $p=0.0408$). Assim, podemos inferir a herbivoria reduzida em espécimes exóticos explica a “preferência” das vespas sociais por essas plantas, visto que mesmo com características morfológicas e fenológicas similares.

Palavras-chave: Ecologia comportamental, hábitos de nidificação, interação inseto-plantas, invasão biológica, Polistinae.

ABSTRACT

The nesting site of the social wasps is important for the group's reproductive success, being it possible to be in human constructions or in a natural substrate such as plants and preexisting cavities. Due to the changes in the environment brought by man, exotic species were inserted in the natural environment, and social wasps, in turn, have demonstrated a preference for these plants as a nesting substrate. In order to understand this relation, the study evaluated the following questions: I - Is the morphology of exotic plants more advantageous than that of native plants? II - The phenology of the exotic plants most chosen for nesting is different from the native ones? III - The herbivory in smaller scale in exotic reduces the presence of arthropods, justifying the preference? For this, three experiments were performed. In the first one, "Broad Leaves", "Perennial Leaves" and "Presence / Absence of Trichomes" were evaluated in 295 nesting records in native and exotic plants, obtained from 2011 to 2017. The second experiment consisted of 36 months of observations in *Dracaena fragrans* in order to record the number of colonies during each phase of their cycle and time of year. In the third experiment, entomological umbrella collections were carried out on specimens of *D. fragrans* as an exotic specimen and in *Portea petropolitana* as a native specimen, during two days of October 2017. A total of 53 species of plants were recorded in which the characteristics were similar: 90% of the registered exotic plants had broad leaves, while only 57% of the native plants had this characteristic; for perennial leaves, were 97% of exotic plants registered and 71% of native plants. However, the presence of trichomes was higher in native plants. In relation to phenology, there was a significant difference between the abundance of colonies and the life cycle stages of *D. fragrans* ($H = 7.6335$; $p = 0.0220$), which can be explained by the time of more colonies in the environment and the hot season / moist of the year. A total of 336 individuals with the entomological umbrella were collected and there was a significant difference between exotic and native plants ($H = 4.1843$; $p = 0.0408$). Thus, we can infer the reduced herbivory in exotic specimens explains the "preference" of the social wasps by these plants, since even with similar morphological and phenological characteristics.

Key-words: Behavioral ecology, biological invasion, insect-plant interaction, nesting habits, Polistinae.

2.1. INTRODUÇÃO

O local de nidificação é um fator-chave para o sucesso reprodutivo em vespas sociais. No entanto, sabe-se de forma genérica que fatores bióticos e abióticos determinam a seleção dos locais de nidificação e variação arquitetônica dos ninhos presentes no grupo (JEANNE, 1975; DEJEAN et al., 1998; HUNT, 2007; CORBARA et al., 2009). Diversos locais podem ser escolhidos pelas vespas sociais, como diretamente sobre o tronco de árvores, em construções humanas, na superfície de folhas, ramos, como em trepadeiras, escondidos em cavidades como cavidades em tronco de árvores ou no solo (JEANNE, 1975; WENZEL, 1998; BARBOSA, 2015).

Já em ambiente urbano, as vespas sociais se adaptaram a nidificar em construções humanas e alguns gêneros como *Mischocyttarus*, *Polistes*, *Protopolybia* e *Polybia* apresentam espécies conhecidas por habitar com sucesso esses ambientes antropizados (ALVARENGA et al., 2010; CASTRO et al., 2014; BARBOSA et al., 2016b; MACIEL et al. 2016b). Esse sucesso se deve ao fato de que as edificações humanas trazem benefícios à colônia, como a segurança de que a estrutura escolhida não irá se degradar em curto prazo e abrigo contra fatores abióticos (LIMA et al., 2000; ALVARENGA et al., 2010; MICHELUTTI et al., 2013; DETONI et al., 2018).

Os ninhos das vespas sociais, de modo geral, podem ser constituídos por fibras vegetais, que são macerados e misturados com água (JEANNE, 1975; WENZEL, 1998; CARPENTER; MARQUES, 2001). No entanto, algumas espécies de *Mischocyttarus* podem acrescentar barro à fibra vegetal na construção dos seus ninhos e a espécie *Polybia emaciata* utiliza barro como material de construção de seus ninhos (O'DONNELL; JEANNE, 2002; SILVEIRA, 2008).

A intensificação do uso do solo devido às atividades humanas nos ambientes naturais tem promovido uma série de consequências à biodiversidade, que vão desde a extinção local de espécies nativas, passando pela colonização de espécies exóticas, até a completa substituição de ecossistemas em paisagens antropizadas (TILMAN; LEHMAN 2001; SEABLOOM et al., 2006; DIDHAM et al., 2007; DIRZO, 2014). Nesse contexto, Barbosa (2015) em seu estudo sobre rede de interação envolvendo vespas sociais e plantas como substrato de nidificação, registrou que espécies exóticas foram a maior parcela das plantas utilizadas pelas vespas sociais. Entretanto, os fatores que determinam essa preferência ainda não foram esclarecidos. Assim, dando continuidade à pesquisa, o estudo tem como objetivo responder às seguintes questões: I – A morfologia das plantas exóticas é mais vantajosa do que a de plantas nativas?; II - A fenologia das plantas exóticas mais escolhidas para a nidificação é diferente da das nativas?; III – A herbivoria em menor escala em exóticas reduz a presença de artrópodes, justificando a preferência?

2.2. MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo e identificação

Durante os anos de 2011 e 2017 três áreas foram amostradas, a primeira foi o Jardim Botânico da Universidade Federal de Juiz de Fora (21°43'28"S - 43°16'47"O, 750 m a.s.l.) (Figura 1A), fragmento de Floresta Estacional Semidecidual Montana, localizado no perímetro urbano do município de Juiz de Fora, sudeste do Estado de Minas Gerais. A área compreende 84 hectares de extensão, classificada por Santiago et al. (2014) como complexo de expressiva riqueza, diversidade e heterogeneidade florística de vegetação arbórea, com espécies ameaçadas de extinção e com predominância de plantas pioneiras, além da presença de espécies exóticas, sendo assim considerada um ecossistema emergente (MACIEL; BARBOSA, 2015; MACIEL et al., 2017).

A segunda área foi o *Campus* da Universidade Federal de Juiz de Fora (21°46'02.72''S - 43°22'34.9''O 678 m a.s.l.) (Figura 1B), localizado no perímetro urbano de Juiz de Fora, estado de Minas Gerais, sudeste do Brasil. A área foi recentemente classificada por Carvalho et al. (2014) com predomínio de *Pinus elliottii* Engelm., com baixa diversidade de espécies vegetais, considerada um ecossistema emergente (MACIEL; BARBOSA, 2015; MACIEL et al., 2017).

A terceira área de estudo foi a zona rural do município de Goianá, Minas Gerais (21°31'40"S e 43°9'56"W; 410 m a.s.l.) (Figura 1C). O município é constituído de seis áreas bem distintas: campos de pastagens, pomares, bambuzais, charco, áreas de edificações e áreas de proteção permanente (APP), abriga um fragmento de Floresta Atlântica do tipo Floresta Estacional Semidecidual.

Todas as três áreas possuem clima da região é subtropical quente com dois períodos definidos, estação chuvosa (outubro/abril) e estação seca (maio/setembro), segundo a classificação de Köppen-Geiger (Sá-Júnior et al., 2012).

Alguns indivíduos de vespas sociais das colônias registradas foram fixados em álcool 70% e depositados no Laboratório de Ecologia Comportamental e Bioacústica (LABEC) da Universidade Federal de Juiz de Fora. O material botânico foi identificado na Escola Nacional de Botânica Tropical, Instituto de Pesquisa Jardim Botânico do Rio de Janeiro pelo Msc. Diego Rafael Gonzaga e pelo Dr. Luiz Menini Neto, do Departamento de Botânica e do Herbário Leopoldo Krieger da Universidade Federal de Juiz de Fora.

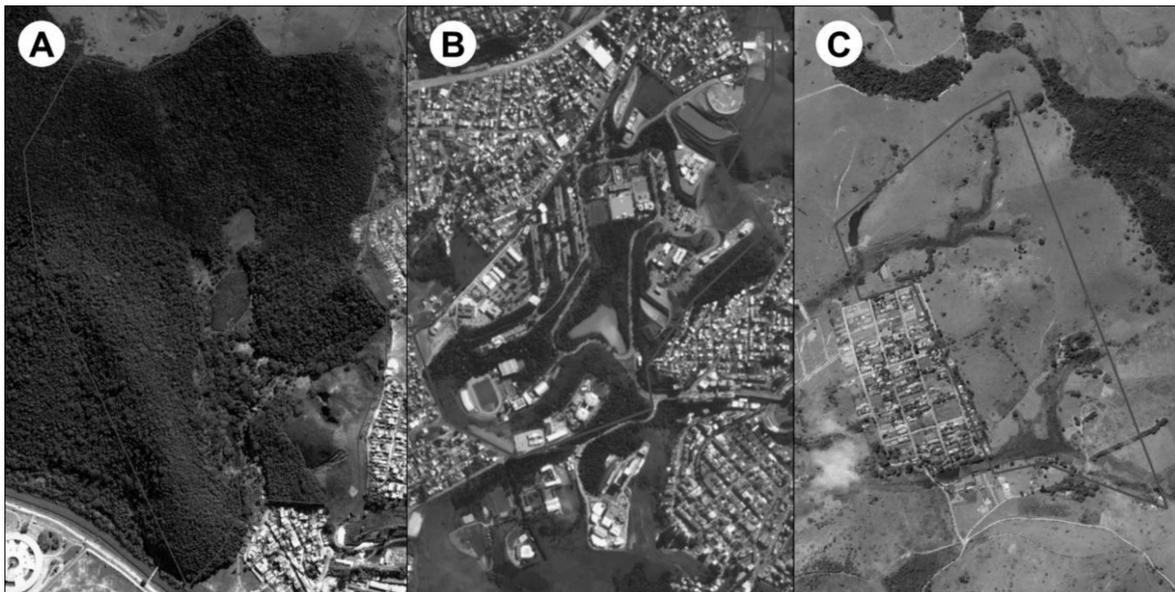


Figura 1: Localização das áreas de estudo: A – Jardim Botânico da Universidade Federal de Juiz de Fora; B – Campus da Universidade Federal de Juiz de Fora; C - Zona rural do município de Goianá.

Experimento I: Morfologia

A fim de comparar as características das plantas exóticas e nativas, foram utilizados 295 registros de nidificação coletados entre 2011 e 2017 nas três áreas citadas anteriormente, todos registros utilizados fora de ninhos fundados em folhas ou ramos. Foram observadas as três características dadas como as mais importantes para a escolha das vespas sociais pelas plantas como seu substrato (SOUZA et al., 2014; BARBOSA, 2015), “Folhas Largas”, “Folhas Perenes” e “Presença/Ausência de Tricomas”.

Experimento II: Fenologia

As plantas, no geral, florescem e frutificam nos períodos mais quentes do ano fazendo com que esse período seja o mais propício para o surgimento de novas colônias de vespas sociais e, conseqüentemente, o período frio seja o menos propício. Assim, mantendo sua fenologia natural, plantas exóticas devem florescer e frutificar em períodos diferentes das nativas. Para verificar se isso de fato ocorre e se interfere na seleção das plantas para a nidificação das vespas, foi selecionada a espécie exótica mais escolhida para nidificação e de melhor acesso possível para observação e a partir disso sua fenologia foi avaliada.

Seis espécimes com aproximadamente três metros de altura de *Dracaena fragrans* (L.) Ker Gawl. foram observadas mensalmente por 36 meses no Jardim Botânico da Universidade Federal de Juiz de Fora em Minas Gerais no período de maio de 2011 a abril de 2014. Foram

observados número de colônias durante cada fase do ciclo (vegetativo, floração e frutificação) e a visitação da planta por outros animais. Para saber se houve diferença significativa entre as fases foi utilizado o teste de Kruskal-Wallis.

Experimento III: Predadores

Para saber se a taxa reduzida de herbivoria em plantas exóticas (AGRAWAL et al., 2003; LAKE et al., 2004; LAU et al., 2005) está relacionada à abundância de artrópodes predadores, foram realizadas coletas dos artrópodes presentes nas plantas no Jardim Botânico da Universidade Federal de Juiz de Fora, utilizando guarda-chuva entomológico em cinco espécimes de *D. fragrans* como exemplar exótico e cinco espécimes da bromélia *Portea petropolitana* (Wawra) Mez como exemplar nativo, ambas descritas na literatura como substrato de nidificação para vespas sociais no local do estudo (BARBOSA, 2015; DIAS, 2015).

As coletas foram realizadas durante a manhã, entre 9:00h e 12:00h durante dois dias de outubro de 2017 e totalizaram 10 amostras para cada tipo de planta (nativa e exótica). O guarda-chuva entomológico foi elaborado em forma de quadrado de pano de 50 cm de lado mantido por meio de dois sarrafos cruzados em X, e presos na cantoneira do pano (GARCIA, 2002), o mesmo era colocado sob os arbustos, os quais eram sacudidos seis vezes por amostra. Para saber se houve diferença significativa entre as plantas foi utilizado o teste de Kruskal-Wallis.

2.3. RESULTADOS

Experimento I: Morfologia

Um total de 295 colônias foram registradas nidificando em 53 espécies de plantas, divididas em 32 espécies exóticas com 245 colônias e 21 espécies nativas com 50 colônias (Figura 1, Tabela 1). As duas espécies mais representativas foram *Coccothrinax barbadensis* (Lodd. ex Mart.) Becc. (n=55/18%) e *D. fragrans* (n=45/15%).

As características importantes para nidificação na sua maioria foram similares, 90% das plantas exóticas registradas possuíam folhas largas, enquanto apenas 57% das plantas nativas possuíam essa característica; para folhas perenes, foram 97% das plantas exóticas registradas e 71% das plantas nativas. Entretanto, a presença de tricomas foi superior em plantas nativas com 38%, enquanto que em plantas exóticas foi de 22%.

Experimento II: Fenologia

No total, foram registradas 58 colônias: 38 na floração, 14 na vegetativa e seis na frutificação. Houve diferença significativa entre a abundância de colônias e as fases do ciclo fenológico ($H=7.6335$; $p=0.0220$), que ocorreram no período: maio/setembro para vegetativa, outubro/fevereiro para floração e março/abril para frutificação (Figura 2), vale destacar que essa diferença ocorreu na fase de floração Out/Fev mesma época que temos uma aumento de colônias ligada ao clima mais quente/úmido. Foi observada a presença de outros animais visitando as plantas para alimentação direta (abelhas, aves, lepidópteros) ou indireta (aranhas e formigas), não foi observado comportamento inibitório por parte das vespas sociais.

Experimento III: Predadores

Foram coletados 261 indivíduos com o guarda-chuva entomológico, na sua maioria representados pela família Formicidae em destaque a *Camponotus rufipes* (Fabricius, 1775). As guildas registradas: predadores, herbívoros e onívoros foram representadas uniformemente. A planta *D. fragrans* registrou 20% ($n=65$) dos indivíduos coletados e *P. petropolitana* registrou 80% ($n=261$), houve diferencia significativa entre número de indivíduos coletados entre plantas exóticas e nativas ($H=4.1843$; $p=0.0408$) (Tabela 2).

Tabela 1: Espécies de plantas usadas como substrato de nidificação e características importantes para escolha das vespas durante a procura de substrato de nidificação. Legenda: S – Presença; N – Ausência.

Família	Espécies de plantas	Origem	Número de colônias registradas	Folhas largas	Folhas Perenes	Tricoma
Acanthaceae	<i>Mendoncia velloziana</i> Mart.	Exótica	11	S	S	S
Agavaceae	<i>Yucca gigantea</i> Lem.	Exótica	9	S	S	N
Anacardiaceae	<i>Anacardium occidentale</i> L.	Nativa	1	S	S	N
	<i>Mangifera indica</i> L.	Exótica	7	S	S	N
Annonaceae	<i>Guatteria nigrescens</i> Mart.	Nativa	1	S	S	S
Araceae	<i>Monstera deliciosa</i> Liebm.	Exótica	27	S	S	N
Areaceae	<i>Coccothrinax barbadensis</i> (Lodd. ex Mart.) Becc.	Exótica	55	S	S	-
	<i>Dypsis lutescens</i> (H.Wendl.) Beentje & J.Dransf.	Exótica	1	S	S	N
	<i>Sabal maritima</i> (Kunth) Burret	Exótica	15	S	S	N
	Areaceae sp	Exótica	5	S	S	-
Asparagaceae	<i>Dracaena fragrans</i> (L.) Ker Gawl. ' <i>Massangeana</i> '	Exótica	5	S	S	N
	<i>Dracaena fragrans</i> (L.) Ker Gawl. ' <i>Victoria</i> '	Exótica	14	S	S	N
	<i>Dracaena fragrans</i> (L.) Ker Gawl.	Exótica	45	S	S	N
Asteraceae	<i>Cabobanthus polysphaerus</i> (Baker) H.Rob.	Nativa	3	S	S	S
Bignoniaceae	<i>Jacaranda decurrens</i> Cham.	Nativa	1	N	S	S
Bromeliaceae	<i>Billbergia horrida</i> Regel	Nativa	6	S	S	N
	<i>Portea petropolitana</i> (Wawra) Mez	Nativa	17	S	S	N
Cupressaceae	<i>Cunninghamia lanceolata</i> (Lamb.) Hook.	Exótica	3	N	S	N
Cycadaceae	<i>Cycas circinalis</i> L.	Exótica	7	S	S	N
	<i>Cycas revoluta</i> Thunb.	Exótica	2	S	S	N
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia cotinifolia</i> L.	Exótica	2	S	S	N
	<i>Euphorbia grandicornis</i> Goebel ex N. E. Br.	Exótica	2	S	S	-
	<i>Euphorbia milii</i> Des Moul.	Exótica	12	S	S	-
Fabaceae	<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.) J. F. Macbr.	Nativa	2	N	N	N
	<i>Machaerium scleroxylon</i> Tul.	Nativa	1	N	S	N

	<i>Calliandra brevipes</i> Benth.	Nativa	1	N	S	N
	<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan	Nativa	3	N	N	N
Hypoxidaceae	<i>Curculigo latifolia</i>	Exótica	1	S	S	N
Lauraceae	<i>Persea americana</i> Mill.	Nativa	1	S	S	N
Malpighiaceae	<i>Malpighia emarginata</i> DC.	Nativa	1	N	S	N
Melastomataceae	<i>Miconia</i> sp	Nativa	1	S	S	S
	<i>Tibouchina</i> sp	Nativa	1	S	S	S
Moraceae	<i>Artocarpus heterophyllus</i> Lam.	Exótica	1	S	S	N
Musaceae	<i>Musa</i> sp	Exótica	2	S	S	N
Myrtaceae	<i>Eucalyptus globulus</i> Labill.	Exótica	4	S	S	N
	<i>Myrtus communis</i> L.	Exótica	1	N	S	N
	<i>Plinia cauliflora</i> (Mart.) Kausel.	Nativa	1	N	N	N
	<i>Psidium guajava</i> L.	Nativa	1	S	N	N
Nyctaginaceae	<i>Bougainvillea spectabilis</i> Willd.	Nativa	3	N	N	S
Passifloraceae	<i>Passiflora edulis</i> Sims.	Nativa	1	S	N	N
Platanaceae	<i>Platanus acerifolia</i> (Aiton) Willd.	Exótica	1	S	N	S
Poaceae	<i>Bambusa vulgaris</i> Schrad.	Exótica	3	S	S	S
	<i>Melinis minutiflora</i> P.Beauv.	Exótica	1	N	S	S
Podocarpaceae	<i>Podocarpus</i> sp.	Exótica	1	S	S	N
Rosaceae	<i>Eriobotrya japonica</i> (Thunb.) Lindl.	Exótica	2	S	S	S
Rubiaceae	<i>Coffea arábica</i> L.	Exótica	2	S	S	N
	<i>Genipa americano</i> L.	Nativa	1	S	S	S
	<i>Citrus nobilis</i>	Exótica	2	S	S	N
	<i>Mussaenda alicia</i>	Exótica	1	S	S	S
Sapotaceae	<i>Pouteria caimito</i> (Ruiz & Pav.) Radlk.	Nativa	1	S	S	S
Tropaeolaceae	<i>Tropaeolum majus</i> L.	Exótica	1	S	S	N
Typhaceae	<i>Typha domingensis</i> Pers.	Nativa	1	N	S	N
Zingiberaceae	<i>Hedychium coccineum</i> Buch. Ham. ex Sm.	Exótica	1	S	S	S
Total	53	32 Exóticas 21 Nativas	295	-	-	-

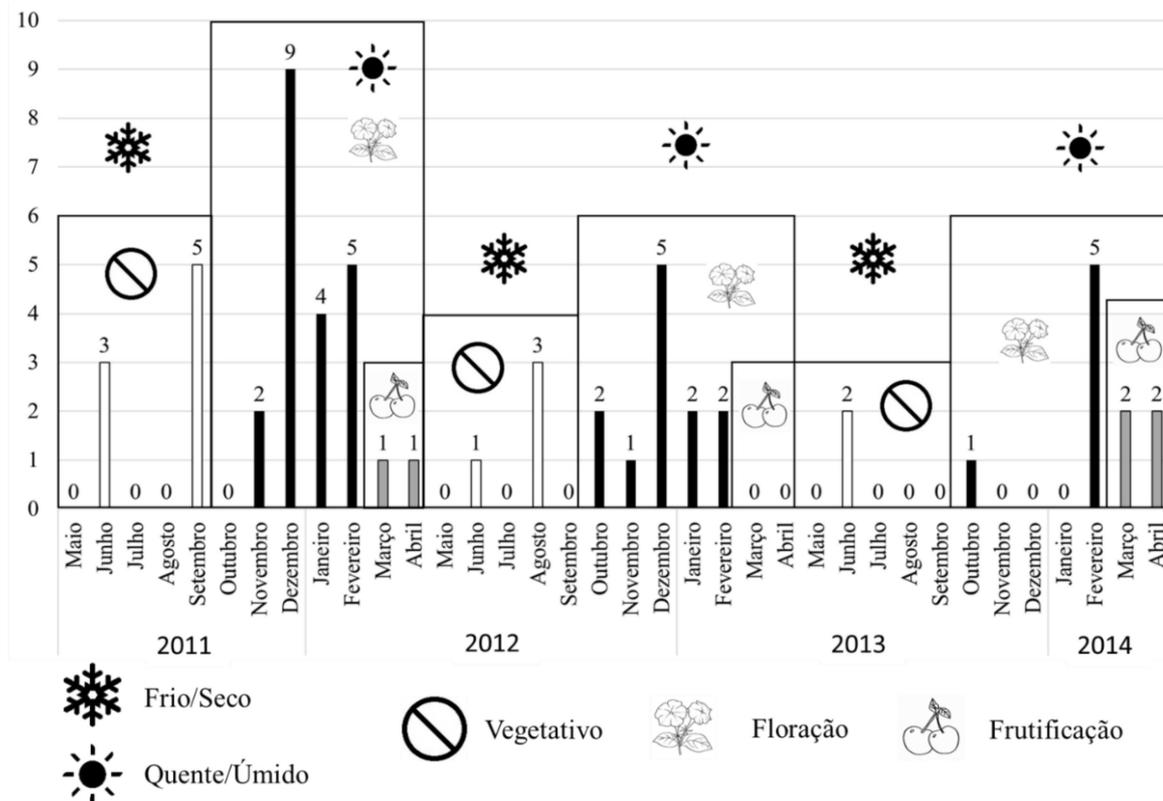


Figura 2: Colônias registradas ao longo de 36 meses nas três fases do ciclo da *Dracaena fragrans* durante os climas quente/úmido e frio/seco no Jardim Botânico da Universidade Federal de Juiz de Fora entre maio de 2011 a abril de 2014.

Tabela 2: Lista de espécies de artrópodes coletados com guarda-chuva entomológico em cinco plantas exóticas *Dracaena fragrans* e cinco plantas nativas *Portea petropolitana* no Jardim Botânico da Universidade Federal de Juiz de Fora em outubro de 2017.

Taxo	<i>Dracaena fragrans</i>	<i>Portea petropolitana</i>	Habito alimentar
Araneae			
Aranha sp1	1	-	Predador
Salticidae sp1	-	1	Predador
Salticidae sp2	-	2	Predador
Salticidae sp3	-	2	Predador
Salticidae sp4	-	1	Predador
Coleoptera			
Chrysomelidae	-	5	Herbívoro
Curculionidae	-	3	Herbívoro
Hemiptera			
Tettigarctidae	1	-	Herbívoro
Hymenoptera/Formicidae			
<i>Acromyrmex</i> sp	5	36	Herbívoro
<i>Camponotus rufipes</i>	26	94	Onívoro
<i>Cephalotes</i> sp1	3	7	Onívoro
<i>Cephalotes</i> sp2	7	5	Onívoro
<i>Crematogaster</i> sp	-	43	Onívoro
<i>Ectatomma</i> sp1	-	16	Onívoro
<i>Pheidole</i> sp1	12	26	-
<i>Pseudomyrmex</i> sp	5	17	Predador
Orthoptera			
Orthoptera sp	-	3	Herbívoro
<i>Phlugis</i> sp	5	-	Onívoro
Total	65	261	

2.4. DISCUSSÃO

Os dados confirmam o esperado, no qual plantas com folhas largas e perenes são mais escolhidas já que essas características trazem vantagens para o sucesso da colônia, ou seja, folhas largas fornecem uma maior área de fixação para a colônia, assim como proteção contra intempéries e aumento da chance de os ninhos ficarem escondidos na parte abaxial das folhas (WENZEL, 1998; SOUZA et al. 2014; BARBOSA, 2015). Já as folhas perenes vão de encontro com o ciclo colonial das vespas sociais, como as vespas possuem colônias de longa duração, precisam de substratos que sejam duradouros (WEST-EBERHARD, 1969; GADAGKAR, 1991; CARPENTER; MARQUES, 2001).

Vale destacar que ao contrário das duas anteriores, onde a presença das características traz vantagens, a presença de tricomas pode dificultar a fixação dos ninhos na superfície das folhas, sendo assim a ausência de tricomas é vantajoso. Entretanto na prática, as vespas

aparentemente procuram mais plantas nativas com tricomas do que plantas exóticas, isso pode ser explicado pela função que os tricomas possuem, de serem estruturas defensivas das plantas contra herbívoros (RAVEN, 2001), visto que plantas nativas sofrem mais herbivoria do que plantas exóticas (AGRAWAL et al., 2003; LAKE et al., 2004; LAU et al., 2005).

Apesar de ser uma planta exótica, *D. fragrans*, é originalmente vinda da África tropical, ou seja, sua fenologia é semelhante à das plantas nativas do Brasil. Isso nos leva a crer que a fenologia não foi um fator determinante para a seleção de plantas exóticas. Por outro lado, *D. fragrans* apresenta folhas largas, perenes e sem tricomas, as três características mais importantes para a seleção do substrato de nidificação, justificando assim a escolha das vespas sociais por essa planta em especial.

Dentre os vários componentes da biodiversidade que podem ser influenciados pela alteração antrópica dos habitats estão as interações ecológicas entre insetos herbívoros e suas plantas hospedeiras (DEL-CLARO; TOREZAN-SILINGARDI, 2006). Aparentemente a herbivoria reduzida em plantas exóticas explica a “preferência” das vespas sociais em nidificarem na sua maior parte em plantas exóticas, visto que mesmo com características morfológicas e fenológicas similares, a influência indireta dos herbívoros é uma vantagem, já que se há uma abundância menor de artrópodes visitando as plantas exóticas atrás de recursos, também há menos artrópodes predadores a procura de herbívoros para alimento, artrópodes estes que podem ocasionalmente ser predadores também de vespas sociais ao localizarem suas colônias (MACIEL et al., 2016; ROBERTS, 2016).

Aparentemente a escolha da plantas é realizada, visualmente, similar o que as borboletas realizam para escolher plantas com menor abundância de predadores (SENDOYA et al., 2009), e/ou também quimicamente, pois vespas sociais conseguem detectar a comunicação química das plantas contra herbívoros (SARAIVA et al., 2017). Assim, o presente estudo adiciona novas descobertas sobre o comportamento de nidificação das vespas sociais aos já conhecidos na literatura.

3. ESTRUTURA DA REDE DE INTERAÇÃO DE PREDADORES ASSOCIADOS A COLÔNIAS DE VESPAS SOCIAIS

RESUMO

Os insetos sociais de forma geral, são agressivos contra invasores em suas colônias, devido ao elevado custo energético gasto para construção e manutenção do ninho e da sua prole. No entanto, muitas vezes inimigos naturais conseguem invadir as colônias em buscas de recursos. Ferramentas como redes complexas, nos permitem entender a organização, dinâmica e estabilidade dessas relações, assim, o presente estudo abordou aspectos da organização das redes de interação entre inimigos naturais e vespas sociais. Colônias de vespas sociais foram coletadas, aleatoriamente, entre 2016 e 2018 em fragmentos urbanos e de mata secundária de sete cidades do Brasil. Todas as colônias foram vistoriadas, armazenadas em recipientes plásticos cobertos por tecido de voil e mantidas em laboratório, os indivíduos adultos foram vistoriados, a fim de coletar ectoparasitos e retirados antes do armazenamento. Após os 30 dias, foi verificada a emergência/presença de inimigos naturais e os recipientes foram abertos para uma nova vistoria. Para análise das redes de vespas-inimigos naturais foram utilizadas as seguintes métricas: conectância (C), assimetria da rede (W), aninhamento (NODF), especialização ($H2'$) e robustez (R) e grau médio (G). Ao todo, 44 colônias de vespas sociais foram coletadas, sendo que 24 apresentaram algum inimigo natural. A riqueza de vespas sociais foi de 11 espécies e a de inimigos naturais foi de 14 espécies. Em geral, os resultados obtidos mostram que as interações entre inimigos naturais e vespas sociais tendem a ser assimétricas e apresentar baixa especialização e os dois lados da rede indicam dados robustos. Durante a coleta e vistoria das colônias e ninhos, foi possível o registro de sete novas associações: *Elasmus polistis*, Entedoninae, Eupelminae, *Megaselia scalari*, *Melaloncha* sp., *Mirothrips arbiter* e *Leptus* sp. Registros de novas associações demonstram uma falta de estudos acerca do assunto, sendo assim, esse trabalho contribui significativamente para o conhecimento das vespas e seus inimigos naturais associados a colônias.

Palavras-chave: Comunidades, inimigos naturais, interação antagonista, Polistinae, Redes de interação.

ABSTRACT

Social insects are generally aggressive against invaders in their colonies, due to the high energy cost spent to construct and maintain the nest and its offspring. However, often natural enemies can invade the colonies in resource searches. Tools such as complex networks allow us to understand the organization, dynamics and stability of these relationships, so the present study addressed aspects of the organization of interaction networks between natural enemies and social wasps. Colonies of social wasps were randomly collected between 2016 and 2018 in urban and secondary forest fragments from seven Brazilian cities. All the colonies were inspected, stored in plastic containers covered by veil fabric and kept in the laboratory, and the adult individuals were inspected in order to collect ectoparasites and removed before storage. After the 30 days, the emergence/presence of natural enemies was verified and the containers were opened for a new inspection. For the analysis of the natural wasp-enemy networks, the following metrics were used: connectivity (C), network asymmetry (W), nesting (NODF), specialization (H2') and robustness (R) and medium degree (G). In all, 44 colonies of social wasps were collected, and 24 had some natural enemies. The wealth of social wasps was 11 species and that of natural enemies was 14 species. In general, the results show that the interactions between natural enemies and social wasps tend to be asymmetric and have low specialization and both sides of the network indicate robust data. During the collection and inspection of the colonies and nests, it was possible to register seven new associations: *Elasmus polistis*, Entedoninae, Eupelminae, *Megaselia scalari*, *Melaloncha* sp., *Mirothrips arbiter* and *Leptus* sp. Records of new associations demonstrate a lack of studies on the subject, thus, this work contributes significantly to the knowledge of wasps and their natural enemies associated with colonies.

Key-words: Antagonist interaction, communities, interaction networks, natural enemies, Polistinae.

3.1. INTRODUÇÃO

Os insetos sociais de forma geral, são agressivos contra invasores em suas colônias, devido a construção e manutenção de seus ninhos requerer elevados custos energético, os indivíduos apresentam display agressivo contra os potenciais invasores de seus ninhos (QUELLER; STRASSMANN, 2002). As vespas sociais não fogem deste padrão, enquanto algumas espécies apresentam ninhos sem envelope protetor, outras espécies constroem ninhos com invólucro protetor, a fim de aumentar sua defesa contra invasores (WENZEL, 1998).

As colônias de vespas sociais são frequentemente invadidas por inimigos naturais de sua prole e adultos. O ninho de uma vespa social é um ambiente rico em recursos para muitos inimigos naturais, que podem ser atraídos e causar altos custos para o desenvolvimento da colônia (CARPENTER; MARQUES, 2001; SOARES et al., 2006). Além dos parasitoides, larvas e pupas ainda são alvos de várias espécies de insetos predadores (formigas, dípteros) e pássaros (MAKINO, 1985; YAMANE, 1996; CLOUSE, 2001; MACIEL et al., 2016a).

O uso de redes complexas em pesquisas são uma ferramenta poderosa para avaliar a organização, dinâmica e estabilidade do ecossistema, tópicos que são centrais para a ecologia (MCCANN, 2000; MONTOYA et al., 2006; BASCOMPTE, 2009). A organização das interações interespecíficas em redes ecológicas inimigos-presas reflete principalmente na biologia e ecologia das espécies, além de processos coevolutivos. O grau de especialização dos predadores por seus recursos é tão determinado, que, mesmo predadores ditos como generalistas dentro de um grupo alvo, ou seja, com várias espécies como algo dentro de um gênero ou família por exemplo, podem ser extremamente especialistas pelo recurso procurado (THOMPSON, 1994; POULIN, 2007). Além disso, há uma grande variação na distribuição e intensidade de suas interações entre as possíveis espécies de presas (THOMPSON, 1994; POULIN, 2007) e estas variações geralmente relacionam-se com aspectos comportamentais, biológicos, ecológicos e/ou filogenéticos (LIMA JR et al., 2012; POULIN et al., 2013).

A informação sobre como cada espécie se comporta nas redes de interação é de elevada importância, pois contribui para a compreensão de como essas redes suportam alterações ambientais, como as extinções de hospedeiros, revelando, por exemplo, características sobre a robustez e a estabilidade das mesmas. A robustez avalia a probabilidade de ocorrência de uma cascata de extinções secundárias de inimigos naturais resultante da perda primária de espécies de hospedeiros/presas (DUNNE et al., 2002; PASCUAL; DUNNE, 2006). Alterações ambientais como a poluição, desmatamento, obras ou até mesmo a ornamentação de áreas verdes, podem ocasionar extinções locais de presas e influenciar de modo distinto a estrutura das comunidades de inimigos naturais.

Neste estudo abordou aspectos da organização das redes de interação entre inimigos naturais e vespas sociais afim de contribuir com uma nova abordagem para o grupo, além de registrar novas espécies de inimigos naturais associados a colônias de vespas sociais, até então desconhecidas.

3.2. MATERIAL E MÉTODOS

Coleta e identificação

As coletas de colônias de vespas sociais foram realizadas, aleatoriamente, entre 2016 e 2018 em fragmentos urbanos e de mata secundária nas cidades de Cataguases (MG), Congonhas (MG), Contagem (MG), Goianá (MG), Juiz de Fora (MG), Lima Duarte (MG) e Viçosa (MG), todas inseridas no bioma Floresta Atlântica. Todas as colônias foram vistoriadas, colocadas em recipientes de plástico cobertos por tecido de voil e mantidas em laboratório, os indivíduos adultos foram vistoriados, afim de coletar ectoparasitos e retirados antes do armazenamento.

Após seu abandono, os ninhos foram mantidos durante 30 dias em temperatura ambiente ($\pm 28^{\circ}\text{C}$), umidade relativa de 70% e monitorados diariamente. Após os 30 dias, foi verificado a emergência/presença de inimigos naturais e os recipientes foram abertos para uma nova vistoria. Foi considerado inimigo natural todo ser vivo presente no recipiente, sendo relacionado diretamente (se alimentado de ovos, larvas e pupas) ou indiretamente (ectoparasitos de adultos coletados com o ninho) à colônia.

Todos os indivíduos foram fixados em álcool 70% e depositados no Laboratório de Ecologia Comportamental e Bioacústica (LABEC) da Universidade Federal de Juiz de Fora. Os espécimes foram identificados utilizando as seguintes chaves de identificação: Richards (1978) e Carpenter e Marques (2001) para vespas sociais, Burks (1960), Boucek (1992) e Tedesco & Aguiar (2013) para vespas parasitoides, Brown (2010) para Phoridae, Cavalleri et al. (2013) e Pereira et al. (2016) para Thysanoptera e Arachnida.

Análise da rede de interações

A estrutura das comunidades foi acessada pela abordagem de redes complexas. Para comparar as redes de vespas-inimigos naturais utilizamos as seguintes métricas: conectância (C), assimetria da rede (W), aninhamento (NODF), especialização (H_2') e robustez (R) e grau médio (G) (BASCOMPTE et al., 2003, BASCOMPTE; JORDANO 2006, GUIMARÃES; GUIMARÃES 2006). Todas as métricas de redes utilizadas neste trabalho foram calculadas através do pacote “bipartite” (DORMANN et al. 2009) do software R (R CORE TEAM, 2017).

A conectância (C) foi calculada de acordo com Jordano (1987) e corresponde ao número de interações realizadas em relação ao número total de interações possíveis na rede. Os valores percentuais de C foram obtidos e multiplicados por 100, que pode ser interpretado como uma medida geral do nível de generalização da rede, sendo que quanto maior o seu valor, maior a confiabilidade dos dados quanto ao ambiente.

Assimetria da rede (W) indica a tendência da rede de interação. Valores negativos indicam mais espécies de inimigos naturais na rede, e valores positivos mais espécies de vespas sociais na rede, resultados iguais a zero acontecem em redes equilibradas, escalonados para -1 a 1 (BLÜTHGEN et al., 2007; V'AZQUEZ et al., 2007).

O aninhamento (NODF) (Almeida-Neto et al., 2008) em redes de interação reflete a tendência das espécies especialistas interagirem com generalistas, de modo que especialistas de um grupo interagem com generalistas do outro e vice-versa. Os valores iguais a 0 indicam padrão não-aninhado, podendo chegar até 100 indicando aninhamentos perfeitos. Dessa forma, em redes de estruturas aninhadas as espécies apresentam assimetria nas suas relações, sendo que as espécies generalistas formam um núcleo de interações conectado ao das especialistas (BASCOMPTE et al., 2003).

Especialização (H_2'), é caracterizada pelo grau de especialização entre duas partes em toda a rede, ou seja, quanto mais seletivas forem as espécies, maior o valor de H_2' para a rede: 0 (sem especialização) e 1 (especialização completa) (BLÜTHGEN et al., 2007).

A robustez (R), indica a fragilidade de uma rede ecológica, ou seja, o quanto essa rede é susceptível à distúrbios ambientais (MEMMOTT et al., 2004). O grau médio (G) ou número de links por espécie, foi obtido a partir da média aritmética da amplitude de interação de todas as espécies, sendo o grau médio (G), o número de interações em que cada espécie esteve envolvida (média da ausência/presença pela riqueza de espécies) (DUNNE, 2006).

3.3. RESULTADOS

Estrutura da Rede de Interação

Ao todo, 88 colônias de vespas sociais foram coletadas, sendo que 24 apresentaram algum inimigo natural. A riqueza de vespas sociais foi de 11 espécies pertencentes a dois gêneros de fundação independente e quatro espécies de três gêneros de fundação enxameante, vale destacar que maior presença de inimigos ocorreu em colônias de fundação independente. Quanto aos inimigos naturais, 34 ligações se dividiram entre as ordens Hymenoptera, Diptera, Thysanoptera, Erythraeidae (Arachnida), dentre os quais Hymenoptera foi o grupo com mais

espécies amostradas e com a maior abundância. Foram encontrados ainda alguns fungos da ordem Ophiocordycipitaceae (Tabela 3).

Os valores de conectância, assimetria da rede, aninhamento, especialização e robustez obtidos para rede estão apresentados na Tabela 4. Em geral resultados obtidos mostram que as interações entre inimigos naturais das vespas sociais tendem a ser assimétricas e apresentar baixa especialização. Para os dois lados da rede (vespas-inimigos) os dados obtidos indicam que a rede é robusta quanto a sua fragilidade a distúrbios de extinção. É importante ressaltar que nossa conectância (C) apresentou resultados confiáveis, de modo que os inimigos abundantes tendem a ser amostrados com maior frequência do que os indivíduos raros, o que possibilitou o registro de novas presas para sete espécies de inimigos encontrados no presente estudo (Tabela 3).

O grau médio (G) das espécies de vespas e inimigos naturais foram similares, onde as vespas apresentaram uma amplitude de 1 a 4 espécies de inimigos naturais, sendo o grau médio para a comunidade de vespas foi de 2,26. Somente 5 (33%) das espécies de vespas sociais interagiram mais do que a média, e 8 (53%) das espécies interagiram apenas com uma espécie inimigo. Por outro lado, a amplitude dos inimigos naturais variou de 1 a 6, sendo o grau médio para a comunidade de inimigos naturais foi de 2,42. Vale destacar que 5 (36%) espécies de inimigos interagiram acima da média, enquanto 9 (64%) espécies de inimigos interagiram apenas com uma espécie de vespa social (Tabela 4) (Figura 3).

Novas associações

Durante a coleta e vistoria das colônias e ninhos, foi possível registrar sete novos inimigos naturais para vespas sociais (Tabela 3).

Uma nova espécie do gênero *Polistes* foi registrado para *Elasmus polistis* Berks, 1971 (Hymenoptera: Eulophidae) como hospedeiro *Polistes simillimus* Zikán, 1951, também foi possível registrar pela primeira um novo gênero hospedeiro: *Mischocyttarus socialis* (Saussure, 1854).

Indivíduos de Entedoninae (Hymenoptera: Eulophidae) foram registrados emergindo de colônias de *Mischocyttarus rotundicolis* (Cameron, 1912), *P. simillimus* e *Polybia fastidiosuscula* (Saussure, 1854). Himenópteros da subfamília Eupelminae, foram registrados em colônia de *Polybia platycephala slyventris* (Richards, 1978).

Novos registros também foram realizados para *Megaselia scalaris* (Loew, 1866) (Diptera: Phoridae), sendo eles em dois gêneros: *Apoica pallens* (Fabricius, 1804) e *P. simillimus*, ainda nos Phoridae, *Melaloncha* sp foi registrada emergindo de colônias de vespas

de fundação independente: *Mischocyttarus drewseni* (Saussure, 1857), *Polistes ferreri* (Saussure, 1853) e *Polistes pacificus pacificus* (Fabricius, 1804).

Indivíduos adultos e ninfas de *Mirothrips arbiter* Cavalleri, Souza, Prezoto & Mound, 2013 (Thysanoptera: Phlaeothripidae) foram encontrados em colônia de *P. p. pacificus*. Ácaros do gênero *Leptus* Latreille, 1795 foram registrados parasitando indivíduos adultos de *Mischocyttarus cassununga* (von Ihering, 1903), *Polistes actaeon* (Haliday, 1836) e *Polistes satan* (Bequaert, 1940).

Tabela 3: Espécies de vespas sociais e os números de interações realizadas pelos inimigos naturais registrados em colônias de vespas sociais coletadas entre 2016 e 2018. Legenda: 1 – *Apoica pallens*, 2 – *Mischocyttarus araujoii*, 3 – *Mischocyttarus cassununga*, 4 – *Mischocyttarus drewseni*, 5 – *Mischocyttarus ihering*, 6 – *Mischocyttarus rotundicollis*, 7 – *Mischocyttarus socialis*, 8 – *Polistes actaeon*, 9 – *Polistes ferreri*, 10 – *Polistes pacificus pacificus*, 11 – *Polistes satan*, 12 – *Polistes simillimus*, 13 – *Polistes versicolor*, 14 – *Polybia fastidiosuscula*, 15 – *Polybia platycephala slyventris*. * – Novo registro.

Taxo/Espécies de inimigo	Espécies de Vespas Sociais/Abundância														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Arachnida															
<i>Leptus</i> sp	-	-	2*	-	-	-	-	1*	-	-	1*	-	-	-	-
Thysanoptera															
<i>Mirothrips arbiter</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1*	-	-	-	-	-
Fungi															
<i>Ophiocordyceps humbertii</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Diptera															
Phoridae – <i>Megaselia scalaris</i>	1*	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	2*	-	1	1
Phoridae – <i>Melaloncha</i> sp	-	-	-	1*	-	-	-	-	1*	1*	-	-	-	-	-
Hymenoptera															
Braconidae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
Microgastrinae sp	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
Chalcididae – <i>Brachymeria</i> sp	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
Eulophidae – Entedoninae sp	-	-	-	-	-	1*	-	-	-	-	-	1*	-	1*	-
Eulophidae – <i>Elasmus polistis</i>	-	-	-	-	-	-	2*	-	-	-	-	2*	1	-	-
Eupelmidae – Eupelminae sp	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1*
Ichneumonidae	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Toechorychus</i> sp 1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
Ichneumonidae	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Toechorychus</i> sp 2	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-
Ichneumonidae	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
<i>Toechorychus</i> sp 3	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
Ichneumonidae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
<i>Toechorychus</i> sp 4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-

Tabela 4: Métricas de redes de interações de vespas sociais e inimigos naturais associados a colônias, coletadas entre 2016 e 2018

Análises de rede	Inimigos	Vespas
Riqueza	14	15
Robustez (R)	0.60	0.61
Grau médio (G)	2.42	2.26
Conectância (C)	0.13	
Assimetria da rede (W)	0.03	
Especialização (H2')	0.24	
Aninhamento (NODF)	13.32	

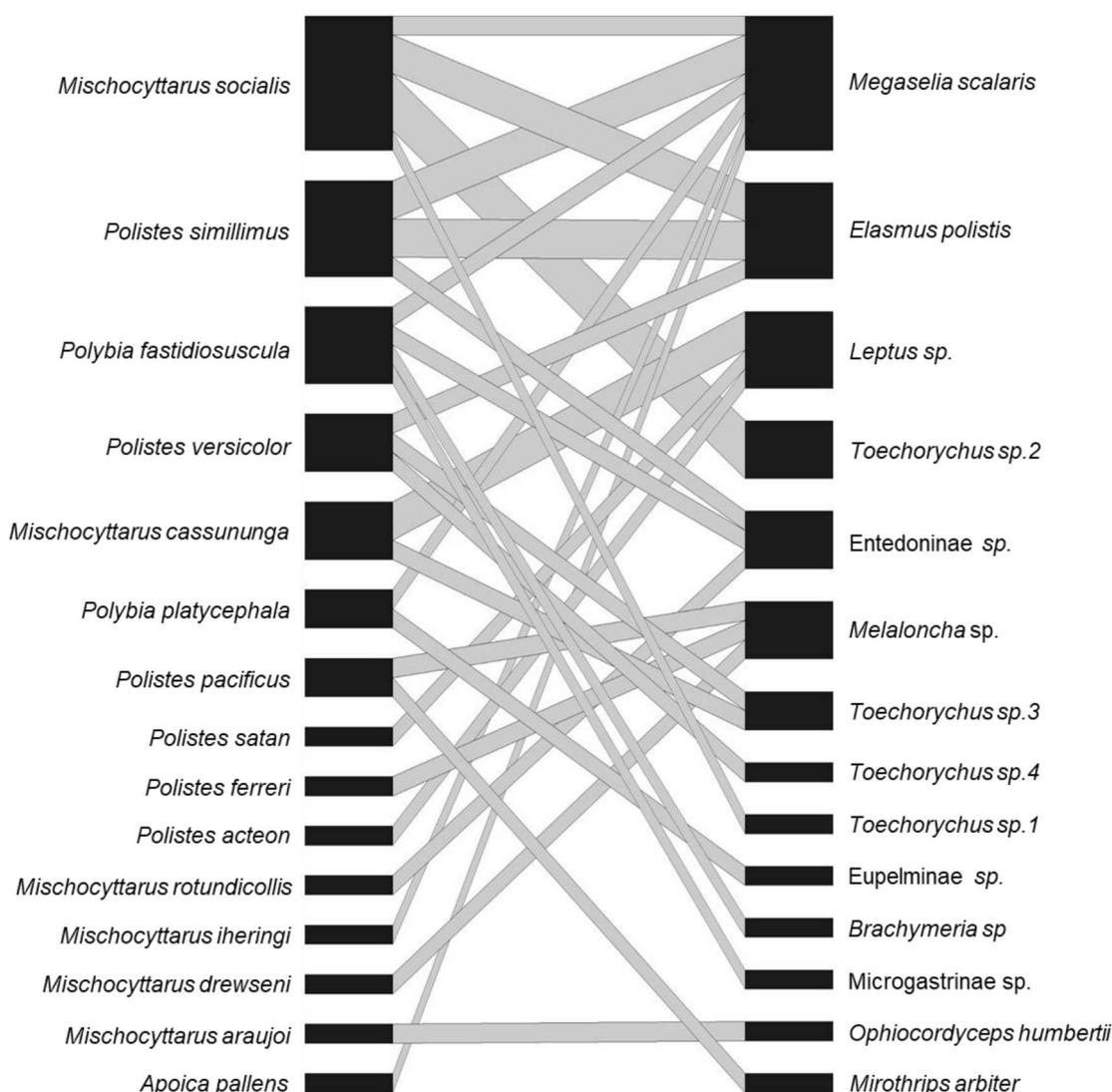


Figura 3: Rede de interação antagonista entre vespas sociais e inimigos naturais. Colunas da esquerda representa as vespas sociais e colunas da direita os inimigos naturais. O tamanho de cada retângulo é proporcional ao número de registros para cada espécie, e os links representam o número de interações realizadas entre os pares de espécies.

3.4. DISCUSSÃO

Estrutura da Rede de Interação

A maior presença de inimigos naturais em colônias de fundação independente é justificada pelo fato de que essas colônias são mais suscetíveis a ação dos parasitóides, as colônias são iniciadas por uma (solitária) ou poucas (cooperativas) fundadoras (TORRES et al., 2012; CASTRO et al., 2014), que realizam atividades dentro e fora do ninho, deixando às vezes a cria desprotegidas, além de não possuem envelope protetor; as vespas de fundação enxameante, por sua vez, além de apresentar esse envelope protetor, deixando as crias menos expostas, apresentam também comportamento de enxame onde alguns adultos permaneçam no ninho fazendo a manutenção e proteção impedindo a invasão de possíveis inimigos, enquanto outras estão fora (por exemplo, forrageamento) (STRASSMANN, 1981; CLOUSE, 1997; 2001).

Nossos resultados sugerem que os padrões de interação entre inimigos naturais associados a colônias e seus hospedeiros são assimétricos, ou seja, inimigos especializados tendem a atacar colônias de vespas sociais mais abundantes, enquanto espécies de vespas sociais de baixa abundância tendem a ser atacadas por inimigos generalistas. Esses dados corroboram os resultados apresentados em redes mutualistas de plantas e animais, no qual espécies de plantas pouco abundantes são polinizadas por polinizadores generalistas (BASCOMPTE et al., 2003; VÁZQUEZ; AIZEN 2003; VÁZQUEZ et al., 2005).

A evidência de que os padrões de interação entre inimigos naturais e as vespas sociais são assimétricos sugere que a baixa especialização assimétrica pode ser uma característica geral das interações entre espécies. Além disso, nossos resultados são consistentes com a hipótese de que esse padrão de interação é uma consequência do fato de que espécies abundantes tendem a ter mais ligações do que espécies raras. Assim, a estrutura observada na presente rede de interação poderia ser um efeito natural da distribuição de abundância das espécies do local, ou seja, podemos esperar resultados similares em outras áreas estudadas utilizando a mesma abordagem.

As relações entre as possíveis interações e as efetivamente estabelecidas entre vespas sociais e seus inimigos naturais em nosso estudo corroboram os dados da literatura (VÁZQUEZ et al., 2005; BASCOMPTE; JORDANO, 2007), que demonstram que, apesar do que é matematicamente esperado, apenas uma pequena parcela das possíveis interações é realmente observada.

A robustez de uma rede representa o quanto estável a fauna estudada está a eventos de extinções de seus recursos alimentares (DUNNE et al., 2002; PASCUAL; DUNNE 2006).

Existe uma ligação entre conectância e tamanho da rede e vários estudos discutem a relação direta entre conectância e robustez (DUNNE; et al 2002; ESTRADA; BODIN, 2008) sugerindo que uma comunidade conectada tende a ser mais robusta, visto que esta conectividade implica nas espécies se conectarem a diversos hospedeiros, diminuindo a dependência de um específico e aumentando a chance de evitar extinções. Nossos dados apresentaram espécies de vespas sociais conhecidas na literatura por habitarem ambientes antrópicos e naturais (BARBOSA et al., 2016b; MACIEL et al., 2016b), ou seja, uma alta adaptação a mudanças no ambiente, sendo assim, hospedeiros valiosos para estabilidade da rede.

Novas associações

Há poucos relatos de inimigos naturais associados a colônias de vespas sociais e essa falta de informação se deve principalmente à grande dificuldade em detectar sintomas de parasitismo em colônias desses insetos (WEST-EBERHARD, 1969; CAVALLERI et al., 2013; ALVARENGA et al., 2015; SOMAVILLA et al., 2015).

Elasmus polistis já é bem documentada na literatura sendo parasitoide do gênero *Polistes* (STRASSMANN, 1981; DORFEY; KOHLER, 2000; ALVARENGA et al., 2015; SOMAVILLA et al., 2015), entretanto, no presente estudo registramos indivíduos emergindo de colônias de *M. socialis*, parasitismo até então não registrado na literatura. É provável que devido à proximidade dos taxos (embora não seja grupo-irmão, PIEKARSKI et al., 2018) e ao comportamento similar os parasitóides tenham realizado um "spillback", ou seja, trocado/confundido seu hospedeiro original.

Novos gêneros hospedeiros também foram encontrados para *M. scalaris*, díptero que possui hábito alimentar detritívoro e pode atuar como parasitoide facultativo de imaturos de seus hospedeiros (DISNEY; BERGHOF, 2005), bem documentado para o gênero *Mischocyttarus* (GIANNOTTI 1998; SOARES et al., 2006; TOGNI, 2014; SOMAVILLA et al., 2015). Os novos registros, junto com dados da literatura, sugerem que a espécie apresenta facilidade em atacar ninhos abertos, ou seja, sem envelope protetor, como apresentados nas espécies de *Polistes* e de *Apoica*. O segundo Phoridae (*Melaloncha* sp) encontrado no estudo, é conhecido por ser parasitóides de abelhas sociais *Apis* spp e *Bombus* spp da Tribo Meliponini (RONNA, 1937; RÁMIREZ, 1984; LUCÍA et al., 2013; URIBE-CELIS et al., 2015), o único registro dessa espécie para vespas sociais foi por Lutz & Brown (2013), no qual registral novo hospedeiro a espécie *Polybia scutellaris* (White, 1841). Apesar do registro anteriormente citado ser pontualmente, junto de nossos registros, contribuímos para a hipótese de que esse gênero de

Phoridae é um parasitoide mais generalista do que se pensavam, podendo parasitar uma gama maior de hospedeiros.

Uma nova espécie hospedeira para *M. arbiter*, um inimigo natural pouco conhecido para as vespas sociais (CAVALLERI et al., 2013), foi registrado até o momento para *M. cassununga*, *M. socialis* e *P. versicolor*. Pouco se sabe da biologia e comportamento desse animal dentro de colônias de vespas sociais, mas acredita-se que devem se utilizar de máscaras químicas para passar despercebidos pelos adultos que fazem a limpeza e manutenção das colônias.

Ácaros do gênero *Leptus* Latreille, 1795 são ectoparasitos de outros grupos de insetos como Coleoptera, Orthoptera, Lepidoptera e Diptera (HAITLINGER, 1987; MAYORAL; BARRANCO, 2011; PINTO et al., 2014), embora que para Hymenoptera já exista registro para uma espécie solitária de vespas (PEREIRA et al., 2016), a nova associação de ácaros *Leptus* sp com vespas sociais aqui relatada, amplia a lista de hospedeiros conhecida para este ectoparasito. Esses parasitismos podem ter iniciado durante o forrageio da vespa social por recursos, momento no qual os ácaros se agarraram à vespas, e com um processo similar realizados pelos ectoparasitos do gênero *Xenos* (Strepsiptera: Stylopidae) ficam ocultos/discretos no corpo das vespas (OLIVEIRA; KONGAN, 1962; KUDO et al., 2010), evitado ser removido durante o grooming entre os indivíduos da colônia.

Indivíduos de Entedoninae (Hymenoptera: Eulophidae) foram registrados emergindo de colônias de vespas sociais, grupo pouco estudado na América tropical, especialmente no Brasil (GAUTHIER et al., 2000; GUMOVSKY; BOUCEK, 2003). Abrigando vespas parasitoides gregárias (endo e ectoparasitas), e são conhecidos por atacar ovos, larvas e pupas em alguns casos adultos, grupo ainda contém uma pequena porção de filófagos e de hyperparasitoides (LASALLE et al., 1994). Seus hospedeiros himenópteros são registados como formigas de diversos gêneros (KERRICH., 1973; SCHAUFF; BOUČEK, 1987; GUMOVSKY; BOUČEK, 2005; RETTENMEYER et al., 2011; HANSSON et al., 2011).

Diferente da subfamília registrada citada anteriormente, Eupelminae (Hymenoptera: Eupelmidae), possui registros para vespas sociais do gênero *Polistes*, entretanto para espécies na regiões afrotropicais e europeia (BENADÉ et al., 2014), até onde sabemos é o primeiro registro para vespas sociais neotropicais.

Os resultados deste estudo auxiliam na compreensão das características e dos padrões de organização da rede de inimigos associados a colônias de vespas sociais. Entender o papel das espécies nas redes é essencial, especialmente em ambientes antropizados, pois os impactos humanos podem reduzir as populações de hospedeiros/presas e levar às extinções locais com implicações nas comunidades de inimigos. Além disso, os registros de novas associações

apresentadas demonstram uma falta de estudos acerca do assunto, sendo assim, esse trabalho contribui significativamente para o conhecimento das vespas e seus inimigos naturais associados a colônias.

4. NINHOS DE VESPAS SOCIAIS: ESTRUTURA DE REDE E SUA IMPORTÂNCIA PARA OS INQUILINOS

RESUMO

Os ninhos abandonados de vespas sociais, dependendo do local onde foram construídos, podem permanecer em bom estado de conservação após o abandono, podendo assim ser reutilizados, com adaptações, pelas gerações seguintes da mesma espécie, do mesmo grupo ou até por outros artrópodes inquilinos. A teoria das redes tem ajudado na compreensão da estrutura das comunidades revelando algumas propriedades desses sistemas, a fim de entender a função dos ninhos das vespas sociais durante sua atividade e também depois de abandonados, o presente estudo teve por objetivo registrar as espécies que utilizam os ninhos assim como os aspectos da organização da rede de interação entre inquilinos e vespas sociais. Foram coletadas colônias ativas e abandonadas, aleatoriamente, entre 2016 e 2018 em fragmentos urbanos e de mata secundária de sete cidades do Brasil. Todas as colônias foram vistoriadas, armazenadas em recipientes plásticos cobertos por tecido de voil e mantidas em laboratório. Após os 30 dias, foi verificada a emergência/presença de artrópodes e os recipientes foram abertos para uma nova vistoria. Para avaliar as redes de vespas-inquilinos foram utilizadas as seguintes métricas: conectância (C), assimetria da rede (W), aninhamento (NODF), especialização (H_2') e robustez (R) e grau médio (G). Ao todo, 88 colônias de vespas sociais foram coletadas, das quais 49 apresentaram algum inquilino associado, sendo 15 em colônias ativas e 34 em abandonadas. Dezenove espécies de vespas sociais e 31 espécies de inquilinos foram encontradas. Nas métricas de redes, os resultados obtidos mostram que as interações tendem a ser assimétricas, para mais inquilinos e apresentar baixa especialização e resultados robustos. O maior registro de associações de artrópodes ocorreu em colônias abandonadas, o que está relacionado aos hábitos e comportamentos das espécies registradas. O grupo dos Hymenoptera e Arachnida registrados, claramente demonstra a utilização dos ninhos como abrigos. A ordem Psocoptera foi o grupo que mais se associou aos ninhos das vespas sociais, independente da estratégia de nidificação ou da atividade dos ninhos das espécies de vespas registradas. Numa visão ecológica, podemos destacar como vantagens na reutilização de ninhos para esses inquilinos, a diminuição dos custos energéticos na procura por locais ideais e na construção de seus próprios ninhos.

Palavras-chave: Coexistência interespecífica, coabitantes, comportamento animal, inquilinismo, Polistinae,

ABSTRACT

Abandoned nests of social wasps, depending on where they were built, can remain in good condition after abandonment, and can be reused with adaptations by subsequent generations of the same species, the same group or even by other arthropods. The network theory has helped in understanding the structure of the communities revealing some properties of these systems, in order to understand the nests function of the social wasps during their activity and also after abandoned, the present study aimed to register the species that use the nests as well as organizational aspects of the interaction network between inquilines and social wasps. Active and abandoned colonies were collected randomly between 2016 and 2018 in urban fragments and secondary forest samples from seven Brazilian cities. All the colonies were inspected, stored in plastic containers covered by voil fabric and kept in the laboratory. After 30 days, the emergence/presence arthropod was verified and the containers were opened for a new survey. In order to evaluate the wasps-tenant networks, the following metrics were used: connectivity (C), network asymmetry (W), nesting (NODF), specialization (H2') and robustness (R) and medium degree (G). In all, 88 colonies of social wasps were collected, of which 49 had some associated inquilines, 15 in active colonies and 34 in abandoned colonies. Nineteen species of social wasps and 31 species of inquilines were found. In the network metrics, the results obtained show that the interactions tend to be asymmetric, for more inquilines and present low specialization and robust results. The largest register of arthropod associations occurred in abandoned colonies, which is related to the habits and behaviors of the registered species. The recorded Hymenoptera and Arachnida group clearly demonstrates the use of nests as shelters. The order Psocoptera was the group that was most associated to the nests of the social wasps, independently of the nesting strategy or the activity of the nests of the recorded wasp species. In an ecological view, we can highlight the advantages in the re-use of nests for these inquilines, the reduction of energy costs in the search for ideal locations and in the construction of their own nests.

Key-words: animal behavior, cohabitants, Interspecific coexistence, Polistinae, inquilines.

4.1. INTRODUÇÃO

A reutilização de ninhos de vespas sociais é pouco conhecida e documentada (PREZOTO; NASCIMENTO, 1999; PREZOTO et al., 2002). Os ninhos abandonados de vespas, dependendo dos locais onde foram construídos, podem permanecer em bom estado de conservação após o abandono, podendo assim ser reutilizados, com adaptações, pelas gerações seguintes da mesma espécie, do mesmo grupo ou até por outros artrópodes inquilinos (COWAN, 1991).

Podemos dividir os inquilinos em duas categorias: temporários, aqueles que utilizam os ninhos por um curto período de tempo, seja apenas como abrigo para passar noite, como coleópteros, hemípteros e algumas aranhas, ou para depositar suas crias onde irão se desenvolver até a fase adulta, como alguns himenópteros com hábitos de nidificação em cavidades (KISTNER, 1979; COWAN, 1991). Já os inquilinos permanentes, são aqueles que possuem colônias perenes ou artrópodes que vivem em tocas, como é o caso de algumas espécies abelhas e vespas que reutilizam ninhos de outras espécies de vespas sociais enxameantes para obter maior proteção de suas colônias, já que esses ninhos apresentam invólucro protetor (PINTO, 2005; PREZOTO; NASCIMENTO, 1999; PREZOTO et al., 2002; BARBOSA, 2015).

A teoria das redes tem ajudado na compreensão da estrutura das comunidades revelando algumas propriedades desses sistemas, entretanto estudos com rede de interação com vespas sociais ainda são escassos na literatura, sendo somente estudadas as interações entre plantas e vespas visitantes florais (SANTOS et al., 2006; SANTOS et al., 2010; CLEMENTE et al., 2012), até onde sabemos, estudos de rede de interação para outras relações ecológicas ainda não foram publicados. A fim de entender a função dos ninhos das vespas sociais durante sua atividade e também depois de abandonados, o presente estudo teve por objetivo registrar as espécies que utilizam os ninhos assim como os aspectos da organização da rede de interação entre inquilinos e vespas sociais.

4.2. MATERIAL E MÉTODOS

Coleta e identificação

As coletas de ninhos ativos e abandonados de vespas sociais foram realizadas, aleatoriamente, entre 2016 e 2018 em fragmentos urbanos e de mata secundária nas cidades de Cataguases (MG), Congonhas (MG), Contagem (MG), Goianá (MG), Juiz de Fora (MG), Lima Duarte (MG) e Viçosa (MG), todas inseridas no bioma Floresta Atlântica. Todos os ninhos foram vistoriados, colocados em recipientes de plástico cobertos por tecido de voil e mantidos

em laboratório. Com o objetivo de deixar o texto mais claro, neste estudo as colônias foram chamadas de ninhos ativos já que os artrópodes registrados não estavam associados à colônia em si e sim à estrutura física do ninho.

Os ninhos foram mantidos durante 30 dias em temperatura ambiente ($\pm 28^{\circ}\text{C}$), umidade relativa de 70% e monitorados diariamente. Após os 30 dias, foi verificada a emergência/presença de artrópodes e os recipientes foram abertos para uma nova vistoria. Foi considerado inquilino todo artrópode presente no recipiente.

Todos os indivíduos foram fixados em álcool 70% e depositados no Laboratório de Ecologia Comportamental e Bioacústica (LABEC) da Universidade Federal de Juiz de Fora. Os espécimes foram identificados da seguinte forma: chaves de Richards (1978) e Carpenter e Marques (2001) para vespas sociais; os demais himenópteros foram identificados pelo Dr. Carlos Eduardo Sarmiento Monroy da Universidad Nacional de Colombia; já as ordens Collembola e Psocoptera foram identificadas pelo Dr. Nikolas Gioia Cipola do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Os demais artrópodes foram identificados utilizando as chaves de Brescovit et al. (2007) e Rafael et al. (2012).

Análise da rede de interação

A estrutura das comunidades foi acessada pela abordagem de redes complexas. Para comparar as redes de vespas-inquilinos utilizamos as seguintes métricas: conectância (C), assimetria da rede (W), aninhamento (NODF), especialização ($H2'$) e robustez (R) e grau médio (G) (BASCOMPTE et al., 2003, BASCOMPTE; JORDANO, 2006; GUIMARÃES; GUIMARÃES, 2006). Todas as métricas de redes utilizadas neste trabalho foram calculadas através do pacote “bipartite” (DORMANN et al., 2009) do software R (R CORE TEAM, 2017).

A conectância (C) foi calculada de acordo com Jordano (1987) e corresponde ao número de interações realizadas em relação ao número total de interações possíveis na rede. Os valores percentuais de C foram obtidos e multiplicados por 100, que pode ser interpretado como uma medida geral do nível de generalização da rede, sendo que quanto maior o seu valor, maior a confiabilidade dos dados quanto ao ambiente.

Assimetria da rede (W) indica a tendência da rede de interação. Valores negativos indicam mais espécies de inquilinos na rede, e valores positivos mais espécies de vespas sociais na rede, resultados iguais a zero acontecem em redes equilibradas, escalonados para -1 a 1 (BLÜTHGEN et al., 2007; V'AZQUEZ et al., 2007).

O aninhamento (NODF) (ALMEIDA-NETO et al., 2008) em redes de interação reflete a tendência das espécies especialistas interagirem com generalistas, de modo que especialistas

de um grupo interagem com generalistas do outro e vice-versa. Os valores iguais a 0 indicam padrão não-aninhado, podendo chegar até 100 indicando aninhamentos perfeitos. Dessa forma, em redes de estruturas aninhadas as espécies apresentam assimetria nas suas relações, sendo que as espécies generalistas formam um núcleo de interações conectado ao das especialistas (BASCOMPTE et al., 2003).

Especialização ($H2'$), é caracterizada pelo grau de especialização entre duas partes em toda a rede, ou seja, quanto mais seletivas forem as espécies, maior o valor de $H2'$ para a rede: 0 (sem especialização) e 1 (especialização completa) (BLÜTHGEN et al., 2006).

A robustez (R), indica a fragilidade de uma rede ecológica, ou seja, o quanto essa rede é susceptível à distúrbios ambientais (MEMMOTT et al., 2004). O grau médio (G) ou número de links por espécie, foi obtido a partir da média aritmética da amplitude de interação de todas as espécies, sendo o grau médio (G), o número de interações em que cada espécie esteve envolvida (média da ausência/presença pela riqueza de espécies) (DUNNE, 2006).

4.3. RESULTADOS

Ao todo, 88 ninhos ativos ($n=44$) e abandonados ($n=44$) de vespas sociais foram coletados, dos quais 49 apresentaram algum inquilino associado, sendo 15 em ninhos ativos e 34 em abandonados. A riqueza de vespas sociais foi de 19 espécies pertencentes a seis gêneros. Quanto aos artrópodes associados, foi possível registrar indivíduos de 31 espécies divididas nas ordens Arachnida, Coleoptera, Collembola, Diptera, Hemiptera, Hymenoptera e Psocoptera (Tabela 5). A partir dos hábitos e comportamentos dos inquilinos encontrados, foi possível determinar qual tipo de inquilino ele é (permanente ou temporário) (Tabela 5) e o maior número de registros foi de inquilinos temporários o que fez com que as maiores associações ocorressem em ninhos abandonados.

Já nos ninhos ativos foram registrados na sua maioria espécies pequenas como Acari sp, Liposcelididae (Psocoptera), Entomobryidae (Collembola) e Coleoptera, vale destacar que a presença dos dois dípteros registrados em ninhos ativos, foram devido que para a espécie *Pseudogaurax* sp o ninho estava na fase de declínio com os adultos apresentando comportamento de agregação de inverno e Stratiomyidae sp estava em uma colônia que foi coletada após alguns dias de sofrer uma aplicação de veneno contra insetos, tendo as ovos, larvas e pupas mortas servindo de recurso alimentar para o díptero de habito alimentar necrófago.

Os valores de conectância, assimetria, aninhamento, especialização e robustez obtidos para a rede estão apresentados na Tabela 6. Em geral os resultados obtidos mostram que as

interações entre vespas sociais e inquilinos tendem a ser assimétricas, para mais inquilinos e apresentar baixa especialização. Para os dois lados da rede (vespas-artrópodes associados) os dados obtidos indicam que a rede é robusta quanto a sua fragilidade à distúrbios de extinção. É importante ressaltar que nossa conectância (C) apresentou resultados confiáveis (Tabela 5).

O número de interações das espécies de vespas sociais e inquilinos foi distinto, onde as vespas sociais apresentaram uma amplitude de 1 a 8 espécies associadas, sendo que o grau médio (G) para a comunidade de vespas foi de 3,68. Somente cinco (26%) das espécies de vespas sociais interagiram mais do que a média, e sete (42%) das espécies interagiram apenas com uma espécie de artrópode associado. Por outro lado, a amplitude dos artrópodes variou de 1 a 11, sendo que o grau médio (G) para a artrópodes associados foi de 2,25. Vale destacar que apenas três (9,5%) espécies de artrópodes interagiram acima da média, enquanto 24 (77%) espécies de artrópode associado interagiram apenas com uma espécie de vespa social (Figura 4).

Tabela 5: Espécies de artrópodes encontrados em colônias e ninhos de vespas sociais e os números de registros coletadas entre 2016 e 2018. Legenda: AT – Ninho ativo; AB – Ninho abandonado; TEMP – Temporário; PERM – Permanente; 1 – *Agelaia vicina*, 2 – *Apoica pallens*, 3 – *M. cassununga*, 4 – *M. drewseni*, 5 – *M. ihering*, 6 – *M. socialis*, 7 – *Polistes ferreri*, 8 – *Polistes pacificus pacificus*, 9 – *P. simillimus*, 10 – *Polistes* sp1, 11 – *Polistes* sp2, 12 – *Polistes* sp3, 13 – *Polistes* sp4, 14 – *P. versicolor*, 15 – *Polybia bistriata*, 16 – *P. fastidiosuscula*, 17 – *P. platycephala slyventris*, 18 – *P. scutellaris*, 19 – *Protopobybia exigua*.

Taxo/Espécies de artrópode	Código	Tipo	Espécies de Vespas Sociais/Abundância																		
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Diptera																					
Chloropidae																					
<i>Pseudogaurax</i> sp	AT	TEMP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Stratiomyidae																					
<i>Hermetia illucens</i>	AB	TEMP	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Stratiomyidae sp	AT	TEMP	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Arachnida																					
Acari sp 1	AT	PERM	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Arachnida sp 1	AB	PERM	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Arachnida sp 2	AB	PERM	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Salticidae	AB	PERM	0	0	2	0	1	0	0	0	4	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0
Salticidae																					
<i>Myrmarachne</i> sp	AB	TEMP	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Scytodidae	AB	PERM	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Theridiidae																					
<i>Nesticodes rufipes</i>	AB	PERM	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Collembola																					
<i>Seira</i> sp	AT/AB	PERM	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Psocoptera																					
Liposcelididae	AT/AB	PERM	0	0	0	2	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	3	0	1
Coleoptera																					
Coleoptera sp 1	AT	TEMP	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Coleoptera sp 2	AB	TEMP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Coleoptera sp 3	AB	TEMP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Curculionidae	AB	TEMP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Latridiidae																					
<i>Eufallia seminiveus</i>	AB	TEMP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Scolytidae																					
<i>Xyleborus</i> sp	AT	TEMP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Hemiptera																					
Hemiptera sp	AB	TEMP	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pentatomidae	AB	TEMP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Pseudoparomius slateri</i>	AB	TEMP	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hymenoptera																					
Apidae																					
<i>Partamona helleri</i>	AB	PERM	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Chrysididae sp1	AB	TEMP	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Chrysididae sp2	AB	TEMP	0	0	6	0	1	0	0	0	2	0	1	1	0	0	0	0	2	0	0
Crabronidae	AB	TEMP	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Formicidae sp1	AB	TEMP	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Formicidae sp2 (Male)	AB	TEMP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Formicidae																					
<i>Camponotus crassus</i>	AB	PERM	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Vespidae																					
<i>M. cassununga</i>	AB	PERM	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
Vespidae																					
<i>M. socialis</i>	AB	PERM	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
Vespidae																					
<i>Polistes versicolor</i>	AB	PERM	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0

Tabela 6: Métricas da rede de interações artrópodes associados a colônias e ninhos de vespas sociais registradas em coletas entre 2016 a 2018.

Análises de rede	Inquilinos	Vespas
Riqueza	31	19
Robustez (R)	0.67	0.56
Grau médio (G)	2.25	3.68
Conectância (C)	0.10	
Assimetria da rede (W)	-0.24	
Especialização (H2')	0.26	
Aninhamento (NODF)	10.35	

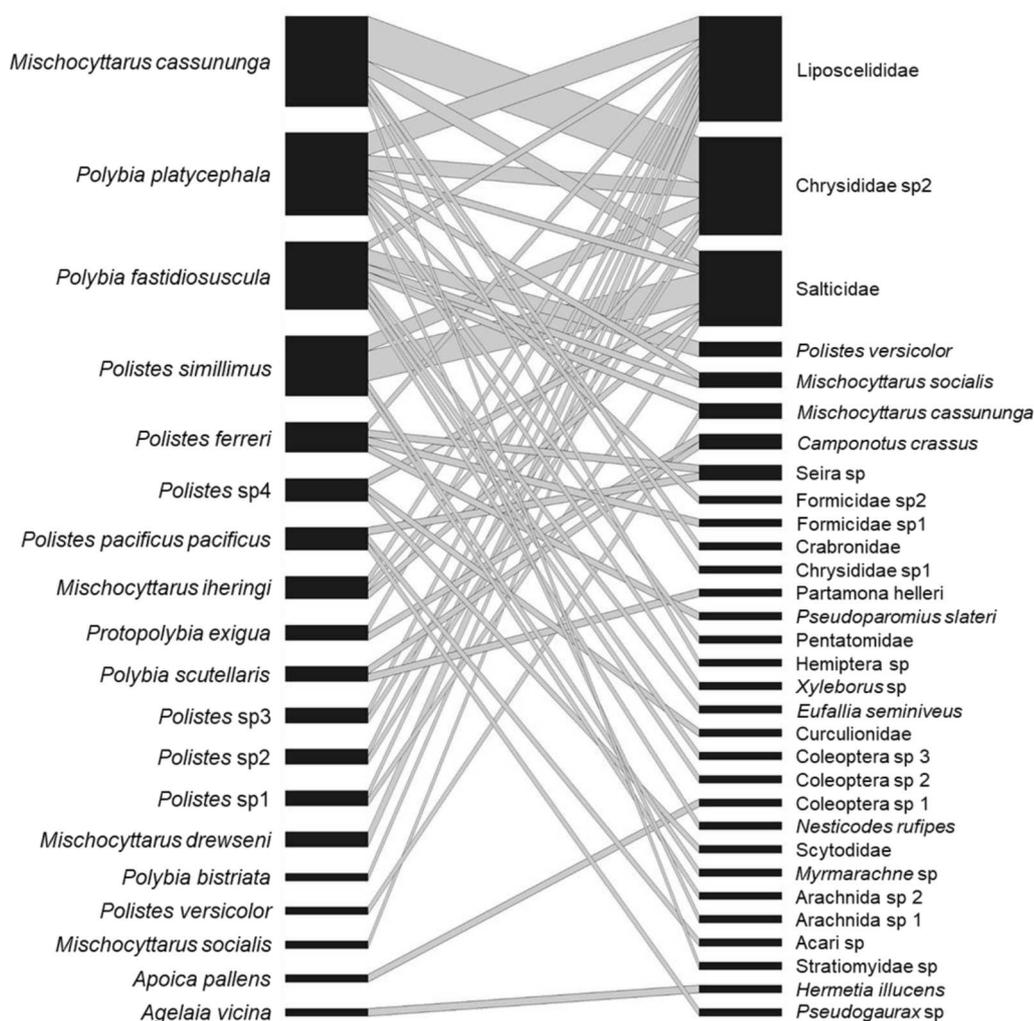


Figura 4: Rede de interação artrópodes associados a ninhos ativos e abandonados de vespas sociais registrados em coletas entre 2016 a 2018. Colunas da esquerda representa as vespas sociais e colunas da direita os inquilinos. O tamanho de cada retângulo é proporcional ao número de registros para cada espécie, e os links representam o número de interações realizadas entre os pares de espécies.

4.4. DISCUSSÃO

O maior registro de associações de artrópodes ocorreu em ninhos abandonados, esse fato está intimamente ligado aos hábitos e comportamentos das espécies registradas, ou seja, a presença desses artrópodes não estava ligada ao seu estilo de vida, mas sim por uma necessidade momentânea, no caso na sua maioria foi pelo abrigo fornecido pelos ninhos.

No grupo dos Hymenoptera registrados claramente vimos a utilização dos ninhos como abrigos. Chrysididae e Crabronidae, que naturalmente fazem ninhos em cavidades (RAFAEL et al., 2012), reutilizaram as células dos ninhos das vespas para obter abrigo temporário; já Apidae, Formicidae e Vespidae utilizaram toda a estrutura dos ninhos como suporte permanente de suas colônias. Essa estratégia é um comportamento oportunístico pouco documentado na literatura, podendo até ocorrer uma adaptação do ninho original para a colonização dos novos inquilinos (PREZOTO et al., 2002; PINTO, 2005; DE SOUZA et al., 2012).

O grupo Arachnida foi, na sua maior parte, representado por aranhas errantes, ou seja, aranhas noturnas, que não tecem teia, e que comumente abrigam-se sob a vegetação e no solo de áreas florestadas e antropizadas (UETZ et al., 1999). O registro dessas aranhas no presente estudo juntamente com os registros de Apidae, Formicidae e Vespidae explicita que a arquitetura dos ninhos de vespas sociais, o material de construção utilizado, além do local de nidificação, pode indicar um abrigo seguro e de longo prazo, não só para as gerações futuras, mas também para outros artrópodes.

A ordem Psocoptera foi o grupo que mais se associou aos ninhos das vespas sociais, independente da estratégia de nidificação ou da atividade dos ninhos das espécies de vespas registradas. Esses insetos assim como Collembola e Acari sp também registrados em ninhos ativos, se alimentam de material vegetal (RAFAEL et al., 2012) que é essencialmente o material utilizado para construção dos ninhos. Entretanto, não foi possível entender como esses insetos não são identificados e removidos pelas vespas quando presentes nos ninhos ativos. Vale destacar que a literatura não traz registros de outros artrópodes vivendo em ninhos ativos em uma relação neutra, os relatos sempre abordam ninhos abandonados sendo reutilizados (PREZOTO et al., 2002; PINTO, 2005; DE SOUZA et al., 2012) ou de indivíduos em colônias como predadores (CAVALLERI et al., 2013).

Nossos resultados mostram que os padrões de interação entre artrópodes e ninhos de vespas sociais são assimétricos e não especializados, ou seja, a rede de interação é formada aleatoriamente e oportunisticamente já que os ninhos de vespas sociais são abrigos temporários ou permanentes, e não fundamentais para o ciclo de vida dos artrópodes encontrados, ao contrário do que é observado em redes antagonistas e mutualistas, onde esses padrões são bem

observados (BASCOMPTE et al., 2003; VÁZQUEZ; AIZEN, 2003; VÁZQUEZ et al., 2005; BELLAY et al., 2015a; 2015b).

Apesar dessas associações serem formadas de forma aleatória e oportunística, as relações entre as possíveis interações e as efetivamente estabelecidas entre artrópodes e ninhos corroboram os dados da literatura. Vázquez et al., (2005) e Bascompte & Jordano (2007) demonstraram que, apesar do que é matematicamente esperado, apenas uma pequena parcela das possíveis interações é realmente observada, ou seja, pelos dados apresentados se esperava um maior número de espécies associadas, entretanto na prática uma pequena parte é registrada.

O conceito de robustez de uma rede, é o quão estável a fauna registrada está à mercê de extinções de seus recursos, sejam eles uma planta, um hospedeiro ou um recurso alimentar (DUNNE et al., 2002; PASCUAL; DUNNE, 2006). No nosso estudo, já era esperado que os dados mostrassem uma rede robusta, já que as associações registradas são oportunísticas e não influenciam no ciclo de vida dos artrópodes associados, ou seja, caso as vespas sejam extintas, os artrópodes associados não sofrerão impacto na sua população e vice e versa.

Numa visão ecológica, podemos destacar como vantagens na reutilização de ninhos para esses inquilinos, a diminuição dos custos energéticos na procura por locais ideais e na construção de seus próprios ninhos. Tendo em vista que cada espécie registrada desempenha um papel fundamental no equilíbrio dos ecossistemas e que o ambiente natural vem sofrendo sérias ameaças, podemos dizer, como base nos dados desse trabalho que, além do seu reconhecido papel ecológico, as vespas sociais podem ser apontadas indiretamente como importantes mantenedoras de uma gama de outras espécies, de forma que seus ninhos sirvam de abrigo e/ou auxiliam no processo de reprodução.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os estudos sobre ecologia comportamental e de interações envolvendo as vespas sociais e suas colônias propostas pela presente tese revelam novas descobertas sobre o comportamento de nidificação, seus inimigos naturais e a existência de inquilinismo em vespas sociais.

As vespas sociais escolhem as plantas com as características ideais para o sucesso das colônias, em especial nidificam mais em espécimes exóticas devido à baixa presença de artrópodes nas plantas, seja ele herbívoros que diminuem a área foliar da planta ou dos predadores de herbívoros que casualmente podem preda as coloniais de vespas, portanto, as vantagens que as plantas invasoras têm no ambiente, que são baixa visitação herbívoros, são as vantagens que as vespas procuram. Dessa forma, as em locais de perturbados pelo homem, as espécies de plantas exóticas estão desempenhando um papel importante no sucesso das vespas sociais, pois indiretamente diminuem predação das colônias.

A estrutura da rede de interseção entre inimigos naturais e vespas sociais observada nesse estudo, especialmente a ligação de espécies abundantes de hospedeiros/presas e espécies raras de inimigos, reforça a complexidade dos sistemas antagônicos. Portanto, conhecer o papel das espécies de inimigos e vespas sociais nas redes é essencial, pois extinções locais, tanto de hospedeiros/presas como de inimigos, levam a uma redução da variabilidade genético regional. Além disso, os inimigos naturais e vespas sociais nos ecossistemas são de fundamental importância para a manutenção da diversidade das populações de suas presas e assim para o equilíbrio dos ecossistemas.

Foi possível constatar com a utilização das redes de interseção o inquilinismo em vespas sociais que até então era questionável ou inexistente. Tal constatação, foi capaz de detalhar com base aos hábitos e comportamentos dos inquilinos encontrados, qual tipo de inquilino ele é (permanente ou temporário), evidenciando um maior número de inquilinos temporários o que fez com que as maiores associações ocorressem em ninhos abandonados. As vespas sociais podem estar desempenhando indiretamente um importante papel de mantenedora de uma gama de outras espécies, de forma que seus ninhos sirvam de abrigo e/ou auxiliam no processo de reprodução. Análises de redes vêm aos poucos conquistando mais a atenção de ecólogos para o desenvolvimento de novos estudos e abordagens sobre a compreensão os padrões de interação.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGRAWAL, A. A.; KOTANEN, P. M. Herbivores and the success of exotic plants: a phylogenetically controlled experiment. **Ecology Letters**, v.6, n.8, p 712-715. 2003.

ALMEIDA-NETO, M.; GUIMARÃES, P. R.; GUIMARÃES JR, P. R.; LOYOLA, R. D.; ULRICH, W. A. Consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. **Oikos**, v.117, p 1227-1239. 2008.

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, p 445-452. 2010.

ALVARENGA, T. M.; MESSAS, Y. F.; SILVA-SOUZA, H.; SANTOS, L. L. G.; SOBCZAK, J. F. Attack Behavior of *Elasmus polistis* Burks (Hymenoptera: Eulophidae) in Nest of *Polistes versicolor* (Oliver) (Hymenoptera: Vespidae) and its Defensive Behavior. **EntomoBrasilis**, v.8, n.2, p 155-158. 2015.

BARBOSA, B. C. **Vespas Sociais (Vespidae: Polistinae) em Fragmento Urbano: Riqueza, Estratificação e Redes de Interação**. Dissertação (Mestrado em Ecologia Aplicada ao Manejo e Conservação de Recursos Naturais), Universidade Federal de Juiz de Fora, Juiz de Fora, Minas Gerais, Brasil, 60f. 2015.

BARBOSA, B. C.; DETONI, M.; MACIEL, T. T.; PREZOTO, F. Studies of social wasp diversity in Brazil: Over 30 years of research, advancements and priorities. **Sociobiology**, v.63, n.3, p 858-880. 2016b.

BARBOSA, B. C.; DIAS, M. L.; VIEIRA, K. M.; PREZOTO, F. Cryptic nest of *Mischocyttarus iheringi* (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae) with description of camouflage. **Florida Entomologist**, v.99, n.1, p 135-138. 2016a.

BARBOSA, B. C.; PASCHOALINI, M.; PREZOTO, F. Temporal Activity Patterns and Foraging Behavior by Social Wasps (Hymenoptera, Polistinae) on Fruits of *Mangifera indica* L. (Anacardiaceae). **Sociobiology**, v.61, p 239-242. 2014.

BASCOMPTE, J. Disentangling the web of life. **Science**, v.325, p 416–419. 2009.

BASCOMPTE, J.; JORDANO P. The structure of plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v.38, p 567-593. 2007.

BASCOMPTE, J.; JORDANO, P. The structure of plant-animal mutualistic networks. *In*: PASCUAL, M.; DUNNE, J. (Eds.). **Ecological Networks**. Oxford University Press, Oxford, p 143-159. 2006.

BASCOMPTE, J.; JORDANO, P.; MELIÁN, C.J.; OLESEN, J.M. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, v.100, p 9383–9387. 2003.

BELLAY, S.; DE OLIVEIRA, E.F.; ALMEIDA-NETO, M.; ABDALLAH, V.D.; AZEVEDO, R.K.; TAKEMOTO, R.M.; LUQUE, J.L. The patterns of organization and structure of interactions in a fish-parasite network of a Neotropical river. **International journal for parasitology**, v.45, n.8, p 549-557. 2015a.

BELLAY, S.; OLIVEIRA, E. F.; ALMEIDA-NETO, M.; MELLO, M. A. R.; TAKEMOTO, R. M.; LUQUE, J. L. Ectoparasites and endoparasites of fish form networks with different structures. **Parasitology**, v.142, n.7, p 901-909. 2015b.

BENADÉ, P. C.; VELDTMAN, R.; SAMWAYS, M. J.; ROETS, F. Rapid Range Expansion of the Invasive Wasp *Polistes dominula* (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae) and First Record of Parasitoids on this Species and the Native *Polistes marginalis* in the Western Cape Province of South Africa. **African Entomology**, v.22, n.1, p 220–225. 2014.

BLÜTHGEN, N.; MENZEL, F.; HOVESTADT, T.; FIALA, B. Specialization, constraints, and conflicting interests in mutualistic networks. **Current Biology**, v.17, p 341-346. 2007.

BLUTHGEN, N.; MENZEL, F.; HOVESTADT, T.; FIALA, B.; BLUTHGEN, N. Specialization, constraints, and conflicting interests in mutualistic networks. **Current Biology**, v.17, n.4, p 341-346. 2007.

BOUCEK, Z. The New World genera of Chalcididae of Hymenoptera. **Memoirs of the American Entomological Institute**, v.53, p 49-117. 1992.

BRESCOVIT, A. D.; RHEIMS, C. A.; BONALDO, A. B. Chave de identificação para famílias de aranhas brasileiras. **Instituto Butantan**. 2007.

BRITO, E.L.S. **Efeitos da estrutura da paisagem sobre as redes de interações entre parceiros mutualistas**. Dissertação (Mestrado em Zoologia), Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, Bahia, 90f. 2018.

BROWN, B.V. Phoridae. *In*: Brown, B.V.; Borkent, A.; Cumming, J.M.; Wood, D.M.; Woodley N.E.; Zumbado, M.A. (Eds.). **Manual of Central American Diptera**, p 725-761. 2010.

BURKS, B. D. A revision of the genus *Brachymeria* Westwood in America North of Mexico (Hymenoptera: Chalcididae). **Transactions of the American Entomological Society**, v.86, p 225-273. 1960.

CARPENTER, J.M.; MARQUES, O.M. Contribuição ao Estudo dos Vespídeos do Brasil. Universidade Federal da Bahia, Departamento de Fitotecnia. **Série Publicações Digitais**, v. 3, CD-ROM. 2001.

CARVALHO, F. A.; ABREU, R. C.; BARROS, K. A. R. T.; FONSECA, S. N.; SANTIAGO, D. S.; OLIVEIRA, D. E.; FURTADO, S. G. A comunidade arbórea regenerante de um 'ecossistema emergente' dominado pela espécie exótica invasora *Pinus elliottii* Engelm. **Interciencia**, v.39, p 307-312. 2014.

CASTRO, M.M.; AVELAR, D.L.G.; DE SOUZA, A.R.; PREZOTO, F. Nesting substrata, colony success and productivity of the wasp *Mischocyttarus cassununga*. **Revista Brasileira de Entomologia**, v.58, p 168-172. 2014.

CAVALLERI, A.; DE SOUZA, A. R.; PREZOTO, F.; MOUND, L. A. Egg predation within the nests of social wasps: a new genus and species of Phlaeothripidae, and evolutionary consequences of Thysanoptera invasive behaviour. **Biological Journal of the Linnean Society**, v.109, n.2, p 332-341. 2013.

CLEMENTE M. A.; LANGE, D.; DEL-CLARO K.; PREZOTO F.; CAMPOS, N. R.; BARBOSA, B. C. Flower-visiting social wasps and plants interaction: Network pattern and environmental complexity. **Psyche: A Journal of Entomology**, p 1-10. 2012.

CLOUSE, R. M. Are lone paper wasp foundresses mainly the result of sister mortality? **Florida Scientist**, v.60, v.4, p 265-274. 1997.

CLOUSE, R. M. Some effects of group size on the output of beginning nests of *Mischocyttarus mexicanus* (Hymenoptera: Vespidae). **Florida Entomologist**, v.84, p 418-425. 2001.

CORBARA, B.; CARPENTER, J. M.; CÉRÉGHINO, R.; LEPONCE, M.; GIBERBAU, M.; DEJEAN, A. Diversity and nest site selection of social wasps along Guianese forest edges: assessing the influence of arboreal ants. **Comptes Rendus Biologies**, v.332, p 470-479. 2009.

COWAN, D.P. The solitary and presocial vespidae. In: ROSS, K. G.; MATTHEWS, R. W. (Eds.). **The social biology of wasps**. Ithaca, NY: Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, p 33-73. 1991.

DE SOUZA, A. R.; SILVA, N. J.; PREZOTO, F. A rare but successful reproductive tactic in a social wasp (Hymenoptera: Vespidae): Use of heterospecific nests. **Revista Chilena de Historia Natural**, v.85, n.3. 2012.

DEJEAN, A.; CEREGHINO, R.; CARPENTER, J. M.; CORBARA, B.; HERAULT, B.; ROSSI, V.; BONAL, D. Climate change impact on Neotropical social wasps. **PLoS One**, v.6, n.11, e27004. 2011.

DEJEAN, A.; CORDABA, B.; CARPENTER, J. M. Nesting site selection by wasp in the Guianese rain forest. **Insectes sociaux**, v.45, p 33-41, 1998.

DEL-CLARO, K.; TOREZAN-SILINGARDI, H.M. Comportamento animal, interações ecológicas e conservação. *In*: ROCHA, C.F.D.R.; SLUYS, M.V.; BERGALLO, H.G. **Biologia da Conservação: Essências**. Rio de Janeiro: Instituto Biomas. Rima Editora, p 399-410. 2006.

DETONI, M.; BARBOSA, B. C.; MACIEL, T. T.; DOS SANTOS, S. J. L.; PREZOTO, F. Long-and short-term changes in social wasp community structure in an urban area. **Sociobiology**, v.65, n.2, p 305-311. 2018.

DIAS, M. L. **Interações entre vespas e bromélias em um fragmento urbano de Floresta Atlântica**. Dissertação [Mestrado em Ciências Biológicas (Zoologia): Comportamento e Biologia Animal], Universidade Federal de Juiz de Fora, Juiz de Fora, Minas Gerais, Brasil, 67f. 2015.

DIDHAM, R. K.; TYLIANAKIS, J. M.; GEMMELL, N. J.; RAND, T. A.; EWERS, R. M. Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. **Trends in ecology & evolution**, v.22, n.9, p 489-496. 2007.

DIRZO, R.; YOUNG, H. S.; GALETTI, M.; CEBALLOS, G.; ISAAC, N. J.; COLLEN, B. Defaunation in the Anthropocene. **Science**, v.345, n.6195, p 401-406. 2014.

DISNEY, R. H. L.; BERGHOFF, S. M. New species and new records of scuttle flies (Diptera: Phoridae) associated with army ants (Hymenoptera: Formicidae) in Trinidad and Venezuela. **Sociobiology**, v.45, p 887-898. 2005.

DORFEY, C.; KÖHLER, A. First report of *Elasmus polistis* Burks (Hymenoptera: Eulophidae) recovered from *Polistes versicolor* (Olivier) (Hymenoptera: Vespidae) nests in Brazil. **Neotropical Entomology**, v.40, p 515-516. 2011.

DORMANN, C. F.; FRÜND, J.; BLÜTHGEN, N.; GRUBER, B. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. **The Open Ecology Journal**, v.2, n.1. 2009.

DUNNE, J.A. The network structure of food webs. *In*: PASCUAL M.; DUNNE J. A. (Eds.), **Ecological Networks: Linking Structure to Dynamic in Food Webs**, Oxford University Press, Oxford, UK, p 325–347. 2006.

DUNNE, J. A.; WILLIAMS, R. J.; MARTINEZ, N. D. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. **Ecology Letters**, v.5, p 558–567. 2002.

ELISEI, T.; NUNES, J. V. E.; RIBEIRO JUNIOR, C.; FERNANDES JUNIOR, A. J.; PREZOTO, F. Uso da vespa social *Polybia versicolor* no controle de desfolhadores de eucalipto. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.45, p 958-964. 2010.

ESTRADA, E.; BODIN, O. Using network centrality measures to manage landscape connectivity. A short path for assessing habitat patch importance. **Ecological Applications**, v.18, p 1810–1825. 2008.

GADAGKAR, R. *Belanogaster*, *Mischocyttarus*, *Parapolybia*, and *Ropalidia*. *In*: ROSS, K. G.; MATTHEWS, R. W. **The Social Biology of Wasps**. Ithaca: Cornell University Press, p 149-187. 2001.

GARCIA, F. R. M. **Zoologia agrícola: manejo ecológico de pragas**, Rígel, Porto Alegre, Brasil. 2002.

GAUTHIER, N.; LASALLE, J.; QUICKE, D. L. J.; GODFRAY, H. C. J. Phylogeny of Eulophidae (Hymenoptera: Chalcidoidea), with a reclassification of Eulophinae and the recognition that Elasmidae are derived eulophids. **Systematic Entomology**, v.25, n.4, p 521–539. 2000.

GIANNOTTI, E. The colony cycle of the social wasp, *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v.41, n.2, p 217-224. 1998.

GUIMARÃES, P. R.; GUIMARÃES, P. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. **Environmental Modelling & Software**, v.21, p 1512-1513. 2006.

GUMOVSKY, A.; BOUCEK, Z. A new genus of Entedoninae from Malaysia, associated with ant nests (Hymenoptera, Eulophidae). **Entomological Problems**, v.35, p 39–42. 2005.

GUMOVSKY, A.; BOUCEK, Z. A new genus of Entedoninae (Hymenoptera: Eulophidae) from Brazil. **Neotropical Entomology**, v.32, n.3, p 443-447. 2003.

HAITLINGER R. *Leptus stolae* sp. n. (Acari, Prostigmata, Erythraeidae) from *Stolas nudicollis* (Boh.) (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae) from Brazil. **Polskie Pismo Entomologiczne** v.57, p 357–359. 1987.

HANSSON, C.; LACHAUD, J. P.; PÉREZ-LACHAUD, G. Entedoninae wasps (Hymenoptera, Chalcidoidea, Eulophidae) associated with ants (Hymenoptera, Formicidae) in tropical America, with new species and notes on their biology. **ZooKeys**, v.134. 2011.

HUNT, J. H. **The Evolution of Social Wasps**. Oxford University Press, New York. 2007.

HUNT, J. H.; CARPENTER, J. M. Intra-specific nest form variation in some Neotropical swarm-founding wasps of the genus *Epiponini*. **Journal of the Kansas Entomological Society**, v.77, p 448-456. 2004.

JEANNE, R. L. The adaptiveness of social wasp nest architecture. **The Quarterly Review of Biology**, v.50, n.3, p 267-287. 1975.

JORDANO, P. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. **American Naturalist**, v.129, p 657–677. 1987.

KERRICH G. J. A revision of the tropical and subtropical species of the eulophid genus *Pediobius* Walker (Hymenoptera: Chalcidoidea). **Bulletin of the British Museum (Natural History) (Entomology)**, v. 29, p 115–199. 1973.

KISTNER, D. H. Social and evolutionary significance of social insect symbionts. *In*: HERMANN, H.R. (Ed.) **Social Insects**, New York: Academic Press, p 339-413. 1979.

KUDÔ, K.; YAMANE, S.; MATEUS, S.; TSUCHIDA, K.; ITÔ, Y.; MIYANO, S.; ZUCCHI, R. Parasitism affects worker size in the Neotropical swarm-founding social wasp, *Polybia paulista* (Hymenoptera, Vespidae). **Insectes sociaux**, v.51, n.3, p 221-225. 2004.

LAKE, J. C.; LEISHMAN, M. R. Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: the role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. **Biological conservation**, v.117, n.2, p 215-226. 2004.

LASALLE, J.; SCHAUFF, M. E. Systematics of the tribe Euderomphalini (Hymenoptera: Eulophidae): parasitoids of whiteflies (Homoptera: Aleyrodidae). **Systematic Entomology**, v.19, n.3, p 235-258. 1994.

LAU, J. A.; STRAUSS, S. Y. Insect herbivores drive important indirect effects of exotic plants on native communities. **Ecology**, v.86, n.11, p 2990-2997. 2005.

LIMA JR, D. P.; GIACOMINI, H. C.; TAKEMOTO, R. M.; AGOSTINHO, A. A.; BINI, L. M. Patterns of interactions of a large fish–parasite network in a tropical floodplain. **Journal of Animal Ecology**, v.81, n.4, p 905-913. 2012.

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 Zootecias**, v.2, p 69-80. 2000.

LUCIA, M.; ALVAREZ, L. J.; ABRAHAMOVICH, A. H. First record of *Melaloncha* (Diptera: Phoridae) parasitoid associated with *Bombus* (Apidae: Bombini) in Argentina. **Journal of Apicultural Research**, v.52, n.2, p 72-73. 2013.

LUTZ, M. A.; BROWN, B.V. New host association: *Polybia scutellaris* (Hymenoptera, Vespidae) parasitized by *Melaloncha* (Diptera, Phoridae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v.57, n.2, p 238-239. 2013.

MACIEL, T. T.; BARBOSA, B. C. Áreas verdes urbanas: história, conceitos e importância ecológica. **CES Revista**, v.29, n.1, p 30-42. 2015.

MACIEL, T. T.; BARBOSA, B. C.; PREZOTO, F. Opportunistic predation of a colony of *Polybia platycephala* (Richards) (Hymenoptera, Vespidae) by *Labidus praedator* (Smith) (Hymenoptera, Formicidae). **Sociobiology**, v.63, n.1, p 724-727. 2016a.

MACIEL, T. T.; BARBOSA, B. C.; PREZOTO, F. Armadilhas Atrativas como Ferramenta de Amostragem de Vespas Sociais (Hymenoptera: Vespidae): Uma Meta-Análise. **EntomoBrasilis**, v.9, n.3, p 150-157. 2016b.

MACIEL, T. T.; BARBOSA, B. C.; PREZOTO, F. Opportunistic predation of a colony of *Polybia platycephala* (Richards) (Hymenoptera, Vespidae) by *Labidus praedator* (Smith) (Hymenoptera, Formicidae). **Sociobiology**, v.63, n.1, p 724-727. 2016c.

MACIEL, T.T.; BARBOSA, B.C.; PREZOTO, F. Urbanização e os insetos sociais. *In*: ANDRIOLO, A.; PREZOTO, F.; BARBOSA B.C. **Impactos Antrópicos: Biodiversidade Aquática & Terrestre**, Juiz de Fora, Real Consultoria em Negócios Ltda, 6-17. 2018.

MAKINO, S. List of parasitoides of Polistinae wasps. **Sphecos**, v.10, p 19-25. 1985.

MANTOVANI, M.; RUSCHEL, A. R.; REIS, M. D.; PUCHALSKI, A.; NODARI, R. O. Fenologia reprodutiva de espécies arbóreas em uma formação secundária da floresta atlântica. **Revista Árvore**, v.27, n.4, p 451-458. 2003.

MAYORAL, J. G.; BARRANCO, P. A new species of larval *Leptus* (Parasitengona: Erythraeidae) and new records of larval Erythraeidae parasitizing Orthoptera from French Guiana. **Acarologia**, v.51, p 411–417. 2011.

MCCANN, K. S. The diversity-stability debate. **Nature**, v.405, p 228–233. 2000.

MEMMOTT, J.; WASER, N. M.; PRICE, M. V. Tolerance of pollination networks to species extinctions. **Proceedings of the Royal Society London B**, v.271, p 2605-2611. 2004.

MENEZES, J. C. T.; BARBOSA, B. C.; PREZOTO, F. Previously unreported nesting associations of the yellow-olive flycatcher (*Tolmomyias sulphurescens*) (Aves: Tyrannidae) with social wasps and bees. **Ornitología Neotropical**, v.25, p 363-368. 2014.

MICHELUTTI, K. B.; MONTAGNA, T. S.; ANTONIALLI-JUNIOR, W. F. Effect of anthropic influence on the colonial productivity of the social wasp *Mischocyttarus consimilis* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology**, v.60, p 96-100. 2013.

MONTOYA, J. M.; PIMM, S. L.; SOLE, R. V. Ecological networks and their fragility. **Nature**, v.442, p 259–264. 2006.

O'DONNELL, S.; JEANNE, R. L. The nest as fortress: defensive behavior of *Polybia emaciata* (Hymenoptera: Vespidae), a mud-nesting eusocial wasp. **Journal of Insect Science**, v.2, p 3-5. 2002.

OLIVEIRA, S. J.; KOGAN, M. Brazilian Strepsiptera (Insecta) parasitizing Vespidae, with the description of three new species of *Xenos Rossius*, 1793 (Stylopidae). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v.60, n.1, p 1-11. 1962.

PASCUAL, M.; DUNNE, J.A. **Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs**. Oxford University Press, New York. 2006.

PEREIRA, M. C. S. D. A.; BERNARDI, L. F. D. O.; HERMES, M. G. First record of a *Leptus* Latreille mite (Trombidiformes, Erythraeidae) associated with a Neotropical solitary wasp (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). **International Journal of Acarology**, v.42, n.8, p 391-393. 2016.

PEREIRA, T. S.; COSTA, M. L. M.; MORAES, L. F. D.; LUCHIARI, C. Fenologia de espécies arbóreas em floresta Atlântica da Reserva Biológica de Poço das Antas, Rio de Janeiro, Brasil. **Iheringia. Série Botânica**, v.63, n.2, p 329-339. 2008.

PIEKARSKI, P. K.; CARPENTER, J. M.; LEMMON, A. R.; MORIARTY, L. E.; SHARANOWSKI, B. J.; CRANDALL, K. Phylogenomic evidence overturns current conceptions of social evolution in wasps (Vespidae). **Molecular Biology and Evolution**. 2018.

PINTO, N. P. O. Estudo de caso: a reutilização de células de ninho abandonado de *Polistes* (Aphanilopterus) *simillimus* Zikán, 1951 (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae) por *Tetrapedia* (Tetrapedia) *diversipes* Klug, 1810 (Hymenoptera: Apidae, Apinae). **Revista de Etologia**, v.7, n.2, p 67-74. 2005.

PINTO, Z. T.; CARRIÇO, C.; CAETANO, R. L.; BARBOSA, R.R.; CARVALHO QUEIROZ, M.M. First record of *Leptus* sp. Latreille, 1796 (Acari: Erythraeidae) from Itaipuaçu beach, Maricá, RJ, Brazil. **Check List**, v.10, n.4, p 954-956. 2014.

POULIN, R. **Evolutionary ecology of parasites**, Princeton University Press, Princeton. 2007.

POULIN, R.; KRASNOV, B. R.; PILOSOV, S.; THIELTGES, D. W. Phylogeny determines the role of helminth parasites in intertidal food webs. **Journal of Animal Ecology**, v.82, n.6, p 1265-1275. 2013.

PREZOTO, F.; BARBOSA, B.C.; MACIEL, T.T.; DETONI, M. Agroecossistemas e o serviço ecológico dos insetos na sustentabilidade. In: RESENDE, L.O.; PREZOTO, F.; BARBOSA, B. C.; GONÇALVES, E.L (Orgs.). **Sustentabilidade: Tópicos da Zona da Mata Mineira**, Juiz de Fora, Real Consultoria em Negócios Ltda, p 19-30. 2016.

PREZOTO, F.; CORTES, S. A. O.; MELO, A. C. Vespas: de vilãs a parceiras. **Ciência Hoje**, v.48, p 70-73. 2008.

PREZOTO, F.; LIMA, M. A. P.; ANDRADE, F. R. Nest of tropical paper wasp *Mischocyttarus cassununga* occupied and modified by *Polistes ferreri* (Hymenoptera: Vespidae) in south-eastern Brazil. **Sociobiology**, v.39, n.3, p 407-410. 2002.

PREZOTO, F.; NASCIMENTO, F. S. Nota sobre a ocorrência de usurpação de um ninho de *Mischocyttarus cassununga* por *Polistes versicolor* (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Etologia**, v.1, p 69-71. 1999.

QUELLER, D. C.; STRASSMANN, J. E. The many selves of social insects. **Science**, v.296, n.5566, p 311-313. 2002.

R CORE TEAM. **R: A Language and Environment for Statistical Computing**. 2017.

RAFAEL, J.A., MELO, G.A.R.; CARVALHO, C.J.B. (Eds.). **Insetos do Brasil: diversidade e taxonomia**, Holos Editora. 2012.

RAMÍREZ, W. Biología del género *Melaloncha* (Phoridae) moscas parasitoides de la abeja doméstica (*Apis mellifera* L.) en Costa Rica. **Revista de Biología Tropical**, v.32, n.1, p 25-28. 1984.

RAVEN, P.H.; EVERT, R.F.; EICHCHORN, S.E. **Biologia Vegetal**, Rio de Janeiro, Guanabara Koogan. 2001.

RAW, A. Avian predation on individual neotropical social wasps (Hymenoptera, Vespidae) outside their nests. **Ornitologia Neotropical**, v.8, p 89-92. 1997.

RETTENMEYER, C. W.; RETTENMEYER, M. E.; JOSEPH, J.; BERGHOFF, S. M. The largest animal association centered on one species: the army ant *Eciton burchellii* and its more than 300 associates. **Insectes Sociaux**, v.58, p 281–292. 2011.

RICHARDS, O. W. **The social wasps of the Americas excluding the Vespinae**. London, British Museum (Natural History). 1978.

ROBERTS, D. L. Two species of tanagers (Passeriformes: Thraupidae) forage on army ant workers (*Eciton burchellii*) carrying immature paper wasps. **The Wilson Journal of Ornithology**, v.128, n.3, p 653-656. 2016.

RONNA, A. Novos dados sobre os hábitos de *Melaloncha ronnai* Borgmeier (Dipt. Phoridae), endoparasita de *Apis mellifica* L. **Revista de Entomologia**, v.7, p 409-413. 1937.

SÁ JÚNIOR, A.; CARVALHO, L. G.; SILVA, F. F.; CARVALHO, A. M. Application of the Köppen classification for climatic zoning in the state of Minas Gerais, Brazil. **Theoretical and Applied Climatology**, v.108, p 1-7. 2012.

SANTIAGO, D. S.; FONSECA, C. R.; CARVALHO, F. A. Fitosociologia da regeneração natural de um fragmento urbano de Floresta Estacional Semidecidual (Juiz de Fora, MG). **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v.9, p 117-123. 2014.

SANTOS, G. M. M.; AGUIAR, C. M. L.; GOBBI, N. Characterization of the social wasp guild (Hymenoptera: Vespidae) visiting flowers in the Caatinga (Itatim, Bahia, Brazil). **Sociobiology**, v.47, p 483-494. 2006.

SANTOS, G.M.M.; AGUIAR, C.M.L.; MELLO, M.A.R. Flower-visiting guild associated with the Caatinga flora: trophic interaction networks formed by social bees and social wasps with plants, **Apidologie**, v.41, p 466–475. 2010.

SARAIVA, N. B.; PREZOTO, F., FONSECA, M. D. G.; BLASSIOLI-MORAES, M. C.; BORGES, M.; LAUMANN, R. A.; AUAD, A. M. The social wasp *Polybia fastidiosuscula* Saussure (Hymenoptera: Vespidae) uses herbivore-induced maize plant volatiles to locate its prey. **Journal of Applied Entomology**, v.141, n.8, p 620-629. 2017.

SCHAUFF, M. E.; BOUČEK, Z. *Alachua floridensis*, a new genus and species of Entedoninae (Hymenoptera: Eulophidae) parasitic on the Florida carpenter ant, *Camponotus abdominalis* (Formicidae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington**, v.89, p 660–664. 1987

SEABLOOM, E. W.; WILLIAMS, J. W.; SLAYBACK, D.; STOMS, D. M.; VIERS, J. H.; DOBSON, A. P. Human impacts, plant invasion, and imperiled plant species in California. **Ecological Applications**, v.16, n.4, p 1338-1350. 2006.

SENDOYA, S. F.; FREITAS, A. V.; OLIVEIRA, P. S. Egg-laying butterflies distinguish predaceous ants by sight. **The American Naturalist**, v.174, n.1, p 134-140. 2009.

SILVEIRA, O. T. Phylogeny of wasps of the genus *Mischocyttarus* de Saussure (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v.54, p 510-549. 2008.

SOARES, M. A.; GUTIERREZ, C. T.; ZANUNCIO, J. F.; BELLINI, L. L.; PREZOTO, F.; SERRÃO, J. E. *Pachysomoides* sp. (Hymenoptera: Ichneumonidae: Cryptinae) and *Megaselia scalaris* (Diptera: Phoridae) parasitoids of *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera: Vespidae) in Viçosa, Minas Gerais State, Brazil. **Sociobiology**, v.48, p 673-680. 2006.

SOMAVILLA, A.; FERNANDES, I. O.; OLIVEIRA, M. L. D.; SILVEIRA, O. T. Association among wasps' colonies, ants and birds in Central Amazonian. **Biota Neotropica**, v.13, n.2, p 308-313. 2013.

SOMAVILLA, A.; OLIVEIRA, M. L. D.; SILVEIRA, O. T. Identification guide for nests of social wasps (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae) in reserva Ducke, Manaus, Amazonas, Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, v.56, n.4, p 405-414. 2012.

SOMAVILLA, A.; SCHOENINGER, K.; CARVALHO, A. F.; MENEZES, R. S.; DEL LAMA, M. A.; COSTA, M. A.; OLIVEIRA, M. L. Record of Parasitoids in nests of social wasps (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae). **Sociobiology**, v.62, n.1, p 92-98. 2015.

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, p 1-10. 2010.

SOUZA, M. M.; PIRES, E. P.; ELPINO-CAMPOS, A.; LOUZADA, J. N. Nesting of social wasps (Hymenoptera: Vespidae) in a riparian forest of rio das Mortes in southeastern Brazil. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, v.36, n.2. 2014.

SOUZA, M. M. D.; PIRES, E. P.; PREZOTO, F. Nidification of *Polybia rejecta* (Hymenoptera: Vespidae) associated to *Azteca chartifex* (Hymenoptera: Formicidae) in a fragment of Atlantic Forest, in the state of Minas Gerais, southeastern Brazil. **Biota Neotropica**, v.13, n.3, p 390-392. 2013.

STARR, C.K. The nest as the locus of social life. *In*: ROSS, K.G.; MATTHEWS, R.W.(Eds.). **The social biology of wasps**, Cornell University Press, p 520–539. 1991.

STRASSMANN, J. E. Parasitoids, predators, and group size in the paper wasp, *Polistes exclamans*. **Ecology**, v.62, p 1225-1233. 1981.

TEDESCO, A. M.; AGUIAR, A. P. Phylogeny and revision of *Toechorychus* Townes (Hymenoptera, Ichneumonidae, Cryptinae), with description of thirty-five new species. **Zootaxa**, v.3633, n.1, p 001-138. 2013.

THOMPSON, J.N. **The Coevolutionary Process**, Chicago, University of Chicago Press. 1994.

TILMAN, D.; LEHMAN, C. Human-caused environmental change: impacts on plant diversity and evolution. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.98, n.10, p 5433-5440. 2001.

TOGNI, O.C. **Biologia e ecologia comportamental da vespa eussocial primitiva *Mischocyttarus* (*Megacanthopus*) *parallelogrammus* (Hymenoptera, Vespidae)**. Tese (Doutorado em Zoologia) Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Rio Claro, São Paulo, 157f. 2014.

TORRES, V. O.; MONTAGNA, T. S.; RAIZER, J.; ANTONIALLI-JUNIOR, W. F. Division of labor in colonies of the eusocial wasp, *Mischocyttarus consimilis*. **Journal of insect science**, v.12, n.1, p 21. 2012.

TRIPLEHORN, C. A.; JONNISON, N. F. **Borror and DeLong is Introduction to the study of Insects**, Thomson, Belmont. 2004.

UETZ, G. W.; HALAJ, J.; CADY, A. B. Guild structure of spiders in major crops. **Journal of Arachnology**. V.27, p 270-280. 1999.

URIBE-CELIS, S.; IDÁRRAGA, J. J.; IDÁRRAGA, H. R. Primer registro de parasitoidismo de *Melaloncha ronnai* (Diptera: Phoridae) en abejas africanizadas en Colombia. **Revista de la Facultad de Ciencias**, v.4, n.2, p 11-16. 2015.

VÁZQUEZ, D. P.; AIZEN, M. A. Null model analyses of specialization in plant–pollinator interactions. **Ecology**, v.84, p 2493–2501. 2003.

VAZQUEZ, D. P.; MELIAN, C. J.; WILLIAMS N. M.; BLUTHGEN, N.; KRASNOV, B. R.; POULIN, R. Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. **Oikos**, v.116, p 1120–1127. 2007.

VÁZQUEZ, D. P.; POULIN, R.; KRASNOV, B. R.; SHENBROT, G. I. Species abundance and the distribution of specialization in host–parasite interaction networks. **Journal of Animal Ecology**, v.74, n.5, p 946-955. 2005.

VIRGÍNIO, F.; MACIEL T. T.; BARBOSA, B. C. Nidificação de *Polybia rejecta* (Fabricius) (Hymenoptera: Vespidae). Associada à *Azteca chartifex* Forel (Hymenoptera: Formicidae) em Ecótono de Bioma Caatinga/Mata Atlântica, no Estado do Rio Grande do Norte. **EntomoBrasilis**, v.8, n.3, p 242- 245. 2015.

VIRGÍNIO, F.; MACIEL, T. T.; BARBOSA, B. C. Hábitos de Nidificação de *Polistes canadensis* (Linnaeus) (Hymenoptera: Vespidae) em Área Urbana. **EntomoBrasilis**, v.9, n.2, p 81-83. 2016.

WENZEL, J.W. A generic key to the nests of hornets, yellow jackets, and paper wasps worldwide (Vespidae: Vespinae, Polistinae). **American Museum Novitates**, v.3224, p 1-39. 1998.

WEST-EBERHARD, M. J. The Social Biology of Polistinae Wasps. **Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology**, v. 140, p 1-101. 1969.

WILSON, E.O. **Sociobiology: The New Synthesis**, Cambridge, Harvard University Press. 1975.

YAMANE, S. Ecological factors influencing the colony cycle in *Polistes* wasps. In: TURILLAZZI, S.E.; WEST- EBERHARD, M.J. (Eds.). **Natural History and Evolution of Paper Wasps**, New York: Oxford University Press, p 75-97. 1996.