

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

HENRIQUE NEGRELLO OLIVEIRA

**ASPECTOS BIOLÓGICOS DE INTERAÇÕES PREDATÓRIAS ENTRE VESPAS
SOLITÁRIAS (HYMENOPTERA: ACULEATA) E ARANHAS EM UM FRAGMENTO
DE MATA ATLÂNTICA DO SUL DO BRASIL**

**Porto Alegre
2021**

Henrique Negrello Oliveira

**ASPECTOS BIOLÓGICOS DE INTERAÇÕES PREDATÓRIAS ENTRE VESPAS
SOLITÁRIAS (HYMENOPTERA: ACULEATA) E ARANHAS EM UM FRAGMENTO
DE MATA ATLÂNTICA DO SUL DO BRASIL**

Trabalho de Conclusão de curso apresentado como
requisito parcial para obtenção do título de Bacharel em
Ciências Biológicas na Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Orientador: Prof. Dr. Milton de Souza Mendonça Júnior

**Porto Alegre
2021**

Nota à Banca: No Trabalho de Conclusão de Curso em Ciências Biológicas da UFRGS, quando há a inclusão de um manuscrito em preparação, o mesmo deve ser precedido de uma introdução estendida. O manuscrito em preparação será apresentado no formato de submissão de um *Original Article* para a revista *Austral Entomology*. Foram realizadas algumas alterações em relação ao formato de submissão da editora para facilitar a leitura por parte da Banca (sobretudo o idioma).

Introdução estendida

A busca por padrões em comunidades ecológicas é talvez um dos mais antigos e duradouros desafios na ecologia. Duas das abordagens mais comuns, ao longo das décadas, têm sido identificar padrões na abundância e riqueza de espécies e, posteriormente, buscar processos que pudessem explicar tais estruturas sob uma ótica biológica comum. Uma ótima ferramenta para ir além deste paradigma proveio da aplicação de redes de interação, uma ferramenta que, apesar de antiga (Camerano *et al*, 1880), só veio a ganhar força dentro da ecologia no final da década de 90, a partir de estudos sobre estruturas de redes complexas, como a internet (Barabási & Albert, 1999, Albert *et al*, 2000).

O uso de redes complexas na ecologia é extremamente útil, pois sua grande plasticidade de aplicações permite agrupar diversos grupos de organismos e de tipos de associações. Por exemplo, os nós de uma rede podem representar indivíduos, populações, espécies (e níveis taxonômicos superiores) e até organizações suprataxonômicas, como grupos funcionais e guildas (Melían *et al*, 2009). Já as associações podem representar relações de predação, mutualísticas, parasíticas ou, mais genéricas, de trocas de energia (de Ruiten *et al*, 1995). Não obstante, o último uso certamente permeou bastante a literatura, mostrando o potencial de redes para explicar dinâmicas amplas como o fluxo energético entre ecossistemas (Proulx *et al*, 2005; Chadès *et al*, 2011). Essa capacidade de flexibilizar os tipos de organismos e associações, contudo, faz-se ainda mais útil ao ser colocada no contexto de países megadiversos, onde grupos pouco estudados (em relação a sua esmagadora riqueza) como os artrópodes (Wolda, 1992) podem ser abordados sem a determinação a nível de espécie, dependendo do foco da pesquisa.

De fato, essa tendência se reflete nos numerosos estudos envolvendo interações com artrópodes, como galhadores (Cuevas-Reyes *et al*, 2004; Araújo e Kóllar, 2019; Oliveira *et al*, 2019), polinizadores (Rezende *et al*, 2007; Power & Stout, 2011; Spiesman & Inouye, 2013), herbívoros (López-Carretero *et al*, 2014; Sauve *et al*, 2016; Shinohara *et al*, 2019) e parasitóides (Laliberté & Tylianakis, 2010; Nether *et al*, 2019; Luz *et al*, 2020). Um grupo particularmente interessante para esses estudos é o de vespas solitárias, que compõem importantes agentes de controle biológico (Orr, 1988). Aproximadamente 36.000 espécies

de vespas solitárias foram descritas dentre os himenópteros aculeados (Aguiar, 2009), compondo um bom grupo para bioindicação de mudança ambiental e qualidade de hábitat, conforme estudos anteriores (Tscharntke *et al*, 1998; Tylanakis *et al*, 2004). Muitas dessas espécies constroem ninhos em cavidades preexistentes, aprovisionando-os com aranhas para consumo da prole (Krombein, 1967; Buschini *et al*, 2006; 2008; Pitilin *et al*, 2012). Aranhas jovens e adultas, em geral, são paralisadas e então ovipositadas em seu opistossoma, para serem transportadas a uma cavidade onde se dará a construção do ninho (Eberhard, 2000). O uso de ninhos-armadilha tem sido difundido nas últimas décadas para avaliar assembleias de vespas solitárias, em razão da alta taxa de sucesso das fêmeas ao nidificar nesses substratos (Assis & Camillo, 1997; Genaro *et al*, 1989; Morato & Martins, 2006). O Brasil é um dos países com mais pesquisas fazendo uso da técnica, contando com quase um quarto de todas as pesquisas envolvendo ninhos-armadilha globalmente (Staab *et al*, 2018). Além disso, essas investigações podem proporcionar boas evidências taxonômicas a respeito das presas capturadas, visto que muitas vezes espécies ou mesmo gêneros desconhecidos para a ciência são coletados (Genaro *et al*, 1989). Contudo, tais estudos ainda são escassos no sul do Brasil, apesar da riqueza local desses grupos (Pitilin *et al*, 2012).

Dois dos gêneros frequentemente amostrados em levantamentos nacionais de vespas caçadoras de aranhas são *Trypoxylon* e *Auplopus*, com distribuição global (exceto Antártida) (Evans & Yoshimoto, 1962, Bohart & Menke, 1976). As *Trypoxylon* são vespas predadoras (provisionam suas células com múltiplas aranhas) enquanto as *Auplopus* são parasitóides, provisionando uma única aranha para cada ovo/larva. Essas vespas utilizam cavidades pré-existentes para a construção de seus ninhos, que diferem acentuadamente quanto à arquitetura. Enquanto as *Trypoxylon* se aproveitam da estrutura tubular da cavidade para a formação de células individuais (cada célula conterá um conjunto de aranhas e uma larva) pelo oclusão transversal da cavidade com barro, as *Auplopus* constroem um envoltório de barro para depositar o par aranha-larva. Essas características podem ser consideradas fenótipos estendidos (Dawkins, 1982) e são fundamentais para a identificação dos ninhos. Há evidências apontando que há diferenças de coloração do barro do ninho entre as espécies (sobretudo para *Auplopus*), porém estas podem dar-se pela origem do barro utilizado, fornecendo uma evidência pouco determinística para a demarcação de espécies (Coville & Coville, 1980; Buschini *et al*, 2006; 2007).

Trabalhos com foco em redes de interação que envolvam vespas solitárias predadoras de aranhas têm sido realizados com alguma frequência na literatura (Albrecht *et al*, 2007; Morris *et al*, 2014, Osorio-Canadas *et al*, 2018), mas há uma certa tendência em abordar interações com seus parasitóides e cleptoparasitóides. Esta relação de vespas solitárias como hospedeiras aparenta ser uma dinâmica ecológico-evolutiva relevante, ao menos para as *Trypoxylon*. Os machos do subgênero *Trypoxylon* (*Trypargilum*), com maior riqueza de espécies nos neotrópicos, possuem o hábito característico de guardar o ninho enquanto a fêmea caça as aranhas (Fig. 1b). Teoriza-se que, além de garantir a paternidade, esse comportamento fora selecionado para evitar a ação de parasitóides sobre os ninhos, já que os machos apresentam comportamento territorial com a aproximação desses organismos (Coville & Coville, 1980; Brockmann & Grafen, 1989). Talvez em razão disso, menos atenção tem sido dada às interações dessas vespas com suas presas, com poucos trabalhos abordando tais níveis tróficos sob a perspectiva de redes (Fálcón *et al*, 2019).

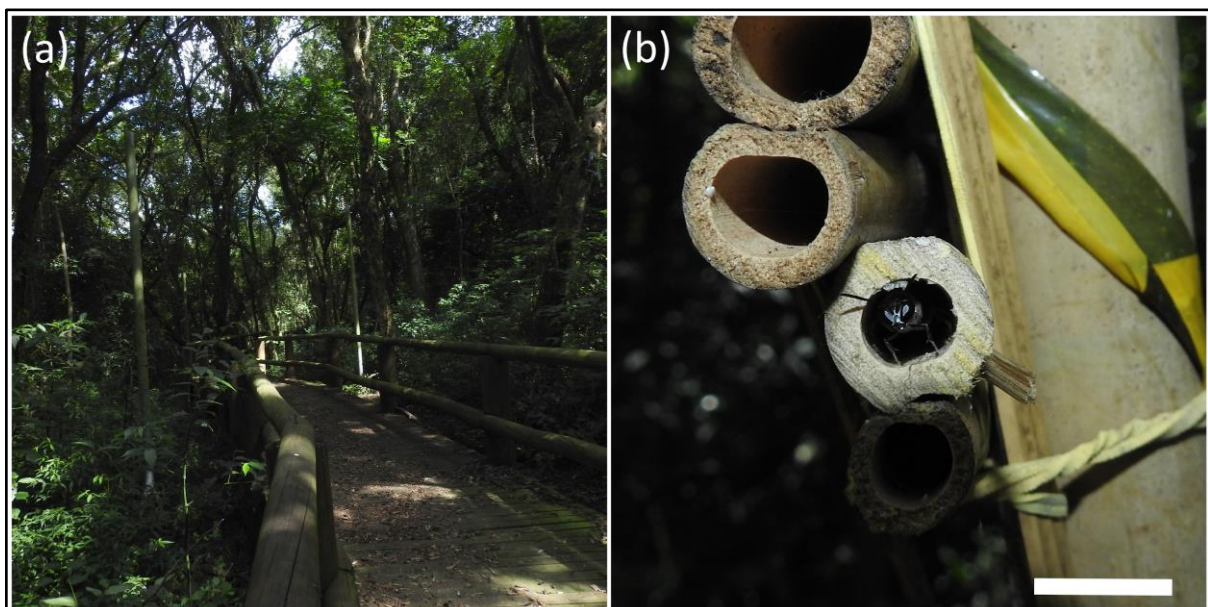


Fig. 1. (a) - Área de estudo onde os postes foram instalados.- Porto Alegre/Rio Grande do Sul/Brasil. (b) - Macho-guarda de *Trypoxylon lactitarse*, guardando a entrada do ninho de uma das armadilhas usadas neste trabalho. Barra de escala: 1 cm.

Considerando as lacunas da literatura do uso de redes entre o nível trófico predador-presa desse sistema, este estudo visa testar se existem diferenças quanto ao uso de

recursos entre espécies sintópicas de vespas caçadoras de aranhas. Como a captura de juvenis é frequente, cuja identificação a nível de gênero ou espécie é problemática, construímos redes de interação para três níveis distintos de determinação taxonômica (família, gênero e espécie). Os objetivos do trabalho foram: (1) Investigar a utilização de recursos das espécies de vespa (tipos de aranha, tamanho de ninhos e de aranhas); (2) Caracterizar as interações e as topologias formadas dentro de redes de interação (conectância, especialização, aninhamento, modularidade); (3) Comparar os parâmetros obtidos entre as redes nos níveis de família, gênero e espécie de aranha. Nossas hipóteses eram: (1) Vespas solitárias caçadoras de aranhas simpátricas coexistentes provavelmente apresentarão mecanismos de partição de nicho, de modo a reduzir seu impacto ou influência umas sobre as outras (Falcón *et al*, 2019; Moura *et al*, 2019); (2) As redes de interação provavelmente apresentarão uma topologia mais modular do que aninhada, como esperado para redes antagonísticas (Blüthgen *et al*, 2008); (3) Os parâmetros de rede (conectância, densidade de ligação, modularidade) serão afetados pelo nível de resolução taxonômica, modificando suas propriedades emergentes de forma desproporcional à mera redução de nós, já que a exclusão de juvenis de aranhas fornecerá um subconjunto da amostra total para análise em redes no nível de gênero e espécie.

Referências (introdução estendida)

Aguiar, A. P., Deans, A. R., Engel, M. S., Forshage, M., Huber, J. T., Jennings, J. T., ... & Yu, D. S. K. (2013). Order Hymenoptera. In: Zhang, Z.-Q.(Ed.) *Animal Biodiversity: An Outline of Higher-level Classification and Survey of Taxonomic Richness* (Addenda 2013). *Zootaxa*, 3703(1), 51-62.

Albert, R., Jeong, H., & Barabási, A. L. (2000). Error and attack tolerance of complex networks. *Nature*, 406 (6794), 378-382.

Albrecht, M., Duelli, P., Schmid, B., & Müller, C. B. (2007). Interaction diversity within quantified insect food webs in restored and adjacent intensively managed meadows. *Journal of Animal Ecology*, 76(5), 1015-1025.

Araújo, W. S. D., & Kollár, J. (2019). First characterization of a highly specialized ecological network composed by gall-inducing mites and their host plants. *International Journal of Acarology*, 45(4), 223-226.

Assis, J. M., & Camillo, E. (1997). Diversidade, sazonalidade e aspectos biológicos de vespas solitárias (Hymenoptera: Sphecidae: Vespidae) em ninhos armadilhas na região de Ituiutaba, MG. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 26(2), 335-347.

Barabási, A. L., & Albert, R. (1999). Emergence of scaling in random networks. *Science*, 286 (5439), 509-512.

Blüthgen, N., Fründ, J., Vázquez, D. P., & Menzel, F. (2008). What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits. *Ecology*, 89(12), 3387-3399.

Bohart, R. M., & Menke, A. S. (1976). Sphecidae wasps of the world. *A generic revision*. Berkeley: University of California Press.

Brockmann, H. J., & Grafen, A. (1989). Mate conflict and male behaviour in a solitary wasp, *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *politum* (Hymenoptera: Sphecidae). *Animal Behaviour*, 37, 232-255.

Buschini, M. L. T., Borba, N. A., & Brescovit, A. D. (2008). Patterns of prey selection of *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *lactitarse* Saussure (Hymenoptera: Crabronidae) in southern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 68(3), 519-528.

Buschini, M. L. T., Luz, V., & Basilio, S. (2007). Comparative aspects of the biology of five *Auplopus* species (Hymenoptera; Pompilidae; Pepsinae) from Brazil. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 45(4), 329-335.

- Buschini, M. L. T., Niesing, F., & Wolff, L. L. (2006). Nesting biology of Trypoxylon (Trypargilum) lactitarse Saussure (Hymenoptera, Crabronidae) in trap-nests in southern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 66(3), 919-929.
- Camerano, L. (1880). Dell'equilibrio dei viventi merce la reciproca distruzione. *Atti Della Reale Accademia delle Scienze di Torino* 15, 393–414.
- Chadès, I., Martin, T. G., Nicol, S., Burgman, M. A., Possingham, H. P., & Buckley, Y. M. (2011). General rules for managing and surveying networks of pests, diseases, and endangered species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(20), 8323-8328.
- Coville, R. E., & Coville, P. L. (1980). Nesting biology and male behavior of Trypoxylon (Trypargilum) tenocitlan in Costa Rica (Hymenoptera: Sphecidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 73(1), 110-119.
- Cuevas-Reyes, P., Quesada, M., Hanson, P., Dirzo, R. and Oyama, K., (2004). Diversity of gall-inducing insects in a Mexican tropical dry forest: the importance of plant species richness, life-forms, host plant age and plant density. *Journal of Ecology*, 92(4), pp.707-716.
- Dawkins, R. (1982). *The extended phenotype* (Vol. 8). Oxford: Oxford University Press.
- de Ruiter, P.C., Neutel, A., M. & Moore, J.C. (1995) Energetics, patterns of interaction strengths, and stability in real ecosystems. *Science*, 269, 1257–1260.
- Eberhard, W. G. (2000). Spider manipulation by a wasp larva. *Nature*, 406(6793), 255-256.
- Evans, H. E. (1962). The ecology and nesting behaviour of the Pompilidae (Hymenoptera) of the northeastern United States. *Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America*, 3, 63-119.
- Falcón-Brindis, A., Rodríguez-Estrella, R., & Jiménez, M. L. (2019). Disentangling the coexistence strategies of mud-daubing wasp species through trophic analysis in oases of Baja California peninsula. *Plos one*, 14(11), e0225266.
- Genaro, JA., Sanchez, CS. and Alayón, G., (1989). Notas sobre la conducta de nidificación de Trypoxylon (Trypargilum) subimpressum Smith (Hymenoptera, Sphecidae). *Caribbean Journal of Science*, 25(3-4), 228-229
- Krombein, K. V. (1967). *Trap-nesting wasps and bees: life histories, nests and associates.* smithsonian press, *Washington*.
- Laliberté, E., & Tylianakis, J. M. (2010). Deforestation homogenizes tropical parasitoid–host networks. *Ecology*, 91(6), 1740-1747.

López-Carretero, A., Díaz-Castelazo, C., Boege, K., & Rico-Gray, V. (2014). Evaluating the spatio-temporal factors that structure network parameters of plant-herbivore interactions. *PLoS One*, *9*(10), e110430.

Luz, F. A., Goetz, A. P. M., & Mendonça Jr, M. D. S. (2020). What drives gallers and parasitoids interacting on a host plant? A network approach revealing morphological coupling as the main factor. *Ecological Entomology*.

Luz, F., Goetz, A. and Mendonça, M., 2020. What drives gallers and parasitoids interacting on a host plant? A network approach revealing morphological coupling as the main factor. *Ecological Entomology*, *46*(2), pp.334-341.

Melián, C. J., Bascompte, J., Jordano, P., & Krivan, V. (2009). Diversity in a complex ecological network with two interaction types. *Oikos*, *118*(1), 122-130.

Morato, E. F., & Martins, R. P. (2006). An overview of proximate factors affecting the nesting behavior of solitary wasps and bees (Hymenoptera: Aculeata) in preexisting cavities in wood. *Neotropical Entomology*, *35*(3), 285-298.

Morris, R. J., Sinclair, F. H., & Burwell, C. J. (2015). Food web structure changes with elevation but not rainforest stratum. *Ecography*, *38*(8), 792-802.

Moura, R. R., Pitilin, R. B., & Buschini, M. L. (2019). Specialisation in prey capture drives coexistence among sympatric spider-hunting wasps. *Ecological Entomology*, *44*(5), 639-647.

Nether, M. C., Dudek, J., & Buschini, M. L. T. (2019). Trophic interaction and diversity of cavity-nesting bees and wasps (Hymenoptera: Aculeata) in Atlantic forest fragments and in adjacent matrices. *Apidologie*, *50*(1), 104-115.

Oliveira, J. B. B. S., Faria, M. L., Borges, M. A., Fagundes, M., & de Araújo, W. S. (2020). Comparing the plant-herbivore network topology of different insect guilds in Neotropical savannas. *Ecological Entomology*, *45*(3), 406-415.

Orr, D. B. (1988). Scelionid wasps as biological control agents: a review. *Florida Entomologist*, 506-528.

Osorio-Canadas, S., Arnan, X., Bassols, E., Vicens, N., & Bosch, J. (2018). Seasonal dynamics in a cavity-nesting bee-wasp community: Shifts in composition, functional diversity and host-parasitoid network structure. *PloS one*, *13*(10), e0205854.

Pitilin, R. B., Araújo, M. S., & Buschini, M. L. (2012). Individual specialization in the hunting-wasp *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *agamemnon* Richards (Hymenoptera: Crabronidae). *Zool Stud*, *51*, 655-662.

Power, E. F., & Stout, J. C. (2011). Organic dairy farming: impacts on insect–flower interaction networks and pollination. *Journal of Applied ecology*, 48(3), 561-569.

Proulx, S. R., Promislow, D. E., & Phillips, P. C. (2005). Network thinking in ecology and evolution. *Trends in ecology & evolution*, 20(6), 345-353.

Rezende, E. L., J. E. Lavabre, P. R. Guimaraes Jr, P. Jordano, and J. Bascompte . (2007). Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks. *Nature* 448: 925–928.

Sauve, A. M., Thébault, E., Pocock, M. J., & Fontaine, C. (2016). How plants connect pollination and herbivory networks and their contribution to community stability. *Ecology*, 97(4), 908-917.

Shinohara, N., Uchida, K., & Yoshida, T. (2019). Contrasting effects of land-use changes on herbivory and pollination networks. *Ecology and evolution*, 9(23), 13585-13595.

Spiesman, B. J., & Inouye, B. D. (2013). Habitat loss alters the architecture of plant–pollinator interaction networks. *Ecology*, 94(12), 2688-2696.

Staab, M., Pufal, G., Tschardtke, T., & Klein, A. M. (2018). Trap nests for bees and wasps to analyse trophic interactions in changing environments—A systematic overview and user guide. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(11), 2226-2239.

Tschardtke, T., Gathmann, A., & Steffan-Dewenter, I. (1998). Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and interactions. *Journal of applied ecology*, 35(5), 708-719.

Tylianakis, J., Veddeler, D., Lozada, T., Lopez, R. M., Benítez, P., Klein, A. M., de Koning, GHJ., Olschewski, R., Veldkamp, E., Navarrete, H., Onore, G. & Tschardtke, T. (2004). Biodiversity of land-use systems in coastal Ecuador and bioindication using trap-nesting bees, wasps, and their natural enemies. *Lyonia*, 6(2), 7-15.

Wolda, H. (1992). Trends in abundance of tropical forest insects. *Oecologia*, 89(1), 47-52.



Coexistência de vespas solitárias (Hymenoptera: Aculeata) caçadoras de aranhas: implicações da resolução taxonômica de redes complexas

Henrique Negrello Oliveira^{1*}, Everton Nei Lopes Rodrigues² e Milton de Souza Mendonça Júnior¹

¹*Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Bento Gonçalves 9500, Brasil.*

²*Laboratório de Diversidade e Sistemática de Arachnida, Programa de Pós-Graduação em Biologia, Universidade do Vale do Rio dos Sinos. São Leopoldo, Av. Unisinos 950, Brasil.*

*hnegrello@gmail.com

Resumo

Redes de interação ecológicas, construídas ao associar espécies que interagem em uma comunidade biológica, representam uma importante ferramenta na descrição de assembleias ecológicas. Ao prover um meio de abordar diferentes resoluções taxonômicas em uma mesma estrutura matemática, redes de interação permitem também detectar padrões do nível de espécies ao de comunidades. Tais padrões podem ser úteis para explicar a coexistência de insetos predadores e parasitóides, para os quais tem se dado pouca atenção às relações tróficas com suas presas dentro de redes complexas. Neste estudo, nós testamos se vespas sintópicas caçadoras de aranhas dos gêneros *Auplopus* e *Trypoxylon* (Hymenoptera: Aculeata) diferiam na utilização de recursos (ninhos, tipo e tamanho de presa) em uma área florestal de Mata Atlântica do sul do Brasil. Nós analisamos os efeitos que três diferentes

níveis de resolução taxonômica causaram nos parâmetros das redes calculadas. Foram coletadas 75 vespas e 1216 aranhas em dois verões consecutivos (2019-2020), com o uso de ninhos-armadilha. A maior parte das aranhas capturadas eram juvenis (80.4%), impedindo a determinação taxonômica a nível de gênero ou espécie. As três espécies de vespas coletadas (*Trypoxylon lactitarse*, *Trypoxylon agamemnon* e *Auplopus subaurarius*) apresentaram diferenças significantes quanto ao uso de recursos, com *Auplopus* usando ninhos e capturando aranhas de maior calibre que ambas *Trypoxylon*. Parâmetros como a densidade de ligação e especialização aumentaram com o grau de resolução taxonômica, enquanto a sobreposição de nicho diminuiu. A conectância e a modularidade foram particularmente instáveis, exibindo valores irregulares nos três níveis de resolução calculados. As variações causadas pela exclusão de juvenis nas redes de maior resolução taxonômica causaram desvios significativos na interpretação das métricas de rede. Nossos resultados reforçam a hipótese de que vespas sintópicas caçadoras de aranhas apresentam estratégias para evitar a competição interespecífica, porém mostram também que redes de interações que desconsideram os juvenis podem gerar abordagens imprecisas e artificiais desse sistema.

Palavras-chave

Conectância, vespas sintópicas, *Trypoxylon*, *Auplopus*, relações tróficas, partição de nicho.

Introdução

Derivar processos a partir de padrões em comunidades ecológicas é por vezes uma tarefa complexa, pois, por exemplo, inferir relações baseando-se apenas na coexistência de organismos pode gerar abordagens imprecisas (Freilich *et al.* 2018). Desse modo, o estudo de interações ecológicas surge como uma poderosa ferramenta na elucidação desses aspectos, por fornecer evidências robustas de associações entre organismos (Thompson *et al.* 2012; Poisot *et al.* 2016). A mensuração dessas interações, ao compor uma forma de acessar processos ecológicos e padrões associados, torna-se ainda mais relevante quando tratamos de ecossistemas neotropicais e suas ameaças crescentes nas últimas décadas (Myers *et al.* 2000; Tabarelli *et al.* 2004; Calmon *et al.* 2011). Visto que a maioria dos animais são insetos (Zhang, 2011) e um terço destes ocorre nos neotrópicos (Basset *et al.* 2012), insetos e sua

notável diversidade podem ser importantes modelos na caracterização de padrões e processos de diversificação biológica (Wolda 1992; Brown 1991). Um grupo particularmente útil para acessar essas informações é o de vespas caçadoras de aranhas que nidificam em cavidades (Coville 1987; Staab *et al.* 2018). Além de comporem um diverso grupo taxonômico e filogenético, essas vespas provisionam seus ninhos com outros artrópodes para alimentação de sua prole, tendo essa prole atacada por outras vespas, potencialmente revelando até três níveis tróficos de interação (presa, vespa e parasitóide/cleptoparasitóide). Essas interações podem ser amostradas através de ninhos-armadilha (feitos de madeira ou bambu), provendo um método simples, barato e de fácil padronização para construir redes de interação e testar hipóteses ecológicas (Gathmann *et al.* 1994; Tscharrntke *et al.* 1998; Staab *et al.* 2018).

Interações podem ainda ser abordadas sobre a perspectiva de redes complexas, uma ferramenta promissora para visualizar e entender a estrutura de comunidades (Thompson *et al.* 2012). Ao representar quantitativamente interações (links) entre espécies ou grupo de espécies (nós) dentro de uma mesma estrutura matemática, redes de interações permitem investigar questões desde o nível das espécies até o das comunidades (Poisot *et al.* 2016). Isso é especialmente útil ao lidar com artrópodes, cuja identificação a nível de espécie é difícil, ainda mais em países tropicais pouco estudados e muito diversos (Godfray *et al.* 1999). A abordagem em níveis taxonômicos superiores (*e.g.* gênero, família, etc) pode permitir incluir indivíduos que, caso contrário, seriam excluídos das análises, mesmo com a redução da resolução taxonômica. Ao prover também a possibilidade de analisar parâmetros e topologias de rede, redes de interações podem ser caracterizadas e então comparadas com outros estudos, trazendo à tona padrões amplos em sistemas ecológicos (Montesinos *et al.* 2017). Por exemplo, redes de interação mutualísticas tendem a ser mais aninhadas e generalistas (Bascompte *et al.* 2003; Bascompte & Jordano 2007), enquanto redes antagonísticas em geral apresentam padrões modulares e relações coevolutivas mais robustas (Blüthgen *et al.* 2008; Thébault & Fontaine 2010; Ibanez *et al.* 2016).

Uma questão-chave em ecologia e particularmente importante em redes antagonísticas é explicar a coexistência de organismos em uma comunidade (*e. g.* como e por que espécies coexistem?). Entre espécies sintópicas, a competição e disponibilidade de recursos são frequentemente determinantes na distribuição de organismos, quando barreiras geográficas não se fazem presentes (Cornell 2012; Clewlow *et al.* 2018; Polidori *et al.* 2018). Esses efeitos antagônicos mútuos podem levar a pressões evolutivas indiretas, onde a partição de nicho pode surgir como um meio de atenuar a competição (MacArthur & Levins 1967). No entanto, é importante apontar que a estrutura de partição de nicho não é necessariamente fruto

de competição passada, visto que a composição atual de uma comunidade pode também refletir invasões de espécies não competidoras (Connell 1980).

Redes de interação envolvendo vespas solitárias predadoras de aranhas têm sido abordadas em múltiplos estudos (Albrecht *et al.* 2007; Morris *et al.* 2014; Osorio-Canadas *et al.* 2018), porém surpreendentemente poucos trabalhos têm investigado as interações com suas presas (Falcón *et al.* 2019). Além disso, a amplitude geográfica e a falta de padronização desses trabalhos (sazonalidade da amostragem, número de ninhos-armadilha empregados, frequência de inspeção) podem dificultar a comparação de parâmetros de rede sensíveis à riqueza e abundância das espécies amostradas. Assim, estudos que se proponham a caracterizar os processos estruturantes dessas comunidades podem ser úteis, revelando a condicionalidade das interações (Morris *et al.* 2014; Moura *et al.* 2019; Luz *et al.* 2020).

Neste estudo, nós comparamos a diferenciação no uso de recursos (tipos de ninho-armadilha e aranhas) entre diferentes vespas solitárias; e então construímos redes de interação entre as vespas e as aranhas, com três níveis de determinação taxonômica para as últimas. Os objetivos do estudo foram: (1) Investigar a utilização de recursos das espécies de vespa (diâmetro de ninhos, tipos e tamanhos de aranhas); (2) Caracterizar as interações tróficas desse sistema e suas topologias dentro de redes de interação (*e. g.* conectância, especialização, aninhamento, modularidade); (3) Comparar os parâmetros obtidos entre as redes com aranhas a nível de família, gênero e espécie. Nossas hipóteses foram: (1) Vespas solitárias caçadoras de aranhas apresentarão mecanismos de partição de nicho, de modo a reduzir a competição; (2) As redes de interação apresentarão uma topologia mais modular do que aninhada, como esperado para redes antagonísticas; (3) Os parâmetros de rede (conectância, densidade de ligação, modularidade) serão afetados pelo nível de resolução taxonômica, modificando suas propriedades emergentes de forma desproporcional à mera redução de nós, já que a exclusão de juvenis fornecerá um subconjunto da amostra total para análise em redes no nível de gênero e espécie.

Materiais e métodos

Área de estudo

Esse estudo foi realizado no Morro Santana (altitude máxima 311m), um morro granítico situado na região leste de Porto Alegre - Brasil (30°04' S, 51°07' W), estando coberto por floresta ombrófila densa nas encostas e por um mosaico de mata/campo ao topo.

É uma reconhecida área de ecótono, estando sujeita a transições de campo/mata ao longo dos últimos milhares de anos (Overbeck *et al.* 2005; Behling *et al.* 2007). Esse morro representa uma das áreas mais preservadas restantes em Porto Alegre, possuindo diversas formações vegetais como Mata Atlântica e Floresta Subtropical Estacional. A área está a caminho de tornar-se uma unidade de conservação.

Amostragem

As vespas e as aranhas deste estudo foram obtidas através da instalação de postes com ninhos-armadilha em trilhas florestais no Campus do Vale - UFRGS, situado no Morro Santana, Porto Alegre. Os ninhos-armadilha consistiam em seções de caules de bambu (alguns vazados e outros fechados pelo septo do nó) com 70mm de comprimento, com diâmetros variando entre 6 e 16mm. Conjuntos de ninhos-armadilha com 12 unidades cada foram instalados em postes a 1.7m de altura do solo. Cada conjunto tinha 6 caules vazados e 6 caules fechados. Ao todo, foram instalados 13 postes, com uma distância mínima de 15m entre eles.

As amostragens foram realizadas nos verões de 2019 e 2020, entre janeiro e março de cada ano, totalizando 16 semanas. A inspeção dos ninhos foi semanal, com auxílio de um otoscópio para verificação da presença de ninhos/vespas dentro dos caules. Em caso de ocupação, os ninhos eram removidos e substituídos por novos de mesmo diâmetro. Se o macho-guarda estivesse presente, o mesmo também era coletado. As unidades ocupadas foram levadas ao laboratório e abertas longitudinalmente, de forma a expor os ninhos preservando a quantidade de células (câmaras individuais) dentro do bambu. Células foram consideradas válidas quando continham ao menos uma pupa ou aranha dentro delas, desconsiderando-se ninhos vazios e as que continham somente o macho-guarda.

Aranhas de todas as células foram identificadas (a nível de família), fotografadas e mensuradas (comprimento prossoma-opistossoma), e depois devolvidas ao ninho para a conclusão do desenvolvimento da larva e obtenção do adulto. Caso o macho-guarda já estivesse presente no ninho ou a larva percesse, as aranhas provenientes dessas células eram fixadas em álcool para identificação taxonômica mais refinada. Vespas adultas coletadas *in situ* e emergentes das células foram congeladas e fixadas a seco em coleção entomológica.

A determinação taxonômica das vespas deu-se majoritariamente por indivíduos adultos, mas também foi utilizada a arquitetura dos ninhos (Krombein 1967; Coville &

Coville 1980; Buschini *et al.* 2007). As demais aranhas e vespas utilizadas neste estudo foram identificadas através de chaves apropriadas e consulta a especialistas, tendo material biológico representativo do trabalho depositado nas coleções de especialistas e no Laboratório de Ecologia de Interações – UFRGS.

Análise de dados

Para testar as diferenças no tamanho das presas capturadas e nos diâmetros de ninhos utilizados entre as espécies de vespas, foram aplicados testes não-paramétricos (teste U de Mann-Whitney e Kruskal-Wallis), tendo em vista a não aderência das variáveis a distribuições normais.

Redes de interação e seus parâmetros associados foram calculadas através do pacote *bipartite* (Dormann *et al.* 2008), no ambiente R (versão 4.0.4, R Development Core Team 2020), partindo da matriz de interações quantitativas. Como o nível de detalhamento taxonômico pode afetar fortemente a estrutura de redes complexas, e essas vespas tendem a capturar muitas aranhas juvenis, cuja identificação além do nível de família é imprecisa (Assis & Camillo 1997; Gonzaga & Vasconcellos-Neto 2006; Buschini *et al.* 2006), foram calculadas redes diferentes a nível de família, gênero e espécie de aranha. A conectância é a proporção de interações realizadas dentre todas as possíveis, dado o número de espécies de cada nível trófico na comunidade amostrada. Densidade de ligação corresponde ao número médio de interações realizadas por espécie naquela rede. Já a especialização (H_2') é um índice a nível de rede baseado na frequência das interações, onde quanto maior o índice (que varia de 0 a 1), mais especializadas são as espécies em termos da interação estudada.

Também foram calculados o aninhamento (se espécies com menos parceiros interagem com subconjuntos dos parceiros das espécies que têm mais parceiros), a modularidade de rede (presença de grupos de espécies que interagem mais entre si do que com outras) e a sobreposição de nicho alimentar das vespas. Para o aninhamento foi calculado o índice NODF (aninhamento baseado em sobreposição e preenchimento decrescente) e para testar a significância de seu valor, o modelo nulo NODF (Ce) (1000 aleatorizações, total de linhas e colunas proporcionais). Ambos foram calculados por meio do software ANINHADO (Guimarães & Guimarães Jr. 2006). Para a modularidade foi utilizado o algoritmo *QuaBiMo* (Dormann & Strauss 2013), que detecta módulos em redes quantitativas baseando-se em Anelamento Simulado (SA) e modelos *Markov Chain Monte*

Carlo (MCMC). Por fim, para testar diferenças entre as presas capturadas pelas espécies de vespas, a sobreposição de nicho alimentar do nível trófico superior (vespas), foi calculada pelo índice Morisita-Horn, um índice de similaridade baseado em Teoria da Informação (Krebs 1989). Ambos foram testados contra modelos nulos (1000 aleatorizações, total de linhas e colunas proporcionais) disponíveis no pacote *bipartite*.

Resultados

História de vida e preferência de ninhos

Foram ocupados 100 ninhos-armadilha durante a amostragem, pertencendo a 3 espécies de vespas solitárias (Fig. 1c, 1d e 1e). *Trypoxylon (Trypargilum) lactitarse* (n=76) foi a espécie mais abundante, seguida de *Auplopus subaurarius* (n=22) e *Trypoxylon (Trypargilum) agamemnon* (n=1). Também foi coletado um único ninho de uma abelha solitária (*Megachile* sp.), excluída das análises. *Trypoxylon lactitarse*, uma vespa predadora (múltiplas aranhas por célula) construiu 162 células (120 válidas). Vinte e oito de seus ninhos foram provisionados até a capacidade máxima (3-4 células, 36.8%) e 14 até a capacidade intermediária (1-2 células, 18.4%). Os 35 ninhos restantes (46.1%) ainda continham o macho-guarda, indicando que ainda não havia sido encerrado o processo de provisionamento. *Trypoxylon agamemnon*, também predadora, provisionou 1 ninho com uma única célula. Já *Auplopus subaurarius*, uma vespa parasitóide (uma aranha por célula), construiu 44 células (24 válidas).

Foram obtidas 75 vespas adultas neste estudo. *T. lactitarse* (n=70) foi a espécie mais abundante, tendo 35 machos-guarda e 35 provenientes das incubadoras. A taxa de mortalidade de incubação para esta espécie foi relativamente baixa (34%), apesar das falhas no desenvolvimento da larva (22.6%) e da pupa (11.4%). Isso não resultou em um problema na identificação das células, já que bastava a presença do macho-guarda ou a eclosão de ao menos um adulto por ninho para determinação da espécie (Fig. 1a). Já *A. subaurarius* (n=4) teve mortalidade de larvas e pupas mais alta (78.5%), provavelmente em razão da fragilidade dos imaturos durante a abertura das células. Em razão disso, usamos majoritariamente a arquitetura do ninho para determinação desta espécie (Fig. 1b). Para *T. agamemnon* (n=1), um macho-guarda estava presente no único ninho coletado.

Foi observada uma diferença na preferência por diâmetros de ninho entre *T. lactitarse* e *A. subaurarius* (Mann-Whitney, $U = 514.5$, $P < 0.004$), com *T. lactitarse* preferindo ninhos menores (média = 9.03, desvio padrão = ± 1.97 mm) que *A. subaurarius* (11.04 ± 3.01 mm) (Fig. 2a). *T. agamemnon* foi excluída dessa análise, por ter somente 1 ninho amostrado. Quanto à estrutura do ninho-armadilha (vazado ou fechado) foi observada uma forte preferência pelo tipo fechado entre as espécies (98 de 99 ninhos), com um único ninho-armadilha vazado sendo ocupado por *A. subaurarius*.

Tamanho e riqueza de presas coletadas

Foram capturadas pelas vespas 1216 aranhas pertencendo a 13 famílias (Tab. 1). A grande maioria era composta de juvenis ($n=977$, 80.4% do material), impedindo a determinação taxonômica a nível de gênero ou espécie. *T. lactitarse* foi responsável pela grande maioria destas (1184 aranhas, 11 famílias), provavelmente em razão do hábito predador e do grande número de células provisionadas. As famílias capturadas por esta espécie foram Araneidae (91.98%), Salticidae e Anyphaenidae (2.79% cada), Deinopidae (0.67%), Uloboridae (0.50%), Mimetidae (0.33%), Theridiidae (0.25%), Senoculidae, Sparassidae e Tetragnathidae (0.16% cada), e Thomisidae (0.08%). *A. subaurarius* (24 aranhas, 4 famílias), por sua vez, capturou aranhas das famílias Anyphaenidae (58.33%), Salticidae (33.33%), Amaurobiidae e Corinnidae (4.17% cada). Todas as 7 aranhas capturadas por *T. agamemnon* eram da família Anyphaenidae.

Das 792 aranhas selecionadas para identificação mais precisa, somente 239 eram adultos, permitindo a determinação a nível de gênero ou espécie. *T. lactitarse* capturou 21 espécies (162 indivíduos) de 27 gêneros (220 indivíduos), incluindo *Araneus unanims* (31.48%), *Eustala taquara* (18.52%), *Araneus vincibilis* (11.11%) e *Trichonephila clavipes* (7.41%). *A. subaurarius* capturou 5 espécies (15 indivíduos) de 6 gêneros (17 indivíduos), principalmente *Jessica osoriana* (60%), *Breda cruciata* e *Coryphasia albibarbis* (13.33% cada). *T. agamemnon* capturou um único adulto, identificado a nível de gênero (*Aysha* sp.). Uma lista completa está disponível no apêndice 1 do material suplementar.

O tamanho médio das presas também diferiu entre as espécies de vespa (Tab. 2), com *T. agamemnon* ($n=7$, 4.85 ± 0.45 mm) e *T. lactitarse* ($n=1184$, 5.54 ± 1.78 mm) capturando presas menores que *A. subaurarius* ($n=24$, 10.47 ± 2.24 mm). Como as vespas capturaram famílias de aranhas distintas, testamos a diferença de tamanho das presas apenas para as

famílias em comum entre cada par de vespas. *A. subaurarius* capturou aranhas maiores das famílias Anyphaenidae (n=14, 12.01 ±1.34mm) e Salticidae (n=8, 9.12 ±1.13mm), quando em comparação com as outras espécies. *T. lactitarse* capturou salticídeos menores (n=33, 6.79 ±1.21mm) que *A. subaurarius*, mas anifenídeos maiores (n=33, 5.99 ±1.32mm) que *T. agamemnon* (Fig. 2b e 2c).

Redes de interações e parâmetros de redes

Redes de interação foram construídas a nível de família, gênero e espécie de aranhas (Fig. 3), e seus parâmetros básicos foram calculados (Tab. 3). A densidade de ligação aumentou com o grau de resolução taxonômica, como esperado pelo acréscimo de espécies em um dos níveis tróficos (aranhas). A especialização da rede (H_2') também aumentou com a resolução, provavelmente em razão do número decrescente de interações compartilhadas entre as espécies de vespa.

A conectância diminuiu com o progresso da resolução taxonômica, com exceção do valor calculado a nível de espécie (51%). Porém, atribuímos esse aumento ao número inferior de espécies nessa matriz (26, ao invés de 35), também em razão da exclusão de uma das espécies do nível trófico superior, o que reduziu o número de interações possíveis da rede. Isso também explica a maior densidade de ligação a nível de espécie, mesmo com um número menor de nós do que a nível de gênero (24, ao invés de 32).

Os valores de aninhamento foram relativamente constantes, apesar de não apresentarem valores significativos a nível de família (NODF = 40.5; $p < 0.8$), gênero (NODF = 32.94; $p = 1$) ou espécie (NODF = 38; $p = 1$). A sobreposição de nicho alimentar decresceu acentuadamente com o aumento da resolução taxonômica, apresentando valores significativos em todos os níveis calculados (família, gênero e espécie: $p < 0.001$).

As redes de interação apresentaram dois módulos nos três níveis de resolução taxonômica testados (Fig. 4). A nível de família ($Q= 0.046$; $p < 0.001$), um módulo conteve *A. subaurarius* e *T. agamemnon*, e o outro *T. lactitarse*. A nível de gênero ($Q= 0.08$; $p < 0.001$) *T. lactitarse* e *A. subaurarius* constituíram um módulo, e *T. agamemnon* compôs o outro. A nível de espécie ($Q= 0.15$; $p < 0.001$), as duas espécies de vespas presentes (*T. lactitarse* e *A. subaurarius*) estavam em módulos distintos.

Discussão

Corroborando nossa primeira hipótese, observamos que vespas solitárias, ao coexistirem, apresentam preferências distintas quanto a utilização de seus recursos (diâmetro dos ninhos, diversidade e tamanho das aranhas capturadas), sugerindo a existência de partição de nicho (Finke & Snyder 2008; Cornell 2012) como força estruturante nesse sistema. Para as duas espécies de vespa mais abundantes (*T. lactitarse* e *A. subaurarius*), nossos dados apontam que houve diferenças no tamanho dos ninhos utilizados. Apesar da raridade da espécie menos coletada (*T. agamemnon*) ter impedido essa comparação em nossos dados, há evidências mostrando que ela utiliza ninhos menores que as anteriores (Buschini & Fajardo 2010). Essa raridade poderia ser explicada por esta ser uma espécie característica de floresta ombrófila mista (Buschini & Fajardo 2010; Buschini *et al.* 2010). O nível de sobreposição do nicho alimentar foi menor nas redes com maior resolução taxonômica (gênero = 1.8% e espécie = 0.2%), e na rede a nível de família, onde atingiu o maior valor (29%), o tamanho das aranhas capturadas diferiu entre as três espécies de vespas solitárias. Isso tudo sugere que independente do nível de resolução taxonômica das redes, a partição de nicho aparenta desempenhar um papel importante na coexistência dessas espécies, como sugerido sobretudo para as *Trypoxylon* (Araújo & Gonzaga 2007; Falcón *et al.* 2019; Moura *et al.* 2019).

A preferência alimentar dessas vespas foi consistente com outros estudos realizados no Brasil, marcadamente a nível de família das presas (Camillo & Brescovit 1999; Gonzaga e Vasconcellos-Neto 2006; Buschini *et al.* 2008; Pitilin *et al.* 2012). Entretanto, ao menos para a espécie de vespa mais abundante (*T. lactitarse*), as aranhas mais coletadas foram do gênero *Araneus* ao invés de *Eustala*, bem mais dominante nos estudos supracitados. Essa mudança ilustra bem a problemática que o grau de resolução taxonômica impõe, pois isto poderia ser fruto de diferenças geográficas na composição das presas (Rodrigues *et al.* 2015; Piel 2018) ou meramente do subconjunto de adultos passíveis de identificação (nesse estudo, apenas 31% dos indivíduos selecionados para identificação).

A conectância das redes foi intermediária, com valores entre 35-51% (apesar do último valor, para a rede de espécie, ter sido maior que o esperado pela exclusão de uma espécie de vespa). Nether *et al.* (2019) também encontrou valores próximos a 30%, apesar de gerar redes entre as vespas e seus parasitóides. Esses valores podem parecer altos para redes antagonísticas, que tendem a ser menos conectadas e mais modulares (Pires & Guimarães 2013), porém Rodrigues & Boscolo (2020), em um trabalho comparando parâmetros de rede

em resposta a resolução taxonômica, argumentam que níveis mais baixos de resolução podem “inflar” parâmetros como a conectância. Baixos valores de conectância podem sugerir a existência de processos ecológicos impedindo a concretização de algumas interações, como argumentado anteriormente (Poisot & Gravel 2014).

Nós também observamos redes com altos índices de especialização, especialmente para as resoluções a nível de gênero e espécie (alcançando valores acima de 90%). Apesar de tais valores poderem estar sendo inflados pela sub-amostra de adultos identificados (19.6% de todas as aranhas capturadas), é notável que não se observou a formação de módulos independentes (*i. e.* não conectados entre si), já que as vespas continuaram a caçar aranhas em comum mesmo na sub-amostra de adultos identificados. Isso pode denotar também, em algum nível, a presença de processos evolutivos limitando a maioria das interações, e consequentemente favorecendo a especialização dos organismos (Lewinson *et al.* 2006; Falcón *et al.* 2019). Podemos ver reflexos disso na formação de módulos para as três redes testadas, corroborando nossa segunda hipótese, de que as redes apresentariam uma estrutura modular ao invés de aninhada (Pires & Guimarães 2012; Rodrigues & Boscolo 2020). Apesar de significativa, a modularidade apresentou valores muito baixos de Q (quanto maior o Q , mais se justifica a divisão da rede em módulos), o que pode ser fruto de redes pequenas em número de espécies, contendo somente dois módulos. O valor absoluto de Q é dependente do tamanho da rede (Dormann & Strauss 2013, Thébault 2013), e redes contendo mais espécies tendem a apresentar valores mais altos (Allesina & Pascual 2009). Essa dinâmica é reiterada pela própria instabilidade dos módulos nas três redes, agregando espécies distintas de vespa em cada nível de resolução taxonômica.

Apesar de não significantes, os valores de aninhamento apresentaram características de outras redes antagonísticas, como as de herbivoria (NODF < 50% e conectância < 40%; Rodrigues & Boscolo 2020). A consistência desses valores para todas as três redes geradas demonstram a robustez deste parâmetro ao nível de resolução taxonômica (mesmo na sub-amostra de adultos identificados), como mostrado por Renaud *et al.* (2020).

Por fim, as diferentes respostas dos parâmetros de rede nas redes calculadas corroboram nossa terceira hipótese, de que os parâmetros respondem desproporcionalmente à redução de nós causada pela resolução taxonômica mais branda. O efeito foi mais pronunciado em parâmetros como conectância, densidade de ligação e modularidade, mostrando que essas alterações podem impactar significativamente os resultados e subsequentes conclusões dessas redes. Podemos apontar pelo menos três razões para essas variações: primeiramente, como citado, a perda de informação por consequência da redução

de nós na rede taxonômica com menor resolução (i.e. família); em segundo, o número menor de interações disponíveis para as redes de gênero e espécie (19.6% e 14.5% da rede original, respectivamente) em função da exclusão de juvenis; e por último, o fato de não sabermos se o subconjunto restante de adultos é representativo da amostra total, o que poderia levar a desvios significativos nas matrizes geradas a nível de gênero e espécie.

Como o tamanho das aranhas parece ser um fator relevante na escolha de juvenis (Cross *et al.* 1975; Coville 1987; Falcón *et al.* 2019), vespas podem estar capturando desproporcionalmente aranhas juvenis de espécies que não seriam capazes de capturar quando adultos, desviando o foco de espécies centrais em redes com resolução taxonômica mais refinada. Visto que a determinação taxonômica precisa de aranhas juvenis não é aconselhada (Olszak *et al.* 1992; Mason *et al.* 1997), nós recomendamos que, para pesquisas futuras, a categorização de juvenis em morfoespécies pode ser útil (Oliver & Beattie 1996; Derraik *et al.* 2002), fornecendo um nível mais refinado de resolução taxonômica para esses indivíduos, que compõe boa parte do material. Rodrigues & Buscolo (2020) também argumentam que, especialmente para redes antagonísticas, a determinação a nível de espécie pode se fazer necessária, já que tais redes tendem a apresentar relações evolutivas mais estreitas.

Nosso trabalho é particularmente inovador ao prover dados de coletas semanais, ao invés de quinzenais ou mensais como é comum na literatura (Buschini *et al.* 2007; Buschini & Woiski 2008; Morris *et al.* 2014; Falcón *et al.* 2019; Moura *et al.* 2019). Isso possibilitou dar mais foco às interações entre as vespas e aranhas, já que as larvas tinham menos tempo de consumir a(s) presas(s) no tempo entre coletas. De fato, todas as células amostradas (com exceção das contendo somente o macho-guarda) ainda continham larvas em estágios iniciais consumindo aranhas, preservando a maioria das relações tróficas subjacentes. Entretanto, quase metade das células de *A. subaurarius* (20 de 44) ainda estavam em construção, sem presas ou larvas dentro. Como o tempo de desenvolvimento das larvas desse gênero é geralmente superior a duas semanas (Buschini *et al.* 2007; Quijano-Cuervo *et al.* 2021) e seus ninhos são característicos, sugerimos que trabalhos futuros com amostragens semanais adiem a coleta do ninho em uma semana, caso se encontrem células inacabadas.

Nosso trabalho também é importante ao comparar vespas *Trypoxylon* e *Auplopus*, que apesar da coexistência, tendem a ser abordadas separadamente em trabalhos ecológicos. Isso pode, em última análise, mascarar efeitos antagônicos mútuos que tais espécies exercem umas sobre as outras. Com esses resultados, podemos concluir que a coexistência dessas vespas solitárias caçadoras de aranhas indica a presença de partição de nicho, já que há claras

diferenças no uso de ninhos, de tipos e de tamanhos de aranhas. A resposta dos parâmetros de rede à resolução taxonômica também se mostrou especialmente controversa, e sugerimos que, se possível, novos estudos com redes façam uso de morfoespécies para abordagens mais seguras e descritivas do sistema.

Conflitos de interesse

Os autores declaram não haver conflitos de interesse.

Agradecimentos

Gostaríamos de agradecer às equipes do Laboratório de Ecologia de Interações (UFRGS), Laboratório de Sistemática de Arachnida (Unisinos) e Laboratório de Biologia e Ecologia de Vespas e Abelhas (Unicentro) por todo o suporte oferecido.

Referências

- Albrecht M, Duelli P, Schmid B & Müller CB. 2007. Interaction diversity within quantified insect food webs in restored and adjacent intensively managed meadows. *Journal of Animal Ecology* **76**, 1015-1025.
- Allesina S & Pascual M. 2009. Food web models: a plea for groups. *Ecology letters* **12**, 652-662.
- Araújo MS & Gonzaga MO. 2007. Individual specialization in the hunting wasp *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *albonigrum* (Hymenoptera, Crabronidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **61**, 1855-1863.
- Assis JM & Camillo E. 1997. Diversidade, sazonalidade e aspectos biológicos de vespas solitárias (Hymenoptera: Sphecidae: Vespidae) em ninhos armadilhas na região de Ituiutaba, MG. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* **26**, 335-347.
- Bascompte J & Jordano P. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **38**, 567-593.
- Bascompte J, Jordano P, Melián CJ & Olesen JM. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **100**, 9383-9387.
- Basset Y, Cizek L, Cuénoud P, *et al.* 2012. Arthropod diversity in a tropical forest. *Science* **338**, 1481-1484.
- Behling H, Pillar VD, Müller SC & Overbeck GE. 2007. Late-Holocene fire history in a forest-grassland mosaic in southern Brasil: Implications for conservation. *Applied Vegetation Science* **10**, 81-90.
- Brown Jr KS. 1991. Conservation of neotropical environments: insects as indicators. *The conservation of insects and their habitats* **349**, 404.
- Buschini M, Borba N & Brescovit A. 2008. Patterns of prey selection of *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *lactitarse* Saussure (Hymenoptera: Crabronidae) in southern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* **68**, 519-528.
- Buschini M, Luz V & Basilio S. 2007. Comparative aspects of the biology of five *Auplopus* species (Hymenoptera; Pompilidae; Pepsinae) from Brazil. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **45**, 329-335.

- Buschini M, Niesing F & Wolff L. 2006. Nesting biology of Trypoxylon (Trypargilum) lactitarse Saussure (Hymenoptera, Crabronidae) in trap-nests in southern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* **66**, 919-929.
- Buschini MLT, Caldas TR, Borba NA & Brescovit AD. 2010. Spiders used as prey by the hunting wasp Trypoxylon (Trypargilum) agamemnon Richards (Hymenoptera: Crabronidae). *Zoological Studies* **49**, 169-175.
- Buschini MLT & Fajardo S. 2010. Biology of the solitary wasp Trypoxylon (Trypargilum) agamemnon Richards 1934 (Hymenoptera: Crabronidae) in trap-nests. *Acta Zoologica* **91**, 426-432.
- Buschini MLT & Woiski TD. 2008. Alpha–beta diversity in trap-nesting wasps (Hymenoptera: Aculeata) in Southern Brazil. *Acta Zoologica* **89**, 351-358.
- Calmon M, Brancalion PH, Paese A, *et al.* 2011. Emerging threats and opportunities for large-scale ecological restoration in the Atlantic Forest of Brazil. *Restoration Ecology* **19**, 154-158.
- Camillo E & Brescovit AD. 1999. Spiders (Araneae) captured by Trypoxylon (Trypargilum) lactitarse (Hymenoptera: Sphecidae) in southeastern Brazil. *Revista de biología tropical* **47**, 151-162.
- Clellow HL, Takahashi A, Watanabe S, Votier SC, Downie R & Ratcliffe N. 2019. Niche partitioning of sympatric penguins by leapfrog foraging appears to be resilient to climate change. *Journal of Animal Ecology* **88**, 223-235.
- Connell JH. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*, 131-138.
- Cornell HV. 2012. Niche overlap. In: *Encyclopedia of theoretical ecology*. eds pp. 489-497. University of California Press.
- Coville RE. 1987. Spider-hunting sphecid wasps. In: *Ecophysiology of spiders* (eds pp. 309-318. Springer.
- Coville RE & Coville PL. 1980. Nesting biology and male behavior of Trypoxylon (Trypargilum) tenocitlan in Costa Rica (Hymenoptera: Sphecidae). *Annals of the Entomological Society of America* **73**, 110-119.
- Cross EA, Stith MG & Bauman TR. 1975. Bionomics of the organ-pipe mud-dauber, Trypoxylon politum (Hymenoptera: Sphecoidea). *Annals of the Entomological Society of America* **68**, 901-916.

- Derraik JG, Closs GP, Dickinson KJ, Sirvid P, Barratt BI & Patrick BH. 2002. Arthropod morphospecies versus taxonomic species: a case study with Araneae, Coleoptera, and Lepidoptera. *Conservation Biology* **16**, 1015-1023.
- Dormann CF, Gruber B & Fründ J. 2008. Introducing the bipartite package: analysing ecological networks. *interaction* **1**.
- Dormann CF & Strauss R. 2014. A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. *Methods in Ecology and Evolution* **5**, 90-98.
- Falcón-Brindis A, Rodríguez-Estrella R & Jiménez ML. 2019. Disentangling the coexistence strategies of mud-daubing wasp species through trophic analysis in oases of Baja California peninsula. *Plos one* **14**, e0225266.
- Finke DL & Snyder WE. 2008. Niche partitioning increases resource exploitation by diverse communities. *Science* **321**, 1488-1490.
- Freilich MA, Wieters E, Broitman BR, Marquet PA & Navarrete SA. 2018. Species co-occurrence networks: Can they reveal trophic and non-trophic interactions in ecological communities? *Ecology* **99**, 690-699.
- Gathmann A, Greiler H-J & Tschardt T. 1994. Trap-nesting bees and wasps colonizing set-aside fields: succession and body size, management by cutting and sowing. *Oecologia* **98**, 8-14.
- Godfray H, Lewis O & Memmott J. 1999. Studying insect diversity in the tropics. In: *Changes and Disturbance in Tropical Rainforest in South-East Asia* (eds pp. 87-100. World Scientific.
- Gonzaga MO & Vasconcellos-Neto J. 2006. Nesting characteristics and spiders (Arachnida: Araneae) captured by *Auplopus argutus* (Hymenoptera: Pompilidae) in an area of Atlantic Forest in southeastern Brazil. *Entomological news* **117**, 281-287.
- Guimaraes Jr PR & Guimaraes P. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling & Software* **21**, 1512-1513.
- Ibanez S, Arène F & Lavergne S. 2016. How phylogeny shapes the taxonomic and functional structure of plant–insect networks. *Oecologia* **180**, 989-1000.
- Krebs C. 1989. *Ecological Methodology* Harper and Row. *New York*.
- Krombein KV. 1967. *Trap-nesting wasps and bees: life histories, nests, and associates*. Smithsonian Press.

- Lewinsohn TM, Loyola RD & Prado PI. 2006. Matrizes, redes e ordenações: a detecção de estrutura em comunidades interativas. *Oecologia brasiliensis* **10**, 6.
- Luz FA, Goetz APM & Mendonça Jr MdS. 2020. What drives gallers and parasitoids interacting on a host plant? A network approach revealing morphological coupling as the main factor. *Ecological Entomology*.
- MacArthur R & Levins R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The american naturalist* **101**, 377-385.
- Mason R, Jennings D, Paul H & Wickman B. 1997. Patterns of spider (Araneae) abundance during an outbreak of western spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae). *Environmental Entomology* **26**, 507-518.
- Montesinos-Navarro A, Hiraldo F, Tella JL & Blanco G. 2017. Network structure embracing mutualism–antagonism continuums increases community robustness. *Nature ecology & evolution* **1**, 1661-1669.
- Morris RJ, Sinclair FH & Burwell CJ. 2015. Food web structure changes with elevation but not rainforest stratum. *Ecography* **38**, 792-802.
- Moura RR, Pitilin RB & Buschini ML. 2019. Specialisation in prey capture drives coexistence among sympatric spider-hunting wasps. *Ecological Entomology* **44**, 639-647.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GA & Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**, 853-858.
- Nether MC, Dudek J & Buschini MLT. 2019. Trophic interaction and diversity of cavity-nesting bees and wasps (Hymenoptera: Aculeata) in Atlantic forest fragments and in adjacent matrices. *Apidologie* **50**, 104-115.
- Oliver I & Beattie AJ. 1996. Invertebrate morphospecies as surrogates for species: a case study. *Conservation biology* **10**, 99-109.
- Olszak R, Luczak J & Zajac R. 1992. Species composition and numbers of spider communities occurring on different species of shrubs. *Ekologia Polska* **2**, 287-313.
- Osorio-Canadas S, Arnan X, Bassols E, Vicens N & Bosch J. 2018. Seasonal dynamics in a cavity-nesting bee-wasp community: Shifts in composition, functional diversity and host-parasitoid network structure. *PloS one* **13**, e0205854.

- Overbeck GE, Müller S, Pillar V & Pfadenhauer J. 2006. Floristic composition, environmental variation and species distribution patterns in burned grassland in southern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* **66**, 1073-1090.
- Piel WH. 2018. The global latitudinal diversity gradient pattern in spiders. *Journal of Biogeography* **45**, 1896-1904.
- Pires MM & Guimaraes Jr PR. 2013. Interaction intimacy organizes networks of antagonistic interactions in different ways. *Journal of The Royal Society Interface* **10**, 20120649.
- Pitilin RB, Araújo MS & Buschini ML. 2012. Individual specialization in the hunting-wasp *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *agamemnon* Richards (Hymenoptera: Crabronidae). *Zool Stud* **51**, 655-662.
- Poisot T & Gravel D. 2014. When is an ecological network complex? Connectance drives degree distribution and emerging network properties. *PeerJ* **2**, e251.
- Poisot T, Stouffer DB & Kéfi S. 2016. Describe, understand and predict: why do we need networks in ecology? *Functional Ecology*, **30**, 1878–1882
- Polidori C, Nucifora M & Sánchez-Fernández D. 2018. Environmental niche unfilling but limited options for range expansion by active dispersion in an alien cavity-nesting wasp. *BMC ecology* **18**, 1-12.
- Quijano-Cuervo LG, Badillo-Montano R & Falcón-Brindis A. 2021. Nesting ecology and first description of the male of *Auplopus auripilus* Cresson (Hymenoptera: Pompilidae). *International Journal of Tropical Insect Science* **41**, 323-331.
- R Core Team 2020. R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria.
- Renaud E, Baudry E & Bessa-Gomes C. 2020. Influence of taxonomic resolution on mutualistic network properties. *Ecology and evolution* **10**, 3248-3259.
- Rodrigues BN & Boscolo D. 2020. Do bipartite binary antagonistic and mutualistic networks have different responses to the taxonomic resolution of nodes? *Ecological Entomology* **45**, 709-717.
- Rodrigues EN, Mendonça Jr MdS, Rodrigues PE & Ott R. 2015. Diversity, composition and phenology of araneid orb-weavers (Araneae, Araneidae) associated with riparian forests in southern Brazil. *Iheringia. Série Zoologia* **105**, 53-61.

- Staab M, Pufal G, Tschardt T & Klein AM. 2018. Trap nests for bees and wasps to analyse trophic interactions in changing environments—A systematic overview and user guide. *Methods in Ecology and Evolution* **9**, 2226-2239.
- Tabarelli M, Da Silva JMC & Gascon C. 2004. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. *Biodiversity & Conservation* **13**, 1419-1425.
- Thébault E. 2013. Identifying compartments in presence–absence matrices and bipartite networks: insights into modularity measures. *Journal of Biogeography* **40**, 759-768.
- Thébault E & Fontaine C. 2010. Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science* **329**, 853-856.
- Thompson RM, Brose U, Dunne JA, *et al.* 2012. Food webs: reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends in ecology & evolution* **27**, 689-697.
- Tschardt T, Gathmann A & Steffan-Dewenter I. 1998. Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and interactions. *Journal of applied ecology* **35**, 708-719.
- Wolda H. 1992. Trends in abundance of tropical forest insects. *Oecologia* **89**, 47-52.
- Zhang Z-Q. 2011. *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*. Magnolia press.

Material suplementar

Apêndice I. Aranhas (família, gênero e espécie) capturadas pelas espécies de vespa. Os dados no nível de família são os totais (número de indivíduos de aranha: n=1216), porém os de gênero e espécie (n=239 e n=177, respectivamente) são baseados na sub-amostra de adultos identificados a cada nível taxonômico. ♦ Todos os indivíduos capturados somente pela espécie de vespa indicada.

Aranhas capturadas						Vespa coletora		
Família	nº	Gênero	nº	Espécie	nº	<i>T. lactitarse</i>	<i>A. subaurarius</i>	<i>T. agamemnon</i>
Amaurobiidae	1						♦	
Anyphaenidae	54					33	14	7
		<i>Anyphaenoides</i>	1				♦	
				<i>A. clavipes</i>	1		♦	
		<i>Ayscha</i>	9			8		1
		<i>Jessica</i>	10				♦	
				<i>J. osoriana</i>	10		♦	
		<i>Sanogasta</i>	1			♦		
		<i>Tasata</i>	4			♦		
		<i>Xiruana</i>	1			♦		
				<i>X. gracilipes</i>	1	♦		
Araneidae	1090					♦		
		<i>Alpaida</i>	4			♦		
				<i>A. scribe</i>	1	♦		
				<i>A. albicincta</i>	1	♦		
		<i>Araneus</i>	87			♦		
				<i>A. guttatus</i>	1	♦		
				<i>A. lathyrinus</i>	3	♦		
				<i>A. omnicolor</i>	12	♦		
				<i>A. unanimus</i>	50	♦		
				<i>A. vincibilis</i>	18	♦		
		<i>Eustala</i>	64			♦		
				<i>E. cidae</i>	1	♦		

			<i>E. farroupilha</i>	10	◆	
			<i>E. guarani</i>	1	◆	
			<i>E. levii</i>	8	◆	
			<i>E. sagana</i>	3	◆	
			<i>E. taquara</i>	30	◆	
		<i>Mangora</i>	1		◆	
		<i>Metepeira</i>	1		◆	
			<i>M. compsa</i>	1	◆	
		<i>Ocrepeira</i>	8		◆	
		<i>Scoloderus</i>	1		◆	
		<i>Trichonephila</i>	1 2		◆	
			<i>T. clavipes</i>	12	◆	
		<i>Wagneriana</i>	2		◆	
Corinnidae	1					◆
		<i>Paradiestus</i>	1			◆
Deinopidae	8				◆	
		<i>Deinopis</i>	2		◆	
Mimetidae	4				◆	
		<i>Ero</i>	3		◆	
		<i>Gelanor</i>	1		◆	
			<i>G. altithorax</i>	1	◆	
Salticidae	42				34	8
		<i>Beata</i>	1		◆	
		<i>Breda</i>	2			◆
			<i>B. cruciata</i>	2		◆
		<i>Chira</i>	3		◆	
			<i>C. thysbe</i>	3	◆	
		<i>Coryphasia</i>	5		2	3
			<i>C. albibarbis</i>	3	1	2
		<i>Cotinusa</i>	2		◆	
			<i>C. vitatta</i>	2	◆	
Senoculidae	2				◆	
		<i>Senoculus</i>	1		◆	
			<i>S. purpureus</i>	1	◆	

Sparassidae	2					◆		
		<i>Olios</i>	1			◆		
Tetragnathidae	2					◆		
		<i>Chrysometa</i>	1			◆		
Theridiidae	3					◆		
		<i>Cryptachea</i>	3			◆		
				<i>C. hirta</i>	1	◆		
Thomisidae	1					◆		
		<i>Tmarus</i>	1			◆		
Uloboridae	6					◆		
		<i>Conifaber</i>	1			◆		
		<i>Miagrammopes</i>	4			◆		
		<i>Uloborus</i>	1			◆		

Tabelas

Tab. 1. Aranhas capturadas pelas três espécies de vespas para ninhos de bambu em áreas florestais do Morro Santana, Porto Alegre, RS, com o número de aranhas e células, porcentagem de adultos e riqueza de famílias, gêneros e espécies. *Dados baseados na sub-amostra de adultos identificados a gênero (n=239) e espécie (n=177).

Espécie de vespa	Número de aranhas	Número de células	Número de adultos (%)	Riqueza de famílias	Riqueza de gêneros*	Riqueza de espécies*
<i>Trypoxylon lactitarse</i>	1184	120	30.01	11	27	21
<i>Auplopus subaurarius</i>	24	24	91.63	4	6	5
<i>Trypoxylon agamemnon</i>	7	1	14.29	1	1	NA

Tab. 2. Preferência relativa de tamanho das presas entre as vespas. Testes Mann-Whitney (*U*) e Kruskal-Wallis (*H*) avaliaram a preferência de cada espécie por presas maiores ou menores.

Grupo de espécies	Categoria de recurso em comum	Tamanho utilizado	Teste estatístico
<i>T. lactitarse</i> x <i>A. subaurarius</i> x <i>T. agamemnon</i>	Anyphaenidae	<i>T. lactitarse</i> ≠ <i>T. agamemnon</i> ≠ <i>A. subaurarius</i>	$H = 24.05, df = 2, P < 0.0001$
<i>T. lactitarse</i> x <i>T. agamemnon</i>	Anyphaenidae	<i>T. lactitarse</i> > <i>T. agamemnon</i>	$U = 38.50, P < 0.04$
<i>T. lactitarse</i> x <i>A. subaurarius</i>	Anyphaenidae	<i>T. lactitarse</i> < <i>A. subaurarius</i>	$U = 230.0, P < 0.01$
<i>A. subaurarius</i> x <i>T. agamemnon</i>	Anyphaenidae	<i>A. subaurarius</i> > <i>T. agamemnon</i>	$U = 70.00, P < 0.0001$
<i>A. subaurarius</i> x <i>T. lactitarse</i>	Salticidae	<i>A. subaurarius</i> > <i>T. lactitarse</i>	$U = 135.5, P < 0.001$

Tab. 3. Valores médios dos parâmetros qualitativos e quantitativos das redes de interação. Os dados no nível de família são os totais (número de indivíduos de aranha: n=1216), porém os de gênero e espécie (n=239 e n=177, respectivamente) são baseados na sub-amostra de adultos identificados a cada nível taxonômico.

Parâmetro de rede	Grau de resolução taxonômica (aranhas)		
	família	gênero	espécie
Número de nós (vespas)	3	3	2
Número de nós (aranhas)	13	32	24
Modularidade (Q)	0.046	0.08	0.15
Aninhamento (NODF)	40.5	32.94	38
Conectância	0.41	0.35	0.52
Densidade de ligação	1.3	3.99	4.68
Especialização ($H2'$)	0.57	0.89	0.95
Sobreposição de nicho	0.29	0.018	0.0029

Legendas das figuras

Fig. 1. Arquitetura do ninho de (a) *Trypoxylon* sp. e (b) *Auplopus* sp. Fêmeas coletados de (c) *Trypoxylon lactitarse*; (d) *Auplopus subaurarius*; (e) *Trypoxylon agamemnon*. Barra de escala: 1cm.

Fig. 2. (a) Diâmetros de ninho-armadilha utilizados entre as espécies de vespas; (b) mediana do tamanho das aranhas capturadas da família Anyphaenidae entre as vespas. (c) mediana do tamanho das aranhas capturadas da família Salticidae entre as vespas.

Fig. 3. Redes de interação entre as espécies de vespa (lado esquerdo) e aranhas (lado direito), calculadas a nível de (a) família (n=1216 indivíduos), (b) gênero (n=239) e (c) espécie (n=177) de aranha. Triângulos cinzas representam as interações (links) e barras pretas, os grupos taxonômicos (nós). A largura dos elementos reflete a frequência/abundância das interações.

Fig. 4. Matriz de interações com a detecção de módulos para as redes a nível de (a) família, (b) gênero e (c) espécie. Quadrados mais escuros representam maiores valores de abundância/frequência de cada aranha (linha) entre as espécies de vespa (coluna), evitando que a discrepância amostral a nível de matriz impeça a visualização dos dados.

Figuras

Figura 1

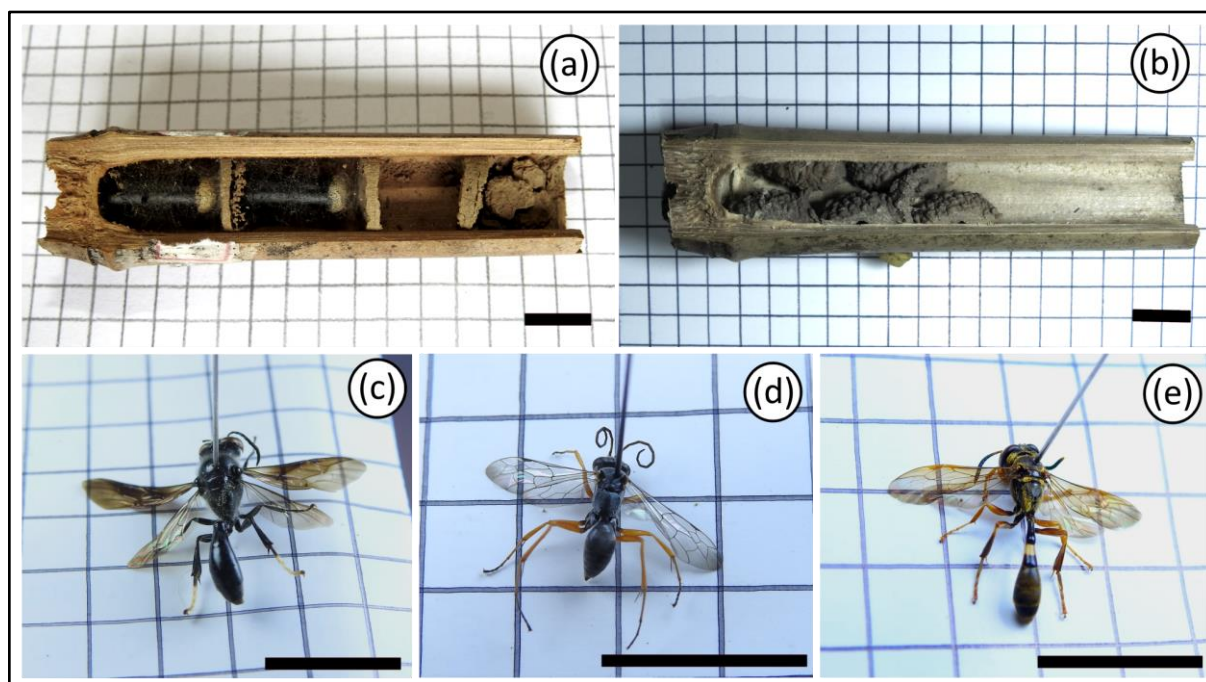


Figura 2

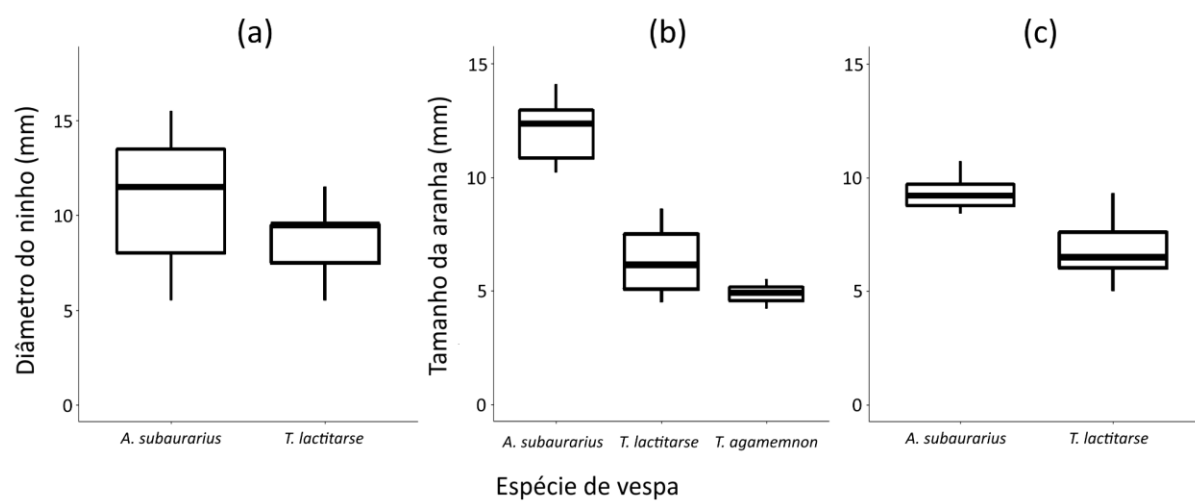


Figura 3

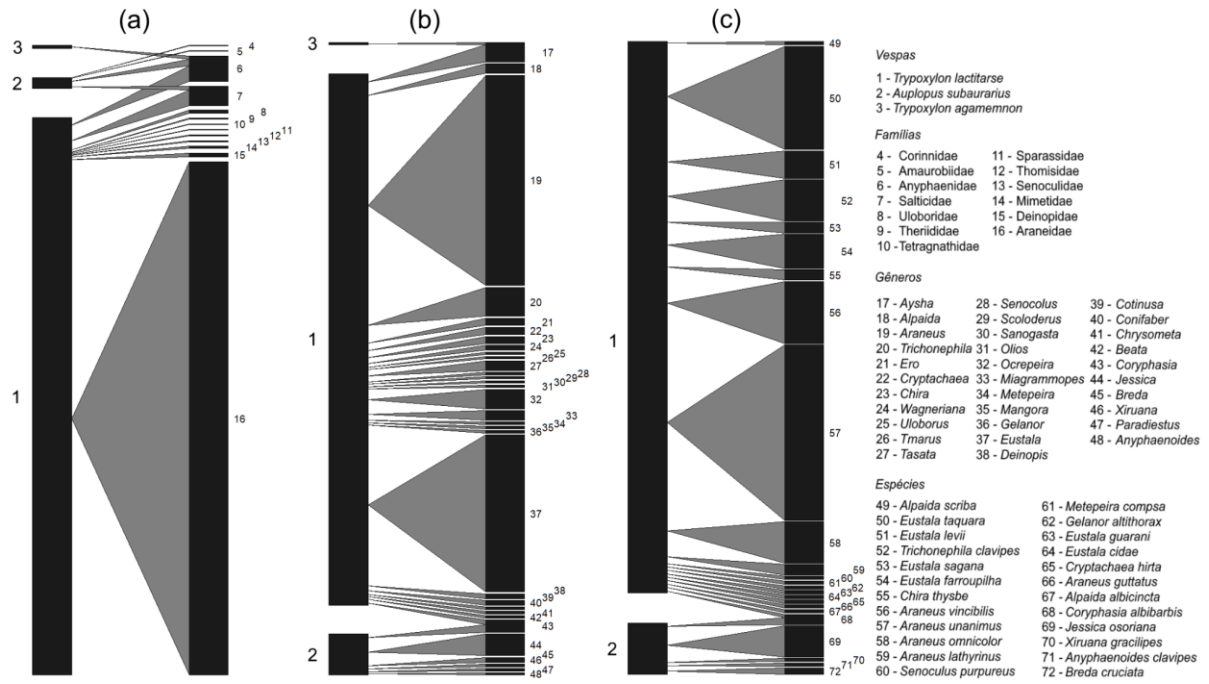
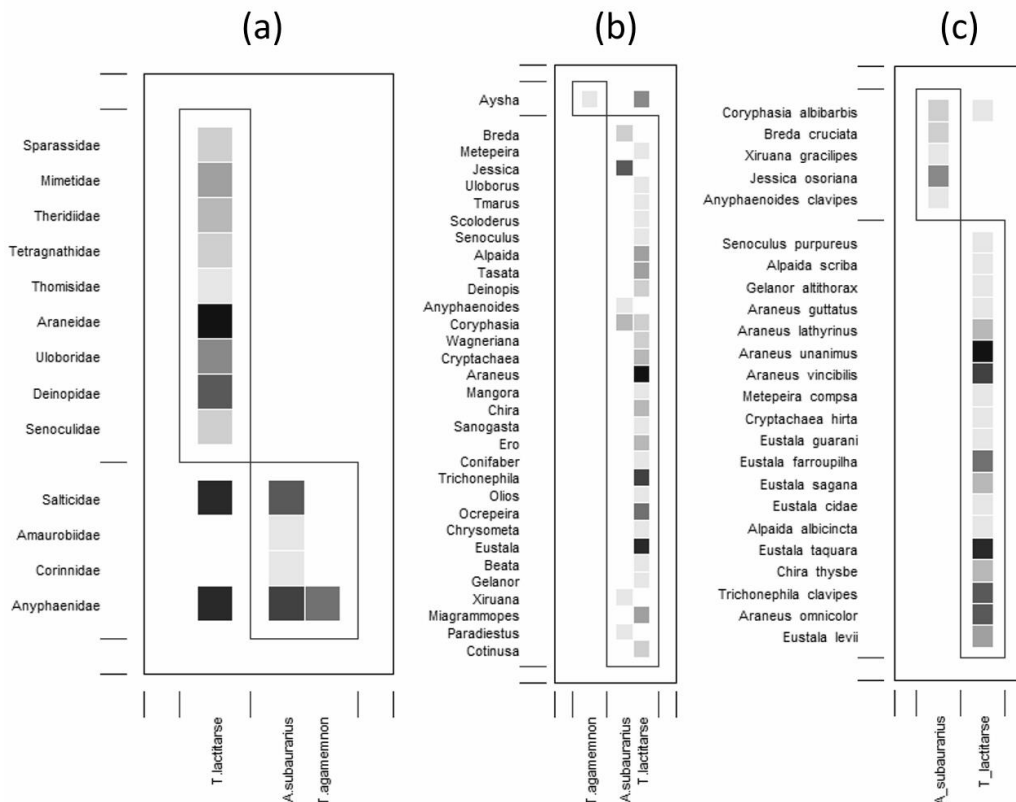


Figura 4



Fim do manuscrito