

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

Guilherme Gonzaga da Silva

DIVERSIDADE DE INIMIGOS NATURAIS E REDES DE
INTERAÇÕES COM VESPAS E ABELHAS SOLITÁRIAS

SÃO CARLOS - SP

2019

GUILHERME GONZAGA DA SILVA

DIVERSIDADE DE INIMIGOS NATURAIS E REDES DE INTERAÇÕES COM VESPAS E ABELHAS SOLITÁRIAS

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, da Universidade Federal de São Carlos, para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Orientador: Rhainer Guillermo Nascimento Ferreira

São Carlos - SP
2019



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS


Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

Folha de Aprovação

Assinaturas dos membros da comissão examinadora que avaliou e aprovou a Defesa de Dissertação de Mestrado do candidato Guilherme Gonzaga da Silva, realizada em 29/03/2019:



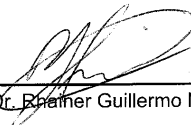
Prof. Dr. Rhainer Guillermo Nascimento Ferreira
UFSCar



Prof. Dr. Marco Antonio Del Lama
UFSCar

Profa. Dra. Denise Lange
UTFPR

Certifico que a defesa realizou-se com a participação à distância do(s) membro(s) Denise Lange e, depois das arguições e deliberações realizadas, o(s) participante(s) à distância está(ao) de acordo com o conteúdo do parecer da banca examinadora redigido neste relatório de defesa.



Prof. Dr. Rhainer Guillermo Nascimento Ferreira

AGRADECIMENTOS

Agradeço à minha mãe Sueli pelo apoio e incentivo para que continuasse no ensino superior. E a meu falecido pai José por sempre insistir no meu aprimoramento pessoal e profissional.

Agradeço aos meus familiares, em especial ao meu avô Aurindo, por estarem sempre dispostos a me amparar em momentos difíceis.

Agradeço a meu orientador Dr. Rhainer pela orientação e pelas contribuições inestimáveis para minha formação acadêmica e pessoal.

Agradeço aos professores e funcionários do CCBS/UFSCar e que, direta ou indiretamente, contribuíram de alguma forma com a finalização desta etapa.

Agradeço à Dra. Denise pelo auxílio e colaboração com as análises de redes.

Agradeço aos amigos de laboratório que tanto me auxiliaram e tornaram mais divertidos os dias de trabalho: Amanda, Elaine, Gabriela, Gabrielle, Homero, Leonardo, Lívia, Marina, Paloma, Rodrigo, Tatiene, Thaís e Vinícius.

Agradeço aos amigos que fiz durante a graduação na UFLA e que trago comigo até hoje.

Agradeço aos amigos e colegas que fiz durante o mestrado e que de alguma forma contribuíram para a conclusão deste trabalho.

Agradeço ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico pelo fomento à minha pesquisa através da concessão de bolsa.

RESUMO

Os inimigos naturais consistem em um dos principais agentes reguladores das populações. Dentre os inimigos naturais, aqueles que adotam o parasitismo como estratégia dominam as redes tróficas. Os hospedeiros, por sua vez, dispõem de estratégias anti-parasitismo para escapar da pressão seletiva que estes inimigos naturais exercem. A variação comportamental consiste em um repertório de escolhas individuais que permitem ao organismo uma resposta rápida à ação de inimigos naturais. Entretanto, impactos antropogênicos têm alterado e até mesmo extinguido respostas comportamentais em muitos organismos. A antropização de habitat e a fragmentação das paisagens consistem em alguns dos principais impactos antropogênicos da atualidade. As vespas e abelhas solitárias têm sido utilizadas como modelo de estudos de biologia e ecologia devido a facilidade de coleta através do uso de ninhos-armadilha. Estes himenópteros possuem ainda potencial como bioindicadores do estado de um ecossistema, além de apresentarem grande variedade comportamental durante a nidificação. Porém, poucos estudos abordam as interações de vespas e abelhas solitárias com inimigos naturais e os fatores que influenciam o parasitismo. Assim, o presente estudo teve como objetivo analisar a diversidade de inimigos naturais e suas redes de interações com himenópteros solitários que ocorrem em uma paisagem fragmentada composta por fragmentos de Cerrado em restauração, plantação de Eucalipto e Mata de galeria. Além disso, buscou-se identificar quais variações comportamentais individuais afetam as taxas de parasitismo dos hospedeiros. As áreas apresentaram diversidade similar, havendo diferença significativa apenas entre Eucalipto e Mata de galeria, a qual apresentou menos espécies de inimigos naturais. As redes obtidas não foram aninhadas e apontaram maior tendência a espécies generalistas na área de silvicultura em relação as outras fisionomias predominantes nas áreas analisadas. As áreas de Cerrado e Mata de galeria apresentaram maior índice de especialização e modularidade. As análises de fatores que influenciam o parasitismo mostraram efeito de local de nidificação, diâmetro do ninho e tamanho médio das células apenas para *Trypoxylon lactitarse*. *Centris analis* e *Tetrapedia diversipes* não apresentaram correlação. Conclui-se que o impacto humano nas paisagens pode alterar a diversidade de inimigos naturais e limitar suas interações com os hospedeiros. Conclui-se ainda que diferenças na biologia dos táxons dificultam a identificação dos fatores que afetam o parasitismo em abelhas solitárias.

Palavras-chave: Redes de interações; fragmentação de paisagens; ninhos-armadilha; parasitismo; variação comportamental.

ABSTRACT

Natural enemies are one of the main regulating agents of populations. Among the natural enemies, those who adopt parasitism as strategy dominate the food webs. The hosts, on the other hand, have anti-parasitism strategies to escape the selective pressure that these natural enemies exert. Behavioral variation consists of a repertoire of individual choices that allow the body to respond quickly to the action of natural enemies. However, anthropogenic impacts have altered and even extinguished behavioral responses in many organisms. Habitat anthropization and landscape fragmentation consist of some of the major anthropogenic nowadays. Solitary wasps and bees have been used as models for biology and ecology studies because of easiness of collection with the trap-nests methodology. These hymenoptera also have potential as bioindicators of ecosystem status. Moreover, presenting great behavioral variety during nesting activity. However, few studies address the interactions of wasps and solitary bees with natural enemies and the factors that influence parasitism. Thus, the present study aimed to analyze the diversity of natural enemies and their networks of interactions with solitary hymenoptera that occur in a fragmented landscape composed of Cerrado fragments in restoration process, Eucalyptus plantation and riparian forest. In addition, we sought to identify which individual behavioral variations affect host parasitism rates. The areas presented similar diversity, with a significant difference only between Eucalyptus and riparian forest, which presented fewer species of natural enemies. The networks obtained were not nested and showed a greater tendency to generalist species in the silviculture area in relation to other predominant physiognomies in the study areas. The areas of Cerrado and riparian forest presented a higher index of specialization and modularity. The analyzes of factors influencing parasitism showed a nesting site effect, nest diameter and mean cell size only for *Trypoxylon lactitarse*. There was no correlation to *Centris analis* and *Tetrapedia diversipes* species. We conclude that human impact on landscapes may alter the diversity of natural enemies and limit their interactions with hosts. It is also concluded that differences in the biology of taxa make it difficult to identify the factors that affect parasitism in solitary bees.

Keywords: Interaction networks; fragmentation of landscapes; trap-nests; parasitism; behavioral variation.

Sumário

1 INTRODUÇÃO GERAL	8
Referências	9
2 CAPÍTULO I.....	8
Interaction networks between solitary hymenopterans and their natural enemies in different restoration areas in São Carlos, Brazil.....	8
Abstract.....	8
Introduction	8
Study Site.....	10
Methods	11
Material examined	11
Data analysis	12
Results	13
Discussion.....	18
Conclusion.....	20
Acknowledgments	20
Financial Support.....	20
Literature Cited.....	21
Appendices	28
3 CAPÍTULO II.....	32
Influência da variação comportamental no parasitismo de vespas e abelhas solitárias.....	32
3.1 INTRODUÇÃO.....	32
3.2 MATERIAL E MÉTODOS.....	34
3.2.1 Análises estatísticas	34
3.3 RESULTADOS	34
3.4 DISCUSSÃO.....	37
3.5 REFERÊNCIAS	39
4 CONCLUSÃO GERAL	44

1 INTRODUÇÃO GERAL

O estado de conservação de um ecossistema depende principalmente de sua integridade (Caniani et al., 2016). A integridade ambiental e a manutenção de serviços ecológicos totalmente funcionais estão sob séria ameaça da fragmentação de habitat e de vários impactos antropogênicos (Haddad et al., 2015; Caniani et al., 2016). Os efeitos da conversão destas paisagens em monoculturas pela atividade agrícola persistem por muitos anos e são críticos nas dinâmicas ecológicas dos organismos, por meio de alteração da disponibilidade e qualidade de recursos alimentares (Vitali et al., 2015; Nagelkerken e Munday, 2016). Uma baixa disponibilidade de alimento aumenta o comportamento de forrageio em alguns animais, deixando-os mais vulneráveis à mortalidade pela ação de inimigos naturais (Anholt e Werner, 2009). A fragmentação muitas vezes limita a dispersão de certos animais que dependem do habitat original e os confinam à restos fragmentados de vegetação natural (Giubbina et al., 2018). Dessa forma, estas populações acabam por perder o contato com seus inimigos naturais durante muito tempo, perdendo também o comportamento de evitá-los, podendo inclusive sofrer extinção local em um novo contato com o inimigo natural (Berger et al., 2001; Ferrari et al., 2015; McCormick e Lönnstedt, 2016). Perturbações antropogênicas, ao alterar o comportamento animal, podem comprometer importantes serviços ecológicos, como polinização e dispersão de sementes (Francis et al., 2012).

Os insetos são responsáveis por muitos destes serviços ecológicos, agindo diretamente na polinização das culturas e no controle biológico (Batra, 1984; O'Neill, 2001; Hoehn et al., 2008). Entretanto, estes artrópodes acabam sendo um dos grupos mais afetados pela fragmentação, especialmente aqueles que atuam como inimigos naturais nas redes alimentares (Grab et al., 2018). A ação de inimigos naturais é essencial para manter o equilíbrio do ecossistema por meio de um intenso efeito regulador sobre a abundância de insetos herbívoros (Sanders et al., 2018; Vidal e Murphy, 2018). O estudo dos efeitos destes animais como reguladores nos permite entender a dinâmica envolvida em redes multitróficas (Robinson et al., 2017), como as interações planta-polinizador e inimigo natural-hospedeiro (Penczykowski et al., 2016). O entendimento dessas dinâmicas permite acessar o estado de conservação de um ecossistema, por meio da avaliação da estabilidade das redes de interação observadas entre os organismos (Pocock et al., 2016).

Assim, a presente dissertação buscou explorar as interações hospedeiros e seus inimigos naturais, em especial os parasitas e parasitoides de vespas e abelhas solitárias. A dissertação se

divide em dois capítulos. No primeiro capítulo, buscou-se explorar a diversidade e as redes de interações entre hospedeiros e inimigos naturais na área de Cerrado da UFSCar em São Carlos. No segundo capítulo, buscou-se entender quais fatores poderiam estar influenciando as taxas de parasitismo encontradas para estes grupos. Neste capítulo, características da diversidade comportamental foram consideradas como possíveis fatores preditivos das taxas de parasitismo observadas. Considerando-se o aspecto fragmentado da área de estudo e do fato de que abelhas e vespas solitárias são componentes essenciais das comunidades de artrópodes e bons modelos para estudos de impacto ambiental (Tschardt et al., 1998), esta abordagem se mostra promissora para ampliar o entendimento sobre os efeitos antrópicos na biodiversidade.

Referências

- Anholt BR, Werner EE (2009) Interaction Between Food Availability and Predation Mortality Mediated by Adaptive Behavior. *American Naturalist*, **76(7)**, 2230–2234
- Batra, SWT (1984) Solitary Bees. *Scientific American* **250(2)**, 120-127
- Berger J, Swenson J, Persson IL (2001) Recolonizing carnivores and naive prey: Conservation lessons from Pleistocene extinctions. *Science*, **291(5506)**, 1036–1039
- Caniani D, Labella A, Lioi DS, Mancini IM, Masi S (2016) Habitat ecological integrity and environmental impact assessment of anthropic activities: A GIS-based fuzzy logic model for sites of high biodiversity conservation interest. *Ecological Indicators* **67**, 238-249
- Ferrari MCO, McCormick MI, Meekan MG, Chivers DP (2015) Background level of risk and the survival of predator-naive prey: Can neophobia compensate for predator naivety in juvenile coral reef fishes? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **282(1799)**
- Francis CD, Kleist NJ, Ortega CP, Cruz A (2012) Noise pollution alters ecological services: Enhanced pollination and disrupted seed dispersal. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **279(1739)**, 2727–2735
- Giubbina MF, Martensen AC, Ribeiro MC (2018) Sugarcane and *Eucalyptus* plantation equally limit the movement of two forest-dependent understory bird species. *Austral Ecology* **43(5)**, 527-533
- Grab H, Danforth B, Poveda K, Loeb G (2018) Landscape simplification reduces classical biological control and crop yield. *Ecological Applications* **28(2)**, 348-355
- Haddad NM, Brudvig LA, Clobert J, Davies KF, Gonzalez A, Holt RD, Lovejoy TE, Sexton JO, Austin MP, Collins CD, Cook WM, Damschen EI, Ewers RM, Foster BL, Jenkins CN, King, AJ, Laurence WF, Levey DJ, Margules CR, Melbourne BA, Nicholls, AO, Orrock JL, Song DX, Townshend JR (2015) Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science advances* **1(2)**, e1500052
- Hoehn P, Tschardt T, Tylianakis JM, Dewenter-Steffan I (2008) Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proceedings of the Royal Society B* **275**

- McCormick, M. I., & Lönnstedt, O. M. (2016). Disrupted learning: Habitat degradation impairs crucial antipredator responses in naive prey. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **283**(1830)
- Nagelkerken I, Munday PL (2016). Animal behaviour shapes the ecological effects of ocean acidification and warming: Moving from individual to community-level responses. *Global Change Biology*, **22**(3), 974–989
- O'Neill, KM (2001) *Solitary wasps: behavior and natural history*. New York: Cornell University Press, 406 pp.
- Penczykowski RM, Laine AL, Koskella B (2016) Understanding the ecology and evolution of host-parasite interactions across scales. *Evolutionary Applications* **9**(1), 37-52
- Pocock MJO, Evans MD, Fontaine C, Harvey M, Julliard R, McLaughlin O, Silvertown J, Tamaddoni-Nezhad A, White P, Bohan DA (2016) The visualization of ecological networks and their use as a tool for engagement, advocacy and management. *Advances in Ecological Research* **54**, 41-85
- Robinson A, Inouye DW, Ogilvie JE, Mooney EH (2017) Multitrophic interactions mediate the effects of climate change on herbivore abundance. *Oecologia* **185**(2), 181-190
- Sanders D, Kehoe R, Cruse D, van Veen FJF, Gaston KJ (2018) Low Levels of artificial light at night strengthen top-down control in insect food web. *Current Biology* **28**(15), 2474-2478
- Tscharntke 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
- Vidal MC, Murphy SM (2018) Bottom-up vs. top-down effects on terrestrial insect herbivores: a meta-analysis. *Ecology Letters* **21**(1), 138-150
- Vitali F, Mastromei G, Senatore G, Caroppo C, Casalone E (2016) Long lasting effects of the conversion from natural forest to poplar plantation on soil microbial communities. *Microbiological Research* **182**, 89-98

2 CAPÍTULO I

Interaction networks between solitary hymenopterans and their natural enemies in different restoration areas in São Carlos, Brazil

Abstract

Environmental integrity and related ecological services are under serious threat from habitat fragmentation and other anthropogenic impacts. Such alterations may limit dispersion and confine animals to fragmented remnants of natural vegetation. These effects may last for years and may compromise dynamics of animal communities, such as antagonistic and mutualistic interactions between species, including host-natural enemy interactions. To address these effects, trap-nest methodology was used to assess the diversity of solitary bees, wasps and their natural enemies in a fragmented landscape composed of a *Cerrado* area, a *Eucalyptus* plantation and a Riparian forest. Then, a host-natural enemies interaction networks were provided. Fifteen species of natural enemies and eight species of hosts were registered. The diversity of species was similar to all sites, with significant difference only between *Eucalyptus* plantation and Riparian forest. The interaction networks evaluated were modular. The *Eucalyptus* plantation area presented more generalist interaction network. Areas of *Cerrado* and riparian forest presented a higher degree of specialization and modularity. The low degree of nestedness and lack of significance of this index to all sampled areas is indicative of a specialized pattern. The results partially corroborate the notion that human impact may affect interaction networks.

Keywords: pollinator, anthropic, *Centris*, *Tetrapedia*, *Trypoxylon*.

Introduction

The conservation status of an ecosystem depends mainly on its integrity (Caniani et al., 2016). Environmental integrity and its fully functional ecological services are under serious threat from habitat fragmentation and several anthropogenic impacts (Haddad et al., 2015; Caniani et al.,

2016). Agricultural activity is one the main causes of such anthropogenic impacts on natural landscapes (Vitali et al., 2015). The effects of natural landscapes conversion into crops persist for many years and have critical effects on population dynamics (Vitali et al., 2015). For instance, fragmentation may limit the dispersion of certain animals that depend on the original habitat and confine them to fragmented remnants of natural vegetation (Giubbina et al., 2018). Hence, the landscape is usually composed of fragments with varying degrees of human intervention, including remnants of the original vegetation and crop fields (Wood et al., 2016).

Arthropods are one most affected by fragmentation, especially those that act as natural enemies in food webs (Grab et al., 2018). Solitary bees and wasps are essential components of arthropod communities and are good models for environmental impact studies (Tscharrntke et al., 1998). These insects provide ecological services by acting as pollinators or natural enemies, directly responsible for crop pollination and biological control herbivores (Batra, 1984; O'Neill, 2001; Hoehn et al., 2008). The action of natural enemies is essential in maintaining ecosystem balance through an intense regulatory effect on the abundance of herbivorous insects (Sanders et al., 2018; Vidal and Murphy, 2018). The study of the effects of natural enemies as regulators allows us to understand the dynamics involved in multitrophic networks (Robinson et al., 2017), plant-pollinator and host-natural enemy interactions (Penczykowski et al., 2016). The understanding of these dynamics may grant access to the status of an ecosystem, by the assessment of interaction networks stability (Pocock et al., 2016).

Host-natural enemy interactions have their importance for the assessment of ecological networks stability, as organisms with parasitic habits act as connectors of trophic webs (Lafferty et al., 2006). Interaction networks allow us to find relevant information such as interconnected species diversity, the way the interactions between species are structured and the stability of these interactions (Pocock et al., 2016). Two metrics commonly analyzed in interaction network studies are nestedness and modularity. The nestedness of an interaction network occurs when

species that interact with specialist species correspond to a proper subset of species interacting with generalist species (Tylianakis et al., 2010). Modules in networks occur when a subset of species which are most likely to interact with each other than with other species present in the network (Tylianakis et al., 2010). These metrics relate to network stability and, therefore, to which species are most vulnerable to eventual impacts that may occur (Bascompte et al., 2016). In the context of interaction networks, the degree of specialization or generalization reflect the number of connections that a node has (i.e., host and natural enemies species, in this work) and/or the ability of the connected species to establish the interaction (Pocock et al., 2016).

Here we analyzed host-natural enemies interaction network in a community of solitary bees and wasps in a fragmented landscape composed of a *Cerrado* area, a *Eucalyptus* plantation and a Riparian forest. Once disturbed areas such as monoculture usually have a lower environmental complexity (i.e., a measure anthropic impact level), it was expected that networks associated with simplified areas (e.g., *Eucalyptus* plantation) would reflect the degree of human interference, showing lower diversity and lower degrees of network specialization. Hence, we aimed to address whether there is a difference in species composition and diversity between areas with different levels of human impact; and whether such impact result in lower levels of network specialization (i.e., high nestedness) in a solitary hymenopteran community.

Study Site

Fieldwork was conducted in an area under restoration located in Sao Carlos, SP, where three subareas could be found: (i) a fragment of *Cerrado* (-21.972904, -47.881649); (ii) an area with *Eucalyptus* plantation (-21.969998, -47.875637); and (iii) a fragment of Riparian forest along the Espriado stream (-21.980915, -47.873918). We selected three sites, one kilometer apart from each other, were selected to place trap-nests, assuming a gradient of impact level: (i) a *Cerrado* fragment (-21.972904, -47.881649), with a record of conservation measures; (ii) a

riparian forest (-21.980915, -47.873918), a small fragment with a stream and surrounding dense vegetation; (iii) an abandoned *Eucalyptus* plantation (-21.969998, -47.875637), where some *Cerrado* plants begin to grow. The climate of the region varies from tropical wet and dry to humid subtropical according to Köppen's system, and the vegetation consist predominantly of *Cerrado*, semideciduous and riparian forests, with regeneration areas (Soares *et al* 2003). Data on mean monthly temperature and rainfall were obtained from the São Carlos Station (OMM code: 86845, "Instituto Nacional de Metereologia"-<http://www.inmet.gov.br/portal/>).

Methods

In each site, we set trap-nests for hymenopterans that nest in pre-existing cavities (Westerfelt *et al.*, 2015). Each trap consisted of four trunks of similar size, arranged on a 1.5m wide wooden platform. Each trunk had 34 holes of a given diameter (4, 6, 8 or 10 mm), totaling 136 cavities in each site (Fig 1). The trap-nests were made of black cardboard (MacIvor, 2017). Pieces of about 10 cm long were wrapped into tubes of 4, 6, 8 and 10 mm in diameter and inserted into holes drilled in trunks. The nests were examined biweekly, from October 2017 to October 2018. The occupied nests were removed and replaced with new cardboard tubes of the same diameter.

Material examined

The collected nests were brought to the laboratory, stored in transparent glass tubes plugged with cotton, and maintained under controlled temperature ($28 \pm 2^{\circ}\text{C}$), (Gazola and Garofalo, 2009). The nests were observed daily, and emerged adults were collected and euthanized in absolute ethanol. All animals were deposited as vouchers in the Laboratory of Ecological Studies on Ethology and Evolution (LESTES) at the Federal University of São Carlos, Brazil. The material was identified with the aid of a magnifying stereomicroscope Leica MZ95 and consolidated identification keys for each group (Fernández and Sharkey, 2006), as well as expert help for some of the species collected.

Data analysis

To address whether there is a difference in species composition and diversity between the sampled sites, we built a matrix with the abundance of each species of natural enemies for each area, and used the Past 3.21 software (Hammer et al., 2001) to calculate the Shannon-Winner index (H') (Poole, 1974) in a paired t-test to verify if there is a significant difference between index values among areas (Hutcheson, 1970). The host species were not included in these analyses because the diversity of natural enemies is determined by host diversity, which could generate collinearity of data and a false predictive power (Gazola and Garofalo, 2009; Lima et al., 2018). Since species diversity affects coexistence and, consequently, trophic interactions among them (Kéfi et al., 2016; Ohlmann et al., 2019), in this study we consider the relevance of a diversity index to better compare the networks built.

To verify the structure of the interaction network host-natural enemies, we built three matrices of weighted adjacency containing the amount of host cells parasitized by each natural enemy, one matrix for each study site. Hence, we calculated the degree of network specialization, the degree of nestedness and the modularity. The degree of network specialization (H_2' index) is a two-dimensional measurement ranging from 0 (extreme generalization) to 1 (extreme specialization) (*sensu* Blüthgen et al., 2006). We estimated the significance of this index using the Monte Carlo procedure with null model for 1,000 randomizations. These analyses were performed using the bipartite package (Dormann et al., 2008) of the R 3.5.1 software (R Core Team, 2017). To verify the presence of nestedness in the networks we used the NODF index (*Nestedness metric based on Overlap and Decreasing Fill* - Almeida-Neto et al., 2008) using incidence matrices (presence and absence). This index ranges from 0 (no nestedness) to 100 (perfect nestedness). We estimated the significance of NODF index using the Monte Carlo procedure with 1,000 randomizations to the null model C_e , which keeps the total value of fixed

lines during randomizations (see Guimarães and Guimarães, 2006). We used the software ANINHADO 3.0 (Guimarães and Guimarães, 2006) for address the NODF values and their significance. We calculated modularity of the networks using the ComputeModules from the bipartite package of the R 3.5.1 software, which uses a QuanBioMo (Q) algorithm for quantitative data matrices (*sensu* Dormann and Strauss, 2014). We tested the modularity through null models with 1,000 randomizations using R2d method, generating ZQ values equivalent to the z score of a normal distribution. ZQ values above 2 represents significant modularity (*sensu* Dormann and Strauss 2014). The modules formed in this analysis were represented in the network by using different shades in a grayscale.

We use additional metrics to verify species specialization inside interaction networks. From the three matrices, we calculated the degree of specialization (d' index) of the parasitoid species using the package bipartite of the R 3.5.1 program. The index d' is a measure of the normalized Kullback-Leibler distance measuring the specialization of a sort based on the frequency of the total number of network interactions. According to Blüthgen et al. (2006), this index ranges from 0 to 1, indicating extremely generalization and specialization, respectively. The strength of an interaction (i.e. the frequency that natural enemies parasitize hosts; prevalence of natural enemies) is indicated by graphic representations, where the force is indicated by the thickness of lines between taxa (Berlow et al., 2004).

Results

In total, 1,586 individuals emerged from 234 trap-nests collected. There was emergence of natural enemies in 80 of these nests, which were used in the present study. We sampled 15 species of natural enemies distributed among 12 families and five different insect orders, which were Coleoptera, Diptera, Neuroptera, Lepidoptera and Hymenoptera. We sampled natural enemies of Apidae, Chrysididae, Eulophidae, Gasteruptionidae, Ichneumonidae, Leucospidae,

Megachilidae and Mutillidae. For each sampled area, four different host species have been identified. In all cases where there was parasitism, it was possible to determine the host and the number of affected cells. In the *Eucalyptus* site, we found 11 species of natural enemies in 44 trap nests, while we sampled nine species of natural enemies in 33 nests and five species of natural enemies in ten trap-nests, in *Cerrado* and the riparian forest respectively (see Appendices Table 1).

The diversity indexes found were 2.07 for *Eucalyptus* plantation, 1.75 for the *Cerrado* fragment and 1.44 for the riparian forest, there is difference only between the index values for *Eucalyptus* plantation and riparian forest sites (t-test, $t = 2.83$, $df = 27.168$; $p = 0.01$). The values of diversity indexes between *Cerrado* and *Eucalyptus*, and *Cerrado* and Riparian forest were not different (t-test, $t = -1.82$, $df = 99.209$; $p = 0.07$ and t-test, $t = 1.38$, $df = 26.513$; $p = 0.18$, respectively).

The three networks of interactions evaluated were modular and non-nested, showing high degrees of specialization (H_2') to *Cerrado* and Riparian forest (Table 1). We construct a graphic representation showing the strength of the interactions between the host and its natural enemy (Figure 1).

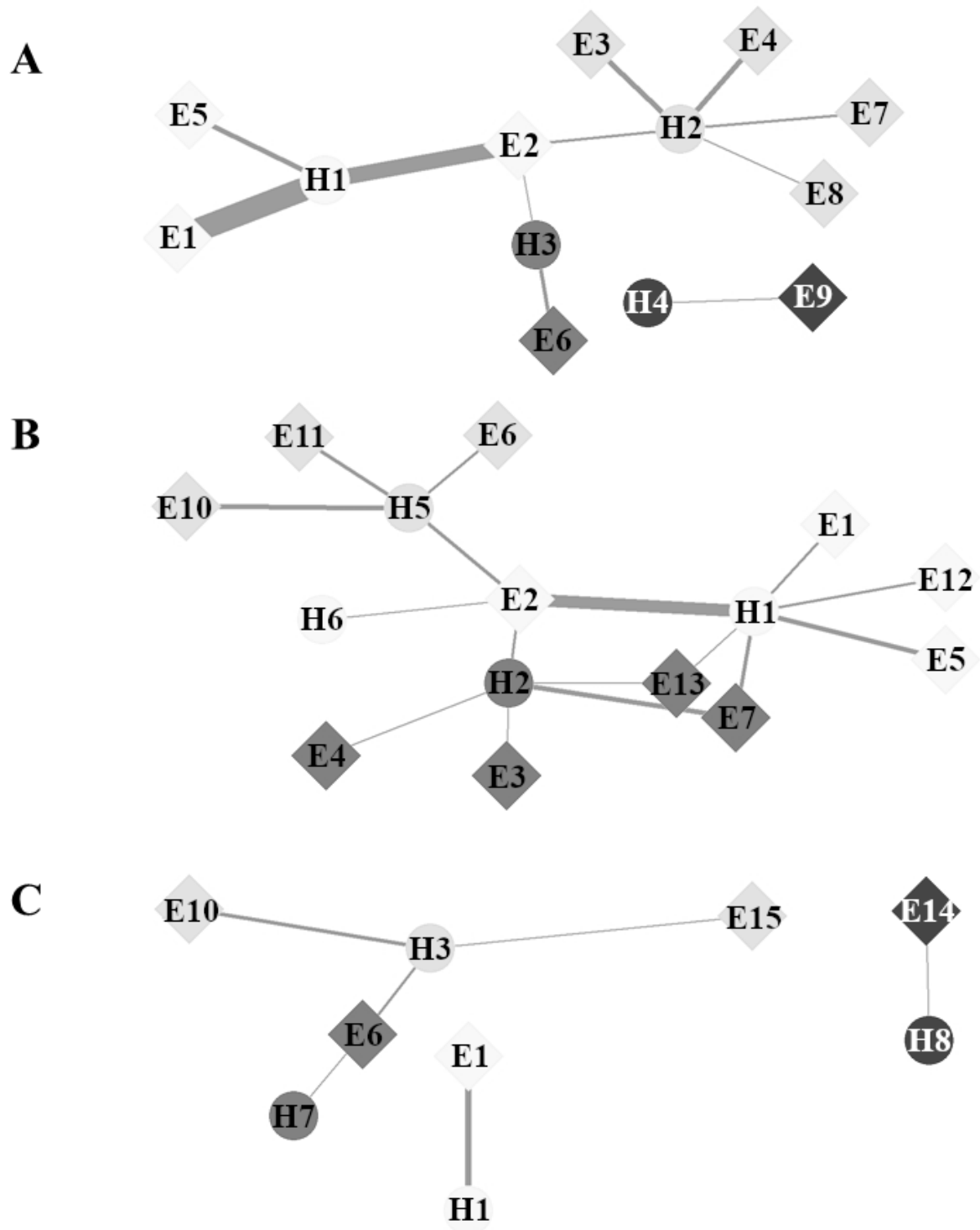


Figure 1. Representation of interaction network obtained to (a) *Cerrado* fragment, (b) *Eucalyptus* plantation and (c) riparian forest. The modules are represented by different shades in a grayscale. The thickness of edges represents quantity of interaction between the species. Natural enemies are represented by square nodes and hosts by circle nodes. For a list with the codes used in the networks, please see Appendices Table 2.

Table 1. Nestedness (NODF), modularity with interaction strengths (Q) with z-score values (zQ), number of modules (Mod), degree of network specialization (H_2') calculated to natural enemies in a fragment of *Cerrado* in restoration, a *Eucalyptus* plantation and a Riparian forest, sampled between October 2017 and October 2018, in São Carlos, SP, Brazil.

Metrics	<i>Cerrado</i>	<i>Eucalyptus</i>	Riparian forest
Specialization degree (H_2')	0,80*	0,47*	1,00*
Nestedness (NODF)	9,62 ^{NS}	16,09 ^{NS}	15,51 ^{NS}
Number of modules	4	3	4
Modularity (Q)	0,40*	0,40*	0,53*
Z-score of modularity (Z_Q)	7,30	4,53	3,94

Meaning values to * $p < 0,05$ and ^{NS} to non-significant values.

The degree of species specialization (d' index) calculated for each natural enemy in each of the areas is showed in the Table 2. The riparian forest had two species with maximum specialization degree ($d' = 1.00$). The *Cerrado* fragment had four species with specialization degree higher than ($d' = 0.5$), one of them with maximum degree. The *Eucalyptus* plantation had lower values of specialization degree, with the higher value found being ($d' = 0.54$). The natural enemy *Chrysis* sp. (Hymenoptera: Chrysididae) has a higher degree of specialization in *Trypoxylon* sp2 (Hymenoptera: Crabronidae) in the area of *Cerrado* ($d' = 0.75$). In *Eucalyptus* plantation area, the higher degree of specialization occurs between *Anthrax* sp1 (Diptera: Bombyliidae) and Anthidiini bees (Hymenoptera: Megachilidae) ($d' = 1.00$). The interactions observed in the riparian forest, the maximum value of dependence ($d' = 1.00$) was observed in the interactions between *Coelioxoides* sp. (Hymenoptera: Apidae) and *Tetrapedia diversipes* Klug (Hymenoptera: Apidae), *Chrysis* sp. (Hymenoptera: Chrysididae) and *Pseudodynerus* sp

(Hymenoptera: Vespidae) and between Ichneumonidae and *Zethus* sp. (Hymenoptera: Vespidae).

Table 2. Specialization degrees (d') of natural enemies sampled at three spots in São Carlos, SP, Brazil, between October 2017 to October 2018. Values higher than ($d'= 0.5$) are bolded.

Natural enemies	<i>Cerrado</i> fragment	<i>Eucalyptus</i> plantation	Riparian forest
<i>Anthrax</i> sp1	0.04	0.05	-
<i>Anthrax</i> sp2	-	0.14	-
<i>Anthrax</i> sp3	0.28	-	-
<i>Chrysis</i> sp.	0.90	0.36	0.42
<i>Coelioxoides</i> sp.	0.37	0.14	1.00
<i>Coelioxys</i> sp.	0.53	0.29	-
<i>Ephestia</i> sp.	0.39	0.27	-
Eulophidae	-	0.54	0.45
<i>Gasteruption</i> sp.	1.00	-	-
Ichneumonidae	-	-	1.00
<i>Leucospis</i> sp.	-	0.05	-
<i>Mesocheira</i> sp.	0.53	0.29	-
<i>Nemognatha</i> sp.	0.12	0.28	-
<i>Plega</i> sp.	-	-	0.00
<i>Sphaerophthalma</i> sp.	-	0.47	-

Discussion

Our results partially corroborate our initial hypothesis. We show that the area with higher human interference, an *Eucalyptus* plantation, presented a more generalist interaction network. Areas of *Cerrado* and riparian forest had an interaction network with higher degree of specialization and modularity. The low degree of nestedness and lack of significance of this index to all the three sampled areas is an indicative of a specialized pattern of these networks.

Recent research has shown that networks involving hosts and parasites have high specialization indexes (Peixoto-Pereira et al., 2016; Araújo et al., 2018; Lima et al., 2018). This pattern is due to the nature of these interactions, which involves specific mutual adaptations because of coevolution between these organisms (Gómez et al., 2015). Here, the specialist pattern was evidenced in all sampled areas. In this case, there was either a lack of nestedness or values of specialization that range from medium values (0.47 in the *Eucalyptus* plantation) to 1.0 in the riparian forest. The medium values of specialization of the network found for the *Eucalyptus* plantation can be related to the specialization degree of the species involved. Most of the diversity (10 out of 11 species) presented a tendency of generalization, with d' values under 0.5. Generalization favors interactions between species and contribute to a higher diversity (Vázquez et al. 2005), represented here by Shannon index, which was higher in the *Eucalyptus* plantation. Generalist species are less sensitive to land use (Holzschuh et al., 2010), and thus, are more likely to survive in less structured habitats (e.g. monocultures) (Pereira-Peixoto et al., 2016). Therefore, higher values of species diversity of natural enemies found in the *Eucalyptus* plantation may reflect a generalization of the interactions established between the hosts and parasitoids and not necessarily anthropogenic impact.

On the other hand, the areas of *Cerrado* and riparian forest (i.e., lower anthropic impact) presented lower species diversity of natural enemies, but higher values of specialization of networks and species. Moreover, networks also exhibited more interaction modules. These

areas may have higher structural complexity of the habitat - places with higher amount and diversity of niches. The complexity of an environment is positively correlated with the niche diversity (Mougi and Kondoh 2016), contributing to species diversity (Tylianakis et al., 2006). Nevertheless, one must consider that environmental complexity must primarily favor the host when assessing host-parasite interactions, because parasitism depends on host diversity (Laguerre and Poulin, 2015).

In the *Cerrado* area, *Chrysis* (Hymenoptera: Chrysididae) and *Coelioxys* (Hymenoptera: Megachilidae) species presented higher specialization index (d') among hosts. Several authors showed that cleptoparasitoid *Coelioxoides* (Hymenoptera: Apidae) usually steal nests from related lineages, such as *Tetrapedia diversipes* Klug, 1810 (Hymenoptera: Apidae) (Araújo et al., 2016; Rocha-Filho et al., 2017; Lima et al., 2018). In this study, flies of the genus *Anthrax* (Diptera: Bombyliidae) presented lower values of specialization, what agrees with the literature concerning this natural enemy (Krombein, 1967; Gazola and Garófalo, 2009; Mesquita and Augusto, 2011). *Tetrapedia diversipes* and *Centris analis* (Fabricius, 1804) (Hymenoptera: Apidae) bees registered the higher rates of parasitism. This was probably consequence of the higher abundance of nests built by these host species. These organisms are commonly found in higher abundance in studies with trap-nests (Alves-dos-Santos, 2003; Buschini and Wolff, 2006; Gazola and Garófalo, 2009; Araújo et al., 2016; Araújo et al., 2018).

All these aspects demonstrate the complexity of host-parasite interactions and ecological interactions. Land use and anthropogenic impact also affects diversity and abundance of trap-nesting insects (Albrecht et al., 2007). These impacts may negatively influence trophic interactions (e.g. parasitism), even more intensely in fragmented and isolated fragments (Klein et al., 2006). To assess these interactions in the context of conservation demands a macrovision of ecological communities and a microvision of natural history of the species involved in the

connections. In other words, the task of interpreting the results of network analyses with metrics is even more meticulous.

Conclusion

In conclusion, this study showed the complexity of the ecological interactions in a fragmented landscape, through building and analysis of host-natural enemy interaction networks. The sampled area constitutes a region with fragments in recent process of restoration. This history can be determinant to the diversity of solitary wasps and bees sampled and the ways they explore resources, being generalists or specialists. Therefore, the history of land use and the fragmentation process must be accounted for in areas with distinct gradients of anthropogenic impacts to more precisely understand its effects.

Acknowledgments

All authors were responsible for study design, analyses and writing. We thank Felipe Varussa for helping with species identification.

Financial Support

GGS thank CNPq for financial support.

Literature Cited

- 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.
- Almeida-Neto M, Guimaraes PRJ, Loyola RD, Ulrich W (2008) A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* **117(8)**, 1227-1239.
- Alves-dos-Santos, I (2003) Trap-nesting bees and wasps on the university campus in Sao Paulo, southeastern Brazil (Hymenoptera: Aculeata). *Journal of Kansas Entomology Society* **76(2)**, 328-334.
- Araujo FG, Fagundes R, Antonini, Y (2018) Trap-nesting Hymenoptera and Their Network with Parasites Recovered in Brazil Riparian Forests. *Neotropical Entomology* **47(1)**, 26-36.
- Araujo PCS, Lourenço AP, Raw A (2016) Trap-nesting bees in Montane Grassland (Campo Cave) and Cerrado in Brazil: collecting generalist or specialist nesters. *Neotropical Entomology* **45(5)**, 482-489.
- Bascompte J, Jordano P, Olesen, JM (2006) Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* **312**, 431-433.
- Batra, SWT (1984) Solitary Bees. *Scientific American* **250(2)**, 120-127.
- Berlow EL, Neutel A, Cohen JE, Ruitter PC, Ebenman BO, Emmerson M, Fox JW, Jansen VA, Iwan JJ, Kokkoris GD, Logofet DO (2004) Interaction strengths in food webs: issues and opportunities. *Journal of Animal Ecology* **73(3)**, 585-598.
- Blüthgen N, Menzel F, Blüthgen N (2006) Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology* **6(9)**, 1-12.

Buschini MLT, Wolff, LL (2006) Notes on the biology of *Trypoxylon (Trypargilum) opacum* Brèthes (Hymenoptera; Crabronidae) in southern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* **66(3)**, 907-917.

Caniani D, Labella A, Lioi DS, Mancini IM, Masi S (2016) Habitat ecological integrity and environmental impact assessment of anthropic activities: A GIS-based fuzzy logic model for sites of high biodiversity conservation interest. *Ecological Indicators* **67**, 238-249.

Cronin, JT (2004) Host-parasitoid extinction and colonization in a fragmented prairie landscape. *Oecologia* **139(4)**, 503-514.

Cronin, JT (2009) Habitat edges, within-patch dispersion of hosts, and parasitoid oviposition behavior. *Ecology* **90(1)**, 196-207.

Dormann CF, Gruber B, Fründ J (2008) Introducing the bipartite package: analyzing ecological networks. *interaction* **1**, 0.2413793.

Dormann CF, Strauss, R. (2014) The method for detecting modules in quantitative bipartite networks. *Methods in Ecology and Evolution* **5(1)**, 90-98.

Duffy, JE (2002) Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. *Oikos* **99(2)**, 201-219

Fernández F, Sharkey MJ (2006) *Introducción a los Hymenoptera de la Region Neotropical*. Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia, Bogotá DC pp. 894.

Flores LMA, Zanette LRS, Araujo, FS (2018) Effects of habitat simplification on assemblages of cavity nesting bees and wasps in a semiarid neotropical conservation area. *Biodiversity and Conservation* **27(2)**, 311-328.

- Gazola AL, Garofalo CA (2009) Trap-nesting bees (Hymenoptera: Apoidea) in forest fragments of the state of São Paulo, Brazil. *Genetics and Molecular Research* **8(2)**, 607-622
- Giubbina MF, Martensen AC, Ribeiro MC (2018) Sugarcane and *Eucalyptus* plantation equally limit the movement of two forest-dependent understory bird species. *Austral Ecology* **43(5)**, 527-533.
- Gómez P, Ashby B, Buckling A (2015) Population mixing promotes arms race host-parasite coevolution. *Proceedings of the Royal Society B* **282**.
- Grab H, Danforth B, Poveda K, Loeb G (2018) Landscape simplification reduces classical biological control and crop yield. *Ecological Applications* **28(2)**, 348-355.
- Grabner, DS (2017) Hidden diversity: parasites of arthropods stream. *Freshwater Biology* **62(1)**, 52-64.
- Grass I, Jauker B, Steffan-Dewenter I, Tschardt T, Jauker F (2018) Past and potential future effects of habitat fragmentation on structure and stability of plant-pollinator and host-parasitoid networks. *Nature Ecology & Evolution* **2(9)**, 1408-1417.
- Guimarães PR, Guimarães P (2006) Improving the analyzes of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling & Software* **21(10)**, 1512-1513.
- Haddad NM, Brudvig LA, Clobert J, Davies KF, Gonzalez A, Holt RD, Lovejoy TE, Sexton JO, Austin MP, Collins CD, Cook WM, Damschen EI, Ewers RM, Foster BL, Jenkins CN, King, AJ, Laurence WF, Levey DJ, Margules CR, Melbourne BA, Nicholls, AO, Orrock JL, Song DX, Townshend JR (2015) Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science advances* **1(2)**, e1500052.
- Hammer Ø, Harper AD, Ryan PD (2001) PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia electronica* **4(1)**, 9.

- Hoehn P, Tschardt T, Tylianakis JM, Dewenter-Steffan I (2008) Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proceedings of the Royal Society B* **275**.
- Holzschuh A, Steffan-Dewenter I, Tschardt T (2010) How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids? *Journal of Animal Ecology* **79**, 491-500.
- Hutchinson K (1970) A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of Theoretical Biology* **29(1)**, 151-154.
- Klein A, Steffan-Dewenter I, Tschardt T (2006) Rain forest promotes trophic interactions and diversity of trap-nesting Hymenoptera in adjacent agroforestry. *Journal of Animal Ecology* **76**, 315-323.
- Krombein, KV (1967) *Trap nesting wasps and bees: life histories, and nest associates*. Washington: Smithsonian Press, 570 pp.
- Lafferty KD, Dobson AP, Kuris AM (2006) Parasites dominate food web links. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **103(30)**, 11211-11216.
- Laguerre C, Poulin R (2015) Local diversity reduces infection risk across multiple freshwater host-parasite associations. *Freshwater Biology* **60**, 2445-2454.
- Langellotto GA, Denno RF (2004) Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: A meta-analytical synthesis. *Oecologia* **139(1)**, 1-10.
- Lima R, Moure-Oliveira D, Garofalo CA (2018) Interaction Network and niche analysis of natural enemy communities and their host bees (Hymenoptera: Apoidea) in fragments of Cerrado and Atlantic Forest. *Sociobiology* **65(4)**, 591-602.
- MacIvor JS (2017) Cavity-nest boxes for solitary bees: a century of design and research. *Apidologie* **48(3)**, 311-327.

Madeira F, Tschardt T, Elek Z, Kormann UG, Pons X, Rosch V, Samu F, Scherber C, Batáry P (2016) Spillover of arthropods from cropland to protected calcareous grassland - the neighbouring habitat matters. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **235**, 127-133.

Menalled FD, Marino PC, Gage SH, Landis DA (1999) Does agricultural landscape structure affect parasitism and parasitoid diversity? *Ecological Applications* **9(2)**, 634-641.

Mesquita TM, Augusto SC (2011) Diversity of trap-nesting bees and their natural enemies in the Brazilian savana. *Tropical Zoology* **24(2)**, 127-144.

Mougi A, Kondoh M (2016) Food-web complexity, meta-community complexity and community stability. *Scientific Reports* **6**, 24478.

O'Neill, KM (2001) *Solitary wasps: behavior and natural history*. New York: Cornell University Press, 406 pp.

Penczykowski RM, Laine AL, Koskella B (2016) Understanding the ecology and evolution of host-parasite interactions across scales. *Evolutionary Applications* **9(1)**, 37-52.

Pereira-Peixoto MH, Pufal G, Staab M, Martins Feitosa C, Klein AM (2016) Diversity and specificity of host-natural enemy interactions in an urban-rural interface. *Ecological Entomology* **41(3)**, 241-252.

Pocock MJO, Evans MD, Fontaine C, Harvey M, Julliard R, McLaughlin O, Silvertown J, Tamaddoni-Nezhad A, White P, Bohan DA (2016) The visualization of ecological networks and their use as a tool for engagement, advocacy and management. *Advances in Ecological Research* **54**, 41-85.

Poole RW (1974) *An introduction to quantitative ecology*. New York: McGraw-Hill, 532 pp.

R Core Team (2018) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Version 3.5.1. <https://www.R-project.org/>.

- Robinson A, Inouye DW, Ogilvie JE, Mooney EH (2017) Multitrophic interactions mediate the effects of climate change on herbivore abundance. *Oecologia* **185**(2), 181-190.
- Rocha-Filho LC, Rabelo LS, Augusto SC, Garófalo CA (2017) Cavity-nesting bees and wasps (Hymenoptera: Aculeata) in a semi-deciduous Atlantic forest fragment immersed in a matrix of agricultural land. *Journal of Insect Conservation* **21**(4), 727-736.
- Sanders D, Kehoe R, Cruse D, van Veen FJF, Gaston KJ (2018) Low Levels of artificial light at night strengthen top-down control in insect food web. *Current Biology* **28**(15), 2474-2478.
- Tscharntke 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 JM, Laliberte E, Nielsen A, Bascompte J (2010) Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation* **143**(10), 2270-2279.
- Tylianakis JM, Tscharntke T, Lewis OT (2006) Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. *Nature* **445**(7124), 202-205.
- Vázquez DP, Poulin R, Krasnov BR, Shenbrot GI (2005) Species abundance and the distribution of specialization in host-parasite interaction networks. *Journal of Animal Ecology* **74**(5), 946-955.
- Vidal MC, Murphy SM (2018) Bottom-up vs. top-down effects on terrestrial insect herbivores: a meta-analysis. *Ecology Letters* **21**(1), 138-150.
- Vitali F, Mastromei G, Senatore G, Caroppo C, Casalone E (2016) Long lasting effects of the conversion from natural forest to poplar plantation on soil microbial communities. *Microbiological Research* **182**, 89-98.

Westerfelt P, Widenfalk O, Lindelow Å, Gustafsson L, Weslien J (2015) Nesting of solitary wasps and bees in natural and artificial holes in dead wood in young boreal forest stands. *Insect Conservation and Diversity* **8(6)**, 493-504.

Appendices

Table 1. Natural enemies and their hosts, sampled in trap-nests collected between October 2017 and October 2018 in three areas of São Carlos, SP. NN is Number of Nests and NC is Number of Cells.

Natural enemies	Hosts	Cerrado		Eucalyptus		Riparian Forest		Total		
		NN	NC	NN	NC	NN	NC	NN	NC	
Coleoptera (Meloidae)	<i>Nemognatha</i> sp.	<i>Tetrapedia diversipes</i> Klug, 1810	4	4	4	4	0	0	8	8
Diptera (Bombyliidae)	<i>Anthrax</i> sp1	Anthidiini	0	0	1	1	0	0	1	1
		<i>Centris analis</i> (Fabricius, 1804)	2	2	2	2	0	0	4	4
		<i>T. diversipes</i>	11	13	8	10	0	0	19	23
		<i>Trypoxylon</i> sp1	0	0	3	3	0	0	3	3
		<i>Trypoxylon</i> sp2	1	1	0	0	0	0	1	1
	<i>Anthrax</i> sp2	<i>T. diversipes</i>	0	0	1	2	0	0	1	2
	<i>Anthrax</i> sp3	<i>C. analis</i>	1	1	0	0	0	0	1	1
Hymenoptera (Apidae)	<i>Coelioxoides</i> sp.	<i>T. diversipes</i>	15	19	2	2	4	5	21	26

	<i>Mesocheira</i> sp.	<i>C. analis</i>	4	4	1	1	0	0	5	5
Hymenoptera (Chalcidoidea)*	Eulophidae	<i>Trypoxylon lactitarse</i> Saussure, 1867	0	0	1	4	0	0	1	4
		<i>Trypoxylon</i> sp2	0	0	0	0	2	3	2	3
Hymenoptera (Chrysididae)	<i>Chrysis</i> sp.	<i>Pseudodynerus</i> sp2	0	0	0	0	1	1	1	1
		<i>Trypoxylon</i> sp1	0	0	2	2	0	0	2	2
		<i>Trypoxylon</i> sp2	2	3	0	0	1	2	3	5
Hymenoptera (Gasteruptiidae)	<i>Gasteruption</i> sp.	<i>Pseudodynerus</i> sp1	1	1	0	0	0	0	1	1
Hymenoptera (Ichneumonoidea)	Ichneumonidae	<i>Zethus</i> sp.	0	0	0	0	1	1	1	1
Hymenoptera (Leucospidae)	<i>Leucospis</i> sp.	<i>C. analis</i>	0	0	1	1	0	0	1	1
		<i>T. diversipes</i>	0	0	1	1	0	0	1	1
Hymenoptera	<i>Coelioxys</i> sp.	<i>C. analis</i>	2	4	1	1	0	0	3	5

(Megachilidae)

Hymenoptera (Mutillidae)	<i>Sphaerophthalma</i> sp.	<i>Trypoxylon</i> sp1	0	0	1	3	0	0	1	3
Lepidoptera (Pyralidae)*	<i>Ephestia</i> sp.	<i>C. analis</i>	1	2	2	4	0	0	3	6
		<i>T. diversipes</i>	0	0	2	3	0	0	2	3
Neuroptera (Mantispidae)	<i>Plega</i> sp.	<i>Trypoxylon</i> sp2	0	0	0	0	1	1	1	1
TOTAL			44	54	33	44	10	13	87	111

Table 2. List of codes to identify species in the network representations.

Inimigos Naturais		Hospedeiros	
<i>Coelioxoides</i> sp.	E1	<i>Tetrapedia diversipes</i>	H1
<i>Anthrax</i> sp1	E2	<i>Centris analis</i>	H2
<i>Coelioxys</i> sp.	E3	<i>Trypoxylon</i> sp2	H3
<i>Mesochaira</i> sp.	E4	<i>Pseudodynerus</i> sp1	H4
<i>Nemognatha</i> sp.	E5	<i>Trypoxylon lactitarse</i>	H5
<i>Chrysis</i> sp.	E6	Anthidiini	H6
<i>Ephestia</i> sp.	E7	<i>Pseudodynerus</i> sp2	H7
<i>Anthrax</i> sp3	E8	<i>Zethus</i> sp.	H8
<i>Gasteruption</i> sp.	E9		
Eulophidae	E10		
<i>Sphaerophthalma</i> sp.	E11		
<i>Anthrax</i> sp2	E12		
<i>Leucospis</i> sp.	E13		
Ichneumonidae	E14		
<i>Plega</i> sp.	E15		

3 CAPÍTULO II

Influência da variação comportamental no parasitismo de vespas e abelhas solitárias

3.1 INTRODUÇÃO

A diversidade comportamental, entendida aqui como um repertório de escolhas comportamentais à disposição do indivíduo, confere vantagens evolutivas e favorece o fitness dos organismos (Stewart et al., 2016). Muitos organismos apresentam esta variação comportamental como resposta ao risco imediato de parasitismo (Koprivnikar e Penalva, 2015). Por exemplo, alguns insetos podem alterar o sítio de oviposição ou a quantidade de ovos ovipositados como resposta a presença de um parasitoide de ovos (Hirayama e Kasuya 2009; Lynch et al., 2016). O organismo parasita também explora diferentes estratégias para garantir seu sucesso reprodutivo (Gerling e Hermann, 1976; Scott et al., 2000; Vinson et al., 2011).

Impactos antropogênicos podem alterar interações entre o hospedeiro e o parasita ao afetar ou extinguir o comportamento de busca dos parasitas e o comportamento de defesa dos hospedeiros (Hoover et al., 2012; Budria e Candolin, 2014). Por exemplo, populações que perderam o contato com seus inimigos naturais, e conseqüentemente o comportamento de evitá-los, podem sofrer extinção local em um novo contato com o inimigo natural (Berger et al., 2001; Ferrari et al., 2015; McCormick e Lönnstedt, 2016). Estes impactos podem afetar indiretamente o comportamento através da alteração da disponibilidade e qualidade de recursos alimentares (Nagelkerken e Munday, 2016). Uma baixa disponibilidade de alimento aumenta o comportamento de busca em alguns animais, deixando-os mais vulneráveis à mortalidade pela ação de inimigos naturais, como predadores (Anholt e Werner, 2009). Em espécies que se adaptaram a ambientes urbanos, impactos antrópicos podem reduzir o repertório comportamental e resultar na perda de caracteres comportamentais hereditários (Caro e Sherman, 2012). O emprego crescente de iluminação artificial, por exemplo, afeta profundamente as interações entre as espécies ao alterar os comportamentos de forrageio dos animais expostos a esta poluição luminosa (Bolton et al., 2017). Perturbações antropogênicas, ao alterar o comportamento, podem comprometer importantes serviços ecológicos, como polinização e dispersão de sementes (Francis et al., 2012). A urbanização também afeta

diretamente a distribuição dos organismos, como vespas e abelhas, através da diminuição da cobertura vegetal (Zanette et al., 2005).

Himenópteros solitários são um modelo adequado para investigar os tópicos acima mencionados, pois são encontrados em muitos ambientes (incluindo habitats antropizados) e apresentam uma miríade de comportamentos de nidificação e aprovisionamento (Alves-dos-Santos, 2004; Westerfelt et al., 2015). Estes comportamentos podem variar entre indivíduos de abelhas e vespas que nidificam em cavidades pré-existentes (O'Neill, 2001; Hoedjes et al., 2011; Matushkina e Stetsun, 2016). Consequentemente, diferentes níveis de variação comportamental na construção do ninho podem ocorrer dependendo do habitat e da pressão predatória/parasitária (Rosenheim, 1987), incluindo os efeitos da perturbação humana (van Baaren e Candolin, 2018).

Embora estudos com ninhos-armadilha sejam amplamente realizados para analisar as relações tróficas entre himenópteros e seus inimigos naturais, a grande maioria dos trabalhos foca na composição de espécies e ecologia comparativa (Staab et al., 2018). A variação no comportamento de seleção de local para nidificação, construção e aprovisionamento de células, podem ser adaptações contra parasitoides e cleptoparasitas (Kortet et al., 2010). A alteração de certas estratégias de nidificação, portanto, podem aumentar/reduzir os níveis de parasitismo. Deste modo, o presente estudo tem por objetivo analisar o efeito da variação comportamental de himenópteros solitários nas taxas de parasitismo, testando a seguinte hipótese: variações individuais na construção do ninho afetam as taxas de parasitismo em himenópteros solitários que nidificam em cavidades pré-existentes. Para isso, neste estudo, considerou-se variações em certas características do ninho, como o diâmetro escolhido, o número e o tamanho das células construídas, e a presença de plug de fechamento. Por fim, esperava-se que diâmetros maiores fossem mais parasitados devido maior acesso dos inimigos naturais. Esperava-se que a taxa de parasitismo fosse maior na área com intervenção antrópica, aqui considerada como sendo a silvicultura. Esperava-se também que ninhos com maiores quantidades ou tamanho de células apresentassem maiores taxas de parasitismo.

3.2 MATERIAL E MÉTODOS

O trabalho de campo e o exame do material coletado seguiram a mesma metodologia descrita no capítulo anterior.

3.2.1 Análises estatísticas

Para analisar o efeito dos ninhos sobre as taxas de parasitismo da prole, foi realizada uma análise de Modelos Lineares Generalizados (GLM). Nestes modelos, a ocorrência de parasitismo foi considerada como variável dependente. O parasitismo foi analisado utilizando uma distribuição binária logarítmica, onde a ausência de parasitismo foi computada como “0” e a presença como “1”. As variáveis: (i) local (Eucalipto, Mata de Galeria e Cerrado); (ii) diâmetro (4, 6, 8 e 10mm); e (iii) presença de plug (0 – sem, 1- com), foram incluídas como variáveis preditoras fatoriais; enquanto as variáveis: (a) número de células; e (b) comprimento médio das células, foram incluídas como covariáveis contínuas. As análises foram feitas no programa IBM SPSS 24.0.

3.3 RESULTADOS

Um total de 234 ninhos foram coletados, de onde emergiram 1586 indivíduos de abelhas, vespas e seus inimigos naturais. As abelhas solitárias com maior abundância foram *Centris (Heterocentris) analis* (Fabricius, 1804) (Hymenoptera: Apidae) e *Tetrapedia diversipes* Klug, 1810 (Hymenoptera: Apidae), com 33 e 126 ninhos construídos, respectivamente. A vespa solitária com maior abundância foi *Trypoxylon (Trypargilum) lactitarse* Saussure, 1867 (Hymenoptera: Crabronidae), com 41 ninhos construídos (Figura 1).

Dos 33 ninhos de *C. analis*, 13 foram atacados por inimigos naturais, uma taxa de 39% de parasitismo. Para esta espécie de abelha, nenhum fator influenciou o parasitismo (Tabela 1). Para *T. diversipes*, a taxa de parasitismo foi de 38%, com 49 de 126 ninhos atacados. Entretanto, nenhum dos fatores analisados mostrou influência nesta taxa de parasitismo (Tabela 1). Sete dos 41 ninhos de *T. lactitarse* foram atacados, apresentando uma taxa de 17% de parasitismo. Para *T. lactitarse*, o local, o diâmetro e o comprimento médio das células influenciaram a taxa de parasitismo observada (Tabela 1).

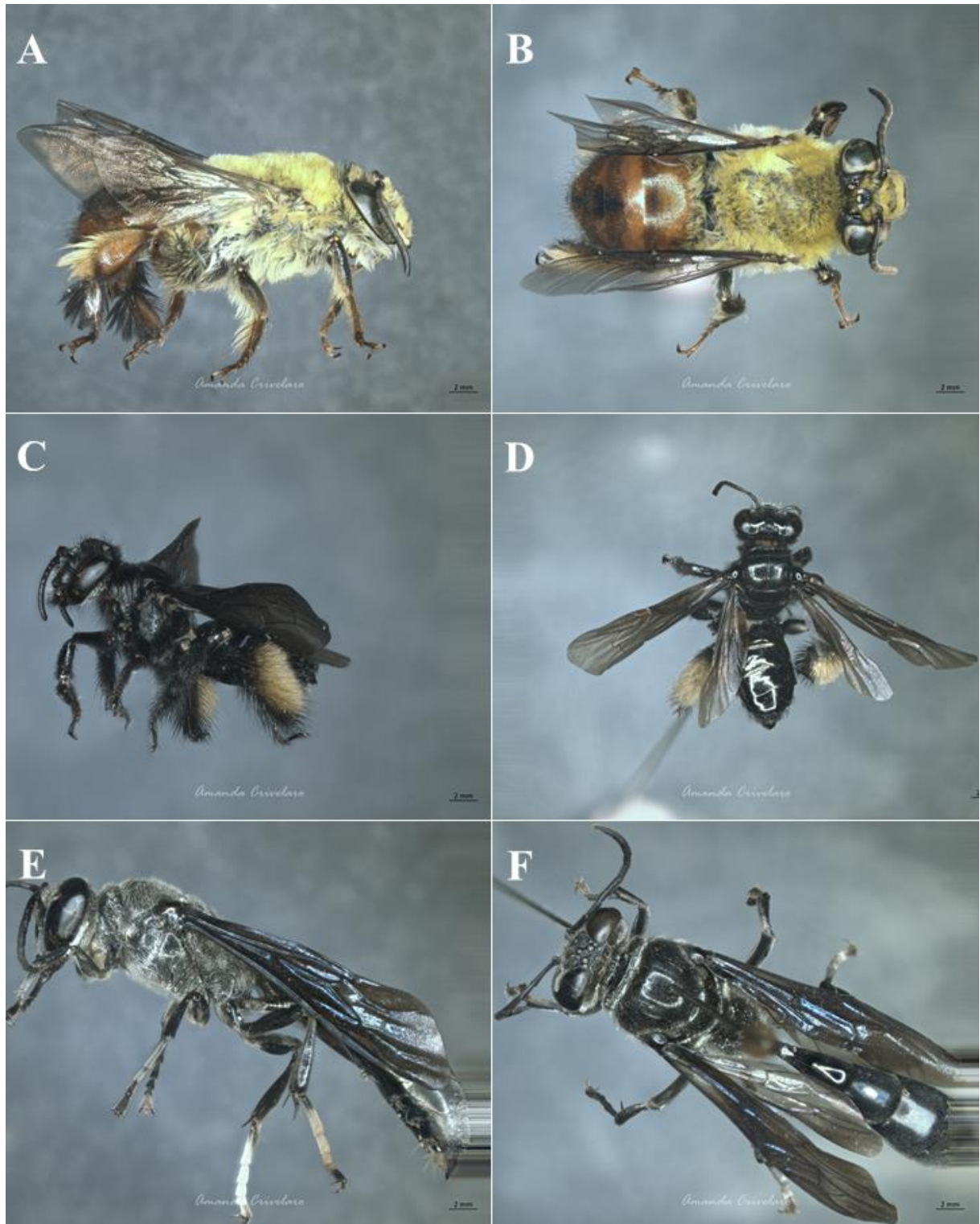


Figura 1. Hábito de *Centris analis* (A), vista dorsal de *C. analis* (B); hábito de *Tetrapedia diversipes* (C), vista dorsal de *T. diversipes* (D); hábito de *Trypoxylon lactitarse* (E), vista dorsal de *T. lactitarse* (F).

Tabela 1. Resultados dos Modelos lineares generalizados (GLM) para fatores que influenciaram o parasitismo em ninhos de abelhas e vespas solitárias. Resultados significativos em negrito.

	X² de Wald	gL	p
<i>Centris analis</i>			
Local	0,07	1	0,80
Diâmetro	3,99	3	0,26
Plug	2,00	1	0,16
Número de células	3,81	1	0,051
Tamanho da célula	0,36	1	0,55
<i>Tetrapedia diversipes</i>			
Local	3,47	2	0,18
Diâmetro	0,47	3	0,93
Plug	0,53	1	0,47
Número de Células	2,41	1	0,12
Tamanho de célula	1,90	1	0,17
<i>Trypoxylon lactitarse</i>			
Local	95,19	1	<0,001
Diâmetro	396,18	1	<0,001
Plug	0,03	1	0,85
Número de células	3,42	1	0,06
Tamanho da célula	4,84	1	0,03

Apenas os ninhos de *T. lactitarse* apresentaram resultados significativos para características do ninho como preditoras de parasitismo. Em relação ao local, apenas dois ninhos foram coletados na área de Cerrado e outros dois na área de Mata de galeria. Dos 37 ninhos de *T. lactitarse* coletados na plantação de Eucalipto, sete ninhos (19%) foram parasitados. *T. lactitarse* não nidificou em cavidades de 0,4 cm. Houve parasitismo em 100% dos ninhos de 1,00 cm (n = 2) e em 14% dos ninhos de 0,8 cm (n = 37). Não houve parasitismo nos ninhos com diâmetro de 0,4 cm (n = 2). A variação de tamanho médio das células afetou as taxas de parasitismo (Figura 2).

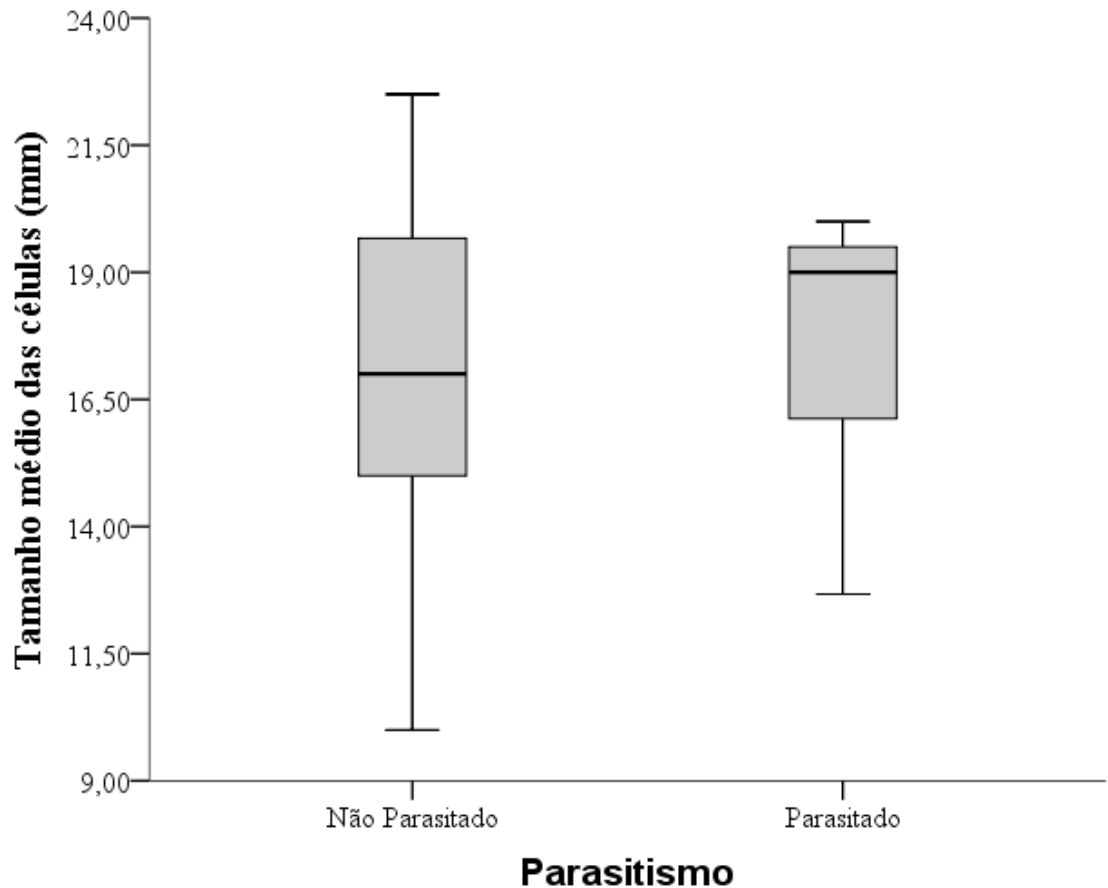


Figura 2. Gráfico para influência de tamanho médio das células (em milímetros) nas taxas de parasitismo observadas para *Trypoxylon lactitarse*.

3.4 DISCUSSÃO

Os resultados aqui apresentados não permitem concluir que a diversidade comportamental na construção dos ninhos afeta o parasitismo em *C. analis* e *T. diversipes*. Apenas para *T. lactitarse* o local, o diâmetro e a média de comprimento das células apresentaram influência na taxa de parasitismo. Assim, estes resultados não permitem corroborar totalmente a hipótese nula. Esperava-se que a diversidade comportamental se correlacionasse com o parasitismo por conferir às espécies um maior repertório de escolhas alternativas para escapar da ameaça de inimigos naturais (Kortet et al., 2010).

As abelhas apresentaram as maiores taxas de parasitismo neste estudo (cerca de 40% para ambas as espécies estudadas). Estas taxas podem variar entre cerca de 15% (Aguiar et al., 2005; Loyola e Martins, 2006) a mais de 30% (Wcislo, 1996; Rocha-Filho e Garófalo, 2015). Isto pode estar relacionado a uma complexidade maior de fatores determinantes para o

parasitismo que vão além dos aspectos da variação comportamental. Estudos apontam que o parasitismo em abelhas solitárias está relacionado a sazonalidade e densidade populacional (Dainese et al., 2017) ou então a variações fenológicas entre os indivíduos (Farzan e Yang, 2018).

A relação observada entre diâmetro e o parasitismo para vespas solitárias pode estar relacionada com a preferência que o grupo apresenta por diâmetros menores para construir seus ninhos (Araújo et al., 2016; Mesquita e Augusto 2011; Vitale e Vázquez 2017; Westerfelt et al., 2015). Em florestas de araucária, por exemplo, *T. lactitarse* possui preferência por nidificar em ninhos com diâmetro de 0,7 a 1,0 cm e média de 3,3 a 4,0 células por ninho, respectivamente (Buschini et al., 2006; Buschini e Wolff, 2006). Geralmente, o diâmetro do ninho apresenta uma relação inversa com a quantidade de células, sendo que ninhos com menores diâmetros podem apresentar mais células e maior sobrevivência da prole (Amala e Shivalingaswamy, 2018). A exploração de diferentes diâmetros e variação da quantidade de células de criação construídas é vantajosa, pois permite maior equilíbrio entre a proporção de machos e fêmeas (Polidori et al., 2011).

Ninhos mais compridos apresentam mais células (Aguiar e Garófalo, 2004). Com um maior número de células, há possibilidade de alocação de células menores na porção mais externa, as quais geralmente contêm machos, cujo investimento em provisionamento por parte da mãe é geralmente menor (Polidori et al., 2011). Dessa forma, as fêmeas ficam mais protegidas contra elementos externos no interior do ninho, com mais recursos à disposição para seu desenvolvimento (Longair, 1981). O número de células em cada ninho geralmente é uma medida de fecundidade da fêmea (Kim e Thorp 2001; Alonso et al., 2012), diretamente relacionada com o investimento parental na construção do ninho (i.e., tempo gasto com construção e provisionamento) (de-Jesus e Garófalo, 2000). Em *Trypoxylon asuncicola* Strand, 1910, o número de células nos ninhos é um dos fatores que está relacionado com as taxas de parasitismo (Peruquetti e Del Lama, 2003).

A pressão exercida pelos inimigos naturais parece ser determinante para a ocupação diferencial de espécies em uma área relativamente homogênea (Santoni et al., 2009). A influência do local de nidificação no parasitismo pode ainda ter relação com a influência da umidade relativa do ar, que parece afetar algumas espécies de himenópteros solitários (Matos et al., 2016). Áreas úmidas, como matas de galeria, podem favorecer o desenvolvimento de fungos e ácaros, que são importantes inimigos naturais de himenópteros solitários de áreas tropicais (Alves-dos-Santos, 2003).

O parasitismo é uma das principais causas de mortalidade em abelhas e vespas solitárias.

Em *Megachile (Moureapis) maculata* Smith, 1853 (Hymenoptera: Megachilidae), a mortalidade devido a fatores desconhecidos é menor do que a proporção de ninhos parasitados (Sabino e Antonini, 2017). Em algumas vespas, entretanto, a mortalidade devido a fatores desconhecidos é maior que a causada por parasitismo (Nascimento e Garófalo, 2014). A presença de parasitas afeta direta e indiretamente a sobrevivência da prole, pois durante sua emergência, podem provocar dano físico em hospedeiros não parasitados que estejam presentes no mesmo ninho (Felicoli et al., 2017). Parasitas também podem forçar sua entrada no ninho quebrando o fechamento externo para alcançar as células no interior, como acontece com alguns leucospídeos (Hymenoptera: Leucospidae) (Gazola e Garófalo, 2009).

O sucesso do parasitismo depende da estratégia adotada pelo inimigo natural. Algumas abelhas cleptoparasitas, como *Coelioxys* (Hymenoptera: Megachilidae), atacam diretamente o ninho enquanto o hospedeiro não está presente (Scott et al., 2000; Vinson et al., 2011). Outros ainda depositam seus ovos nas proximidades do ninho, sendo que após a eclosão das larvas, esta forçará sua entrada no ninho, como ocorre com as moscas do gênero *Anthrax* (Diptera: Bombyliidae) (Gerling e Hermann, 1976). As fêmeas de vespas e abelhas que nidificam em cavidades gastam grande parte do tempo forrageando atrás de alimento e material de construção para os ninhos (Strohm et al., 2002). Em algumas espécies de *Trypoxylon*, o macho permanece de guarda no ninho durante a saída da fêmea, atacando inimigos naturais e outros animais que se aproximem (Brockmann e Grafen, 1989).

Em conclusão, não é possível determinar se variações comportamentais de escolha individual influenciam o parasitismo, uma vez que houve correlação para apenas um dos três táxons analisados. Entretanto, trabalhos nesta linha têm potencial para fornecer informações relevantes tanto a nível populacional quanto a nível de comunidade (Cordero-Rivera 2017). Futuros estudos focados na relação entre variação comportamental e parasitismo devem considerar as diferentes características dos táxons e em como elas se relacionam com esta variação.

3.5 REFERÊNCIAS

- Aguiar, C. M. L., & Garófalo, C. A. (2004). Nesting biology of *Centris (Hemisiella) tarsata* Smith (Hymenoptera, Apidae, Centridini). *Revista Brasileira de Zoologia*, 21(3), 477–486.
- Aguiar, C. M. L., Garófalo, C. A., & Almeida, G. F. (2005). Trap-nesting bees (Hymenoptera, Apoidea) in areas of dry semideciduous forest and caatinga, Bahia, Brazil. *Revista*

- Brasileira de Zoologia*, 22(4), 1030–1038.
- Alonso, J. D. S., Silva, J. F., & Garófalo, C. A. (2012). The effects of cavity length on nest size, sex ratio and mortality of *Centris* (*Heterocentris*) *analisis* (Hymenoptera, Apidae, Centridini). *Apidologie*, 43(4), 436–448.
- Alves-dos-Santos, I. (2003). Trap-nesting bees and wasps on the university campus in Sao Paulo, southeastern Brazil (Hymenoptera: Aculeata). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 76(2), 328–334.
- Alves-dos-Santos, I. (2004). Biologia de nidificação de *Anthodiocetes megachiloides* Holmberg (Anthidiini, Megachilidae, Apoidea). *Revista Brasileira de Zoologia*, 21(4), 739–744.
- Amala, U., & Shivalingaswamy, T. M. (2018). Trap-Nest Diameter Preference of *Megachile lanata* (Hymenoptera: Megachilidae). *Journal of Entomological Science*, 53(1), 96–98.
- Anholt, B. R., & Werner, E. E. (2009). Interaction Between Food Availability and Predation Mortality Mediated by Adaptive Behavior. *America*, 76(7), 2230–2234.
- Araújo, P. C. S., Lourenço, A. P., & Raw, A. (2016). Trap-Nesting Bees in Montane Grassland (Campo Rupestre) and Cerrado in Brazil: Collecting Generalist or Specialist Nesters. *Neotropical Entomology*, 45(5), 482–489.
- Berger, J., Swenson, J., & Persson, I.-L. (2001). Recolonizing carnivores and naive prey: Conservation lessons from Pleistocene extinctions. *Science*, 291(5506), 1036–1039.
- Bolton, D., Mayer-Pinto, M., Clark, G. F., Dafforn, K. A., Brassil, W. A., Becker, A., & Johnston, E. L. (2017). Coastal urban lighting has ecological consequences for multiple trophic levels under the sea. *Science of the Total Environment*, 576, 1–9.
- Brockmann, H. J., & Grafen, A. (1989). Mate conflict and male behaviour in a solitary wasp, *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *politum* (Hymenoptera: Sphecidae). *Animal Behaviour*, 37(2), 232–255.
- Budria, A., & Candolin, U. (2014). How does human-induced environmental change influence host-parasite interactions? *Parasitology*, 141(4), 462–474.
- 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
- Buschini, M. L. T., & Wolff, L. L. (2006). Notes on the biology of *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *opacum* Brèthes (Hymenoptera; Crabronidae) in Southern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 66(3), 907–917.
- Caro, T., & Sherman, P. W. (2012). Vanishing behaviors. *Conservation Letters*, 5(3), 159–166.
- Dainese, M., Riedinger, V., Holzschuh, A., Kleijn, D., Scheper, J., & Steffan-Dewenter, I. (2018). Managing trap-nesting bees as crop pollinators: Spatiotemporal effects of floral resources and antagonists. *Journal of Applied Ecology*, 55(1), 195–204.
- de Jesus, B. M. V., & Garófalo, C. A. (2000). Nesting behaviour of *Centris* (*Heterocentris*) *analisis* (Fabricius) in southeastern Brazil (Hymenoptera, Apidae, Centridini). *Apidologie*, 31(4), 503–515.

- Farzan, S., & Yang, L. H. (2018). Experimental shifts in phenology affect fitness, foraging, and parasitism in a native solitary bee. *Ecology*, 99(10), 2187–2195.
- Felicioli, A., Ambroselli, S., Cilia, G., & Sagona, S. (2017). Parasitization of a wild and reared population of the solitary bee *Osmia cornuta* Latr. by the parasitoid *Anthrax anthrax* Schrank (Diptera, Bombyliidae): comparison between two types of artificial nest. *Journal of Apicultural Research*, 56(5), 598–605.
- Ferrari, M. C. O., McCormick, M. I., Meekan, M. G., & Chivers, D. P. (2015). Background level of risk and the survival of predator-naïve prey: Can neophobia compensate for predator naïvety in juvenile coral reef fishes? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1799).
- Francis, C. D., Kleist, N. J., Ortega, C. P., & Cruz, A. (2012). Noise pollution alters ecological services: Enhanced pollination and disrupted seed dispersal. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1739), 2727–2735.
- Gazola, A. L., & Garófalo, C. A. (2009). Trap-nesting bees (Hymenoptera: Apoidea) in forest fragments of the state of São Paulo, Brazil. *Genetics and Molecular Research*, 8(2), 607–622.
- Gerling, D., & Hermann, H. (1976). The oviposition and life cycle of *Anthrax tigrinus*, [Dipt.: Bombyliidae] a parasite of carpenter bees [Hym.: Xylocopidae]. *Entomophaga*, 21(3), 227–233.
- Hirayama, H., & Kasuya, E. (2009). Oviposition depth in response to egg parasitism in the water strider: high-risk experience promotes deeper oviposition. *Animal Behaviour*, 78(4), 935–941.
- Hoedjes, K. M., Kruidhof, H. M., Huigens, M. E., Dicke, M., Vet, L. E. M., & Smid, H. M. (2011). Natural variation in learning rate and memory dynamics in parasitoid wasps: Opportunities for converging ecology and neuroscience. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1707), 889–897.
- IBM Corp. Released 2016. IBM SPSS Statistics for Windows, Version 24.0. Armonk, NY: IBM Corp.
- Kierat, J., Szentgyörgyi, H., Czarnoleski, M., & Woyciechowski, M. (2017). The thermal environment of the nest affects body and cell size in the solitary red mason bee (*Osmia bicornis* L.). *Journal of Thermal Biology*, 68(July), 39–44.
- Kim, J. Yoon, & Thorp, R. W. (2001). Maternal investment and size-number trade-off in a bee, *Megachile apicalis*, in seasonal environments. *Oecologia*, 126(3), 451–456.
- Koprivnikar, J., & Penalva, L. (2015). Lesser of two evils? Foraging choices in response to threats of predation and parasitism. *PLoS ONE*, 10(1), 1–11.
- Kortet, R., Hedrick, A. V., & Vainikka, A. (2010). Parasitism, predation and the evolution of animal personalities. *Ecology Letters*, 13(12), 1449–1458.
- Longair, R. W. (1981). Sex Ratio Variations in Xylophilous Aculeate Hymenoptera. *Evolution*, 35(3), 597–600.
- Loyola, R. D., & Martins, R. P. (2006). Trap-nest occupation by solitary wasps and bees (Hymenoptera: Aculeata) in a forest urban remnant. *Neotropical Entomology*, 35(1), 41–48.

- Lynch, Z. R., Schlenke, T. A., & de Roode, J. C. (2016). Evolution of behavioural and cellular defences against parasitoid wasps in the *Drosophila melanogaster* subgroup. *Journal of Evolutionary Biology*, 29(5), 1016–1029.
- Matos, M. C. B., Silva, S. S., & Teodoro, A. V. (2016). Seasonal population abundance of the assembly of solitary wasps and bees (Hymenoptera) according to land-use in Maranhão state, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 60(2), 171–176.
- Matushkina, N. A., & Stetsun, H. A. (2016). Morphology of the sting apparatus of the digger wasp *Oxybelus uniglumis* (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera, Crabronidae), with emphasis on intraspecific variability and behavioural plasticity. *Insect Systematics and Evolution*, 47(4), 347–362.
- McCormick, M. I., & Lönnstedt, O. M. (2016). Disrupted learning: Habitat degradation impairs crucial antipredator responses in naive prey. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1830).
- Mesquita, T. M. S., & Augusto, S. C. (2011). Diversity of trap-nesting bees and their natural enemies in the Brazilian savanna. *Tropical Zoology*, 24, 127–144.
- Nagelkerken, I., & Munday, P. L. (2016). Animal behaviour shapes the ecological effects of ocean acidification and warming: Moving from individual to community-level responses. *Global Change Biology*, 22(3), 974–989.
- Oliveira Nascimento, A. L., & Garófalo, C. A. (2014). Trap-nesting solitary wasps (hymenoptera: Aculeata) in an insular landscape: Mortality rates for immature wasps, parasitism, and sex ratios. *Sociobiology*, 61(2), 207–217.
- Peruquetti, R. C., & Del Lama, M. A. (2003). Notas sobre a socialidade e a biologia de nidificação de *Trypoxylon* (*Trypoxylon*) *asuncicola* Strand, 1910 (Hymenoptera, Sphecidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 47(2), 297–301.
- Polidori, C., Boesi, R., & Borsato, W. (2011). Few, small, and male: Multiple effects of reduced nest space on the offspring of the solitary wasp, *Euodynerus* (*Pareuodynerus*) *posticus* (Hymenoptera: Vespidae). *Comptes Rendus - Biologies*, 334(1), 50–60.
- Rocha-Filho, L. C., & Garófalo, C. A. (2016). Natural history of *Tetrapedia diversipes* (Hymenoptera: Apidae) in an atlantic semideciduous forest remnant surrounded by coffee crops, *Coffea arabica* (Rubiaceae). *Annals of the Entomological Society of America*, 109(2), 183–197.
- Rosenheim, J. A. (1987). Nesting Behavior and Bionomics of a Solitary Ground-Nesting Wasp, *Ammophila dysmica* (Hymenoptera: Sphecidae): Influence of Parasite Pressure. *Annals of the Entomological Society of America*, 80(6), 739–749.
- Rosenheim, J. A. (1990). Density-Dependent Parasitism and the Evolution of Aggregated Nesting in the Solitary Hymenoptera. *Annals of the Entomological Society of America*, 83(3), 277–286.
- Sabino, W. D. O., & Antonini, Y. (2017). Nest architecture, life cycle, and natural enemies of the neotropical leafcutting bee *Megachile* (*Moureapis*) *maculata* (Hymenoptera: Megachilidae) in a montane forest. *Apidologie*, 48(4), 450–460.
- Santoni, M. M., Brescovit, A. D., & Lama, M. A. Del. (2009). Ocupação diferencial do habitat por vespas do gênero *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *Latreille* (Hymenoptera, Crabronidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 53(1), 107–114.

- Scott, V. L., Kelley, S. T., & Strickler, K. (2000). Reproductive Biology of Two Coelioxys Cleptoparasites in Relation to Their Megachile Hosts (Hymenoptera: Megachilidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 93(4), 941–948.
- Staab, M., Pufal, G., Tschardt, 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.
- Stewart, A. J., Parsons, T. L., & Plotkin, J. B. (2016). Evolutionary consequences of behavioral diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(45), E7003–E7009.
- van Baaren, J., & Candolin, U. (2018). Plasticity in a changing world: behavioural responses to human perturbations. *Current Opinion in Insect Science*, 27, 21–25.
- Vinson, S. B., Frankie, G., & Rao, A. (2011). Field behavior of parasitic Coelioxys chichimeca (Hymenoptera: Megachilidae) toward the host bee Centris bicornuta (Hymenoptera: Apidae). *Apidologie*, 42(2), 117–127.
- Vitale, N., & Vázquez, D. P. (2017). Ecology and nesting biology of the wood-boring bee Trichothurgus laticeps (Hymenoptera: Megachilidae) in a Monte desert reserve in mid-western Argentina. *Apidologie*, 48(1), 31–40.
- Wcislo, W. T. (1996). Parasitism rates in relation to nest site in bees and wasps (Hymenoptera: Apoidea). *Journal of Insect Behavior*, 9(4), 643–656.
- Westerfelt, P., Widenfalk, O., Lindelöw, Å., Gustafsson, L., & Weslien, J. (2015). Nesting of solitary wasps and bees in natural and artificial holes in dead wood in young boreal forest stands. *Insect Conservation and Diversity*, 8(6), 493–504.
- Zanette, L. R. S., Martins, R. P., & Ribeiro, S. P. (2005). Effects of urbanization on Neotropical wasp and bee assemblages in a Brazilian metropolis. *Landscape and Urban Planning*, 71(2–4), 105–121.

4 CONCLUSÃO GERAL

Em conclusão, estes estudos mostram a complexidade das interações ecológicas em uma paisagem fragmentada. A área amostrada constitui uma região com fragmentos em recente processo de restauração. Este histórico pode ser determinante para a diversidade de vespas e abelhas solitárias encontrada e para a forma como exploram recursos, independente de comportamentos ou hábitos generalistas ou especialistas. Variações comportamentais também não parecem prever taxas de parasitismo neste caso. Entretanto, trabalhos nesta linha têm potencial para fornecer informações relevantes tanto em nível populacional quanto em nível de comunidade. Futuros estudos focados na relação entre variação comportamental e parasitismo devem considerar as diferentes características dos táxons e em como elas se relacionam com esta variação, ou seja, a história natural dos organismos. Além disso, o histórico de uso da terra e o processo de fragmentação devem ser levados em consideração para áreas com gradientes distintos de impactos antrópicos, para compreender mais precisamente seus efeitos.