



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

TESE

**Ecologia e comportamento da vespa escavadora *Sphex ingens* Smith 1856
(Hymenoptera, Sphecidae): subsídios para a conservação da espécie no
Brasil**

Carlos Alberto dos Santos Souza

2021



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

**Ecologia e comportamento da vespa escavadora *Sphex ingens* Smith 1856
(Hymenoptera, Sphecidae): subsídios para a conservação da espécie no Brasil**

Carlos Alberto dos Santos Souza

Sob orientação do Professor

Jarbas Marçal de Queiroz

Tese submetido à Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (UFRRJ), como requisito parcial a obtenção do título de Doutor em **Biologia Animal**, área de concentração: **Biodiversidade Animal**.

Seropédica-RJ

Junho de 2021

Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro
Biblioteca Central / Seção de Processamento Técnico

Ficha catalográfica elaborada
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

S719e Souza, Carlos Alberto dos Santos, 1976-
Ecologia e comportamento da vespa escavadora *Spheg-
ingens* Smith 1856 (Hymenoptera, Sphecidae): subsídios
para a conservação da espécie no Brasil / Carlos
Alberto dos Santos Souza. - Rio de Janeiro, 2021.
143 f.: il.

Orientador: Jarbas Marçal de Queiroz.
Tese (Doutorado). -- Universidade Federal Rural do Rio
de Janeiro, Programa de Pós-Graduação em Biologia
Animal, 2021.

1. comportamento de nidificação. 2. marimbondo
caçador. 3. especialização predatória. 4. distribuição
restrita. 5. Mata Atlântica de Baixada Costeira. I.
Queiroz, Jarbas Marçal de, 1968-, orient. II
Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro.
Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal III. Título.

O presente estudo foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001 (Proc. 88882.426012/2019-01).



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL



TERMO Nº 722 / 2021 - PPGBA (12.28.01.00.00.00.42)

Nº do Protocolo: 23083.047066/2021-29

Seropédica-RJ, 02 de julho de 2021.

Seropédica, 11 de junho de 2021

CARLOS ALBERTO DOS SANTOS SOUZA

Tese submetida como requisito parcial para a obtenção do grau de Doutor(a), no Programa de Pós Graduação em Biologia Animal, Área de Concentração em Biodiversidade Animal.

TESE APROVADA EM 11/06/2021

Conforme deliberação número 001/2020 da PROPPG, de 30/06/2020, tendo em vista a implementação de trabalho remoto e durante a vigência do período de suspensão das atividades acadêmicas presenciais, em virtude das medidas adotadas para reduzir a propagação da pandemia de Covid-19, nas versões finais das teses e dissertações as assinaturas originais dos membros da banca examinadora poderão ser substituídas por documento(s) com assinaturas eletrônicas. Estas devem ser feitas na própria folha de assinaturas, através do SIPAC, ou do Sistema Eletrônico de Informações (SEI) e neste caso a folha com a assinatura deve constar como anexo ao final da tese / dissertação.

JARBAS MARÇAL DE QUEIROZ
(Orientador)

FÁBIO PREZOTO - UFJF

RODRIGO ARANDA - UFR

ROGÉRIO SILVESTRE - UFGD

MAURO SÉRGIO CRUZ SOUZA LIMA - UFPI

(Assinado digitalmente em 02/07/2021 21:21)

JARBAS MARÇAL DE QUEIROZ
PROFESSOR DO MAGISTERIO SUPERIOR
DeptCAmb (12.28.01.00.00.00.29)
Matricula: 1356331

(Assinado digitalmente em 03/07/2021 12:44)

RODRIGO ARANDA
ASSINANTE EXTERNO
CPF: 309.204.278-63

(Assinado digitalmente em 05/07/2021 14:32)

FÁBIO PREZOTO
ASSINANTE EXTERNO
CPF: 110.060.498-78

(Assinado digitalmente em 03/07/2021 00:58)

ROGERIO SILVESTRE
ASSINANTE EXTERNO
CPF: 045.364.998-06

(Assinado digitalmente em 05/07/2021 09:56)

MAURO SÉRGIO CRUZ SOUZA LIMA
ASSINANTE EXTERNO
CPF: 717.936.747-87

Dedico ao meu amado filho e esposa, Heitor Matos e Souza e Elizabeth de Matos, assim como aos meus zelosos pais, Osmar Gomes de Souza e Maria Celda dos Santos Souza.

“It takes all the running you can do, to keep in the place”

(L. Carroll)

“São as pequenas coisas que governam o mundo natural”

(E. O. Wilson)

RESUMO

SOUZA, Carlos Alberto dos S. **Ecologia e comportamento da vespa escavadora *Sphex ingens* Smith 1856 (Hymenoptera, Sphecidae): subsídios para a conservação da espécie no Brasil.** 2021. 123p. Tese de Doutorado. Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde, Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica-RJ.

Nos últimos anos, apesar dos muitos avanços alcançados através de pesquisas sobre conservação de insetos, o agravamento no declínio das populações de inúmeras espécies têm preocupado os cientistas e colocado em dúvidas a eficácia das políticas e ações governamentais voltadas à conservação de espécies, principalmente quando mais de $\frac{3}{4}$ da riqueza de espécies de insetos catalogada ainda é totalmente desconhecida quanto aos papéis desempenhados no funcionamento ou manutenção da estabilidade dos ecossistemas naturais. *Sphex ingens* Smith 1856 é uma das 147 espécies de Sphecidae com ocorrência confirmada para algumas áreas na região Neotropical, embora jamais houveram esforços para esclarecer questões básicas da sua história natural, como o comportamento predatório, capacidade de dispersão e influências das variáveis ambientais sobre seleção de habitats e distribuição da espécie. Logo, este estudo visou avaliar a ecologia e o comportamento da vespa escavadora, *S. ingens*, a fim de propor ações para a conservação da espécie no Brasil e direcionar futuras pesquisas. Os objetivos específicos se concentraram em: (1) avaliar a ecologia de predação de *S. ingens* considerando o nível de especialização predatória, as relações predador-presa e os mecanismos de transporte-aprovisionamento de presas; (2) analisar a extensão da capacidade de voo de *S. ingens*; (3) investigar quais variáveis da estrutura física do habitat são preditoras nos modelos de seleção dos habitats; e (4) modelar a distribuição geográfica potencial de *S. ingens* na América do Sul, considerando a influência das variáveis bioclimáticas e de elevação, além de avaliar o grau de proteção oferecido pelas unidades de conservação brasileiras sobre as áreas de provável ocorrência da espécie. A ecologia e o comportamento predatório de *S. ingens* foi registrado *in natura* durante expedições em duas localidades no município de Angra dos Reis-RJ. Além disso, 236 indivíduos foram capturados-marcados-soltos para aferir a capacidade de voo em distâncias testes. As predições para seleção de habitat foram modeladas com inclusão de 15 variáveis da estrutura do habitat e sua relação com três tamanhos de paisagem a partir de 93 áreas visitadas no continente e na Ilha Grande (RJ). Por outro lado, registros obtidos em campo, através de base de dados indexadas ou obras especializadas, e em coleções entomológicas foram utilizados para modelar a distribuição potencial da espécie com as variáveis ambientais e estimar a proteção recebida pelas populações em unidades de conservação. As análises sobre o

comportamento predatório confirmaram elevada predisposição a especialização na captura de duas espécies de esperanças pseudofilíneas, *Meroncidius* sp. e *Pleminia vicina* (Orthoptera, Tettigoniidae), sendo provavelmente um importante fator de mortalidade para estas populações de presas. Além disso, o comportamento de arvorismo das fêmeas pode ser uma importante estratégia para reduzir o cleptoparasitismo de aves durante o provisionamento e/ou economia de energia durante o transporte das presas. Os ensaios de capacidade de voo, identificaram que a espécie pode voar longas distâncias (e.g., 4,5 km ou área de voo de 63,5 km²). Os modelos de seleção de habitat previram que em paisagens pequenas (3,5 km²) o tamanho das áreas de nidificação e superfície não impermeabilizada influenciaram significativamente a escolha da espécie por áreas que servirão como sítios de nidificação, enquanto que a presença de cursos d'água e o entorno antrópico são as principais variáveis preditoras em paisagens maiores (63,5 km²). Ao longo do trecho analisado de Angra dos Reis, *S. ingens* apresentou padrão de distribuição agregado e restrito a determinados habitats. O Brasil, mais precisamente a Mata Atlântica, concentra 96,4% dos habitats adequados para *S. ingens* (i.e., 50.845,5 km²) em relação a toda América do Sul. Entretanto, no caso do Brasil, apenas 20,2% das áreas de provável ocorrência da espécie encontram-se oficialmente protegidas por unidades de conservação. De maneira geral, os padrões ecológicos e comportamentais encontrados para *S. ingens* foram consistentes e elucidaram algumas questões acerca da história natural da espécie, embora não exclua a necessidade de mais pesquisas para consolidação de informações bioecológicas pertinentes ao manejo de suas populações e dos seus habitats. Certamente, as informações reunidas reforçam que a espécie requer urgente avaliação de prioridade em termos de *status* de ameaça de conservação. Além disso, a inclusão de *S. ingens* na lista de espécies ameaçadas seria de grande valor estratégico para a conservação a curto prazo no que se refere à proteção preventiva, cuja compreensão de outros aspectos da história natural requerem maiores detalhes.

Palavras-chave: comportamento de nidificação, distribuição restrita, especialização predatória, marimbondo-caçador, Mata Atlântica de Baixada Costeira

ABSTRACT

SOUZA, Carlos Alberto dos S. **Ecology and behavior of the digger wasp *Sphex ingens* Smith 1856 (Hymenoptera, Sphecidae): subsidies for the species conservation in Brazil.** 2021. 123p. Thesis (Doctoral degree in Animal Biology). Institute of Biological and Health Sciences, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica-RJ.

In recent years, despite the many advances achieved through research on insect conservation, the worsening decline in populations of countless species has worried scientists and cast doubt on the effectiveness of government policies and actions aimed at species conservation, especially when more than $\frac{3}{4}$ of the insect richness cataloged is still totally unknown as to the roles played in the functioning or maintenance of the stability of natural ecosystems. *Sphex ingens* Smith, 1856 is one of 147 species of Sphecidae with confirmed occurrence for some areas of the Neotropical Region, and there has never been an effort to clarify basic questions of its natural history, such as predatory behavior, dispersive capacity and the influence of environmental variables on the selection of habitats, and distribution. Therefore, this study aimed at assessing the ecology and behavior of the digger wasp *S. ingens* in order to propose actions for the conservation of the species in Brazil and to direct future research. The specific objectives focused on: (1) to evaluate the predation ecology of *S. ingens* considering the level of predatory specialization, the predator-prey relationships, and the behaviors related to the prey-carrying mechanism; (2) to analyze the extent of the flight capacity of *S. ingens*; (3) to investigate which variables in the physical structure of the habitat are predictors in the models of the habitat selection; and (4) to model the potential geographic distribution of *S. ingens* in South America, considering the influence of bioclimatic and elevation variables, in addition to assessing the degree of protection offered by the Brazilian conservation units on the areas where the species is likely to occur. The ecology and predatory behavior of *S. ingens* were recorded in the field during expeditions to two locations in the municipality of Angra dos Reis-RJ. Moreover, 236 individuals were captured-marked-released to measure flight capacity at distances tests. The predictions for habitat selection were modeled with the inclusion of 15 variables of the habitat structure and their relationship with three landscape sizes from 93 areas visited on the continent and Ilha Grande (RJ); and records obtained in the field, in indexed databases, specialized works, and in entomological collections were used to model the potential distribution of the species according to the environmental variables and to estimate the protection received by the populations in conservation unit. The analysis of predatory behavior confirmed a high predisposition to specialization in capturing two species of Pseudophylinae

katydids, *Meroncidius* spp. and *Pleminia vicina* (Orthoptera, Tettigoniidae), which is probably an important mortality factor for these prey populations. Besides, female tree climbing behavior can be an important strategy for reducing bird kleptoparasitism during nest supply and/or energy savings during prey transport. Flight ability tests, identify that the species can fly long distances (e.g., 4,5 km or 63.5 km² flight area). The models of habitat selection predicted that in small landscapes (3.5 km²), the size of the nesting areas and the non-waterproofed surface significantly influence the choice of the species for areas that will serve as nesting sites, while the presence of watercourses and the anthropic environment are the main predictive variables in larger landscapes with 63.5 km². Along the analyzed stretch of Angra dos Reis, *S. ingens* showed an aggregated distribution pattern and restricted to certain habitats. In Brazil, more precisely the Atlantic Forest, concentrates 96.4% of the habitats suitable for *S. ingens* (i.e., 50,845.5 km²) in relation to the whole of South America. However, in the case of Brazil, only 20.2% of the areas where the species is likely to occur are officially protected by conservation units. In general, the ecological and behavioral patterns found for *S. ingens* were consistent and elucidated some questions about the natural history of the species, although it does not exclude the need for further research to consolidate bioecological information relevant to the management of its populations and habitats. Certainly, the information gathered reinforces that the species requires an urgent priority assessment in terms of conservation threat status. Also, the inclusion of *S. ingens* in the list of threatened species would be of great strategic value for short-term conservation in terms of preventive protection, while understanding other aspects of natural history requires more details.

Keywords: distribution restricted, hunter wasp, nesting behavior, Lowland Atlantic Forest, predatory specialization

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL	1
1.1 Objetivos	4
1.2 Estrutura da Tese	5
2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	7
Capítulo I (Seção A) - Especialização predatória da vespa <i>Sphex ingens</i> na captura de esperanças	13
RESUMO	14
ABSTRACT	15
1. INTRODUÇÃO.....	16
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	17
2.1 Área de Estudo.....	17
2.2 Coleta de Dados.....	18
2.3 Análises Estatísticas.....	18
3. RESULTADOS	19
4. DISCUSSÃO	25
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	28
Capítulo I (Seção B) - Subir alto para evitar ladrões	33
Capítulo II - Qual é a distância entre o fracasso e o sucesso? Extensão da capacidade de voo da vespa <i>Sphex ingens</i>	39
RESUMO	40
ABSTRACT	41
1. INTRODUÇÃO.....	42
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	43
3. RESULTADOS	46
4. DISCUSSÃO.....	48
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	50

Capítulo III - À procura de um lar: seleção de habitat e distribuição da vespa escavadora <i>Sphex ingens</i> em fisionomias litorâneas no Sudeste do Brasil	53
RESUMO	54
ABSTRACT	55
1. INTRODUÇÃO	56
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	58
2.1 Área de estudo	58
2.2 Procedimentos gerais para caracterização das áreas	59
2.3 Variáveis ambientais e construção dos modelos de seleção de habitat	61
2.4 Estatísticas de distribuição	62
3. RESULTADOS	63
3.1 Influência das variáveis da estrutura do habitat sobre a seleção	63
3.2 Espacialização e descrição estrutural dos sítios de nidificação	64
4. DISCUSSÃO	69
4.1 Seleção de habitat em escalas de paisagem.....	69
4.2 Padrão de distribuição dos sítios de nidificação	71
4.3 Perspectivas no manejo dos habitats para a conservação das populações de <i>S. ingens</i>	72
5. CONCLUSÃO.....	73
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	74
7. APÊNDICES	80

Capítulo IV - Prevendo a adequação de habitat para a vespa escavadora <i>Sphex ingens</i> na América do Sul: subsídios para a conservação no Brasil	83
RESUMO	84
ABSTRACT	85
1. INTRODUÇÃO.....	86
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	88
2.1 Ocorrências e ajustes na qualidade dos dados.....	88
2.2 Seleção das variáveis ambientais.....	90
2.3 Construção dos modelos	91
2.4 Pós-processamento: probabilidade de presença e áreas prioritárias para conservação	92
3. RESULTADOS	92

3.1	Desempenho do modelo e contribuição das variáveis ambientais preditoras	92
3.2	Avaliação da distribuição de <i>S. ingens</i>	95
3.3	Avaliação das áreas prioritárias para conservação de <i>S. ingens</i> no Brasil.....	99
4.	DISCUSSÃO	106
4.1	Distribuição geográfica potencial de <i>S. ingens</i> na América do Sul.....	106
4.2	Subsídios para a conservação de <i>S. ingens</i> no Brasil.....	108
5.	CONCLUSÃO.....	109
6.	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	110
7.	APÊNDICES	116
3.	CONSIDERAÇÕES FINAIS E RECOMENDAÇÕES.....	119
4.	ANEXOS.....	122

LISTA DE FIGURAS

<p>Figura 1.1. Fêmea de <i>S. ingens</i> aterrissando com uma fêmea de <i>P. vicina</i> próximo ao ninho na área de nidificação – uso da mandíbula e apêndices anteriores para o transporte da presa (a); Comportamento de escavação do ninho para aprovisionamento da presa – fêmea de <i>S. ingens</i> carregando um torrão de terra (b); <i>Display</i> de atenção e guarda da presa (c); Presa deixada momentaneamente na entrada do ninho antes do arraste e aprovisionamento (d). Fonte: Pederassi (2010).....</p> <p>Figura 1.2. Frequência de presas capturadas por fêmeas de <i>S. ingens</i> em relação às classes temporais de monitoramento.....</p> <p>Figura 1.3. Parâmetros morfométricos das espécies de esperanças capturadas por fêmeas de <i>S. ingens</i> no sítio de nidificação da praia do Aventureiro, Ilha Grande, município de Angra dos Reis, Estado do Rio de Janeiro. Massa corporal (g) das espécies de esperanças (a); Comprimento corporal (mm) das espécies de esperanças (b). Legendas: letras diferentes sobre as caixas indicam diferenças significativas a 5%; <i>Boxplot</i> – linhas horizontais dentro das caixas representam medianas; <i>Whiskers</i> – valores mínimos e máximos.....</p> <p>Figura 1.4. Parâmetros morfométricos de <i>Meroncidius</i> sp. capturados por fêmeas de <i>S. ingens</i> no sítio reprodutivo da praia do Aventureiro, Ilha Grande, município de Angra dos Reis, Estado de Rio de Janeiro. Massa corporal (g) de machos e fêmeas (a); Comprimento corporal (mm) de machos e fêmeas (b). Legendas: letras diferentes sobre as caixas indicam diferenças significativas a 5%; <i>Boxplot</i> – linhas horizontais dentro das caixas representam medianas; <i>Whiskers</i> – valores mínimos e máximos <i>não-outliers</i>; Pontos representam <i>outliers</i> nos valores mínimos e/ou máximos.....</p> <p>Figura 1.5. Parâmetros morfométricos de <i>P. vicina</i> capturados por fêmeas de <i>S. ingens</i> no sítio reprodutivo da praia do Aventureiro, Ilha Grande, município de Angra dos Reis, Estado de Rio de Janeiro. Massa corporal (g) de machos e fêmeas (a); Comprimento corporal (mm) de machos e fêmeas (b). Legendas: letras diferentes sobre as caixas indicam diferenças significativas a 5%; <i>Boxplot</i> – linhas horizontais dentro das caixas representam medianas; <i>Whiskers</i> – valores mínimos e máximos <i>não-outliers</i>; Pontos representam <i>outliers</i> nos valores mínimos e/ou máximos.....</p> <p>Figura 2.1. Acasalamento de <i>S. ingens</i> realizado durante o transporte de presa no solo da área de nidificação (a). Comportamento de arborismo de fêmea de <i>S. ingens</i> com presa capturada (b).....</p> <p>Figura 3.1. Sítio de nidificação da Vila Residencial de Praia Brava: (a) localização da praia Brava no município de Angra dos Reis (Estado do Rio de Janeiro) (ponto vermelho); (b) manchas utilizadas como áreas de reprodução: área original de estudo (polígono verde), áreas vizinhas (polígono vermelho).....</p> <p>Figura 3.2. Indivíduo de <i>S. ingens</i> com mesoscuto marcado com tinta verde.....</p> <p>Figura 3.3. Relação entre as taxas de retorno e as distâncias testes: (a) <i>Scatterplot</i> of return rate against distance. (b) áreas de voo de <i>S. ingens</i> na paisagem de entorno (círculos coloridos expressam a taxa de retorno de <i>S. ingens</i> em relação as distâncias testes). Fonte: Google Earth (2020).....</p> <p>Figura 4.1. Áreas visitadas (pontos pretos) no município de Angra dos Reis-RJ. <i>Datum</i> SIRGAS 2000.....</p> <p>Figura 4.2. Indivíduo marcado com tinta atóxica no mesoscuto torácico (macho adulto): marcação laranja.....</p> <p>Figura 4.3. Áreas visitadas no município de Angra dos Reis-RJ. Legendas: ausência de sítio de nidificação (pontos azuis); presença de sítio de nidificação (pontos vermelhos).</p>	<p>19</p> <p>20</p> <p>21</p> <p>23</p> <p>24</p> <p>35</p> <p>44</p> <p>45</p> <p>47</p> <p>59</p> <p>60</p>
---	---

Sítios de nidificação: Condomínio Praia das Goiabas, praia Vermelha, Vila Residencial de Praia Brava, praia de Piraquera de Dentro (esquerda para a direita no continente); praia dos Meros, praia do Aventureiro e praia da Parnaióca (esquerda para a direita no Ilha Grande). Datum SIRGAS 2000.....	65
Figura 4.4. Scatterplot de representação angular sobre a distribuição dos sítios de nidificação de <i>S. ingens</i> e suas frequência relativa em eixo polar.....	67
Figura 4.5. Fêmeas de <i>S. ingens</i> construindo ninhos: (a) jardim de propriedade privada (praia de Piraquara de Dentro); (b) entre-calçamento (Vila Residencial de Praia Brava); (c) praia (Vila Residencial de Praia Brava).....	68
Figura 5.1. Acasalamento da vespa escavadora <i>S. ingens</i> durante o carreamento da presa no chão do sítio de nidificação.....	88
Figura 5.2. Registros de ocorrência de <i>S. ingens</i> entre países da América do Sul. Legendas: registros correntes (pontos verdes); registros históricos (pontos pretos).....	90
Figura 5.3. Curvas de resposta média (<i>logistic output probability of presence vs. variable</i>) dos dez modelos replicados (linha vermelha). Média \pm desvio padrão (azul). Legendas: (a) sazonalidade da temperatura; (b) elevação e (c) precipitação anual.....	94
Figura 5.4. Distribuição potencial de <i>S. ingens</i> na América do Sul. Legendas: (a) ocorrência de manchas reduzidas e isoladas de habitat adequado no Chile e Peru (Elipses vermelhas), e identificação de corredor de habitat adequado no Brasil (Polígonos pretos); (b) ocorrência de habitats adequados nos Estados de Santa Catarina, Paraná e São Paulo; (c) ocorrência de habitats adequados nos Estados do Rio de Janeiro, Espírito Santo e Bahia.....	96
Figura 5.5. Predição das áreas com probabilidade de presença e sobreposição com as áreas protegidas (unidades de conservação) entre os estados brasileiros: Bahia (a), Espírito Santo (b), Rio de Janeiro (c), São Paulo (d), Paraná (e) e Santa Catarina (f). Legendas: Limites das áreas protegidas (polígonos hachurados).....	100

LISTA DE TABELAS

Tabela 1.1. Esperanças capturadas por 18 fêmeas de <i>S. ingens</i> no sítio de nidificação da praia do Aventureiro, Ilha Grande, município de Angra dos Reis, Estado do Rio de Janeiro.....	21
Tabela 3.1. Variáveis monitoradas e performance de <i>S. ingens</i> durante os ensaios de capacidade de voo.....	46
Tabela 4.1. Variáveis ambientais utilizadas nos modelos de seleção de habitat por <i>S. ingens</i>	61
Tabela 4.2. Modelos usados para testar a seleção de habitat por <i>S. ingens</i> em Angra dos Reis-RJ.....	62
Tabela 4.3. Síntese dos resultados extraídos dos modelos finais para avaliar a influencia das variáveis ambientais na seleção de habitat por <i>S. ingens</i>	64
Tabela 4.4. Distância linear em quilômetros (km) entre os sítios de nidificação no município de Angra dos Reis-RJ. Legendas: Continente – Praia do Condomínio das Goiabas (Goi), Praia Vermelha (Ver), Vila Residencial de Praia Brava (Bra) e Praia de Piraquara de Dentro (PDe); Ilha Grande – Praia dos Meros (Mer), Praia do Aventureiro (Ave) e Praia da Parnaióca (Par).....	65
Tabela 4.5. Distribuição espacial dos sítios de nidificação de <i>S. ingens</i> no município de Angra dos Reis: índice de dispersão de Morisita.....	66
Tabela 5.1. Variáveis ambientais extraídas do <i>Historical climate data</i> do WorldClim.....	91
Tabela 5.2. Percentual de contribuição de cada variável ambiental para o modelo (média de 10 réplicas).....	93
Tabela 5.3. Áreas protegidas (unidades de conservação) e os territórios com probabilidade de presença de <i>S. ingens</i>	99

LISTA DE APÊNDICES

Apêndice Suplementar 2.1. Aves cleptoparasitas que furtam as presas de <i>S. ingens</i>	36
Apêndice Suplementar 4.1. Áreas visitadas no município de Angra dos Reis.....	80
Apêndice Suplementar 5.1. Registros de ocorrência de <i>S. ingens</i> . Legendas: (SI) sem informação.....	116

AGRADECIMENTOS

Ao Dr. Jarbas M. Queiroz, pela orientação, confiança, amizade e apoio a continuidade de um projeto iniciado durante o mestrado, assim como as reflexões e boas ideias discutidas durante as reuniões ou bate papos informais. Tem todo o meu respeito!

Aos Drs. Mauro S. C. S. Lima (UFPI) e Jonas Pederassi (AEDB) pelos anos de amizade e incentivo, especialmente nos períodos de menor paciência.

Aos muitos professores que direta ou indiretamente apoiaram e auxiliaram, quando possível, toda esta trajetória: Dra. Joana M. S. Ferreira (EMBRAPA Tabuleiros Costeiros), Dr. Élisson Fabrício B. Lima (UFPI), Dr. Orlando T. Silveira (MPEG), Dr. Bhrenno Maycon Trad (UFGD), Dr. Rodrigo Aranda (UFR), Dr. Rogério Silvestre (UFGD), Felipe Rodrigo Vivallo Martínez (MNRJ), Dr. Sinval Silveira Neto (USP), Dr. Carlos Roberto F. Brandão (USP), Dra. Kelli S. Ramos (USP), Dr. Marcelo T. Tavares (UFES), Dra. Maria Cristina Gaglianone (UENF), Dra. Juliana Chamorro-Rengifo (UFMS) e Dr. Diego Matheus M. Mendes (INPA).

Aos colegas do laboratório, Rodrigo, Danila, Adriano, Paula, Ricardino, Éder, Mariana Sampaio, Mariana Romanini e Bianca, pelas boas risadas, descontração e troca de ideias, durante as reuniões no laboratório, nos planejamentos dos minicursos ou saídas de campo e entre as aulas do PPG.

À Dra. Carolina R. de Araújo da EMBRAPA Agrobiologia, pelos comentários e críticas na versão do trabalho apresentado no exame de qualificação com a qual foi possível corrigir e melhorar o trabalho.

A toda a equipe do INEA-RJ, aos gestores da Vila Residencial de Praia Brava pela cooperação e apoio dedicado à pesquisa, assim como aos proprietários das inúmeras residências visitadas, pela paciência e cessão do espaço necessário para desenvolvimento da pesquisa.

Aos muitos alunos do Centro Universitário de Barra Mansa quanto ao auxílio nos vários dias de trabalho pesado, bem como ao meu filho, Heitor Matos e Souza; meu sobrinho, João Pedro S. S. Pimentel; e meu irmão, Carlos Augusto S. Souza pelos muitos dias de acompanhamento da pesquisa em condições de sol escaldantes.

À minha querida esposa Elizabeth Matos, pelo amor, carinho e paciência nos muitos dias difíceis; aos meus queridos pais, Osmar G. Souza e Maria Celda S. Sousa, pelo amor e apoio incondicional. A eles dedico inteiramente este trabalho.

À Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro e ao PPG de Biologia Animal, especialmente na pessoa do Dr. Francisco Gerson Araújo, por acreditar no projeto à ser

desenvolvido e pelas orientações relativas ao cumprimento das obrigações do programa; aos demais professores do Programa de Pós-Graduação que sempre contribuíram indiretamente para constante melhoria do estudo, seja pelos bons conselhos, instruções e esclarecimentos ou exposição de pontos de vista diferentes.

À CAPES pela bolsa de doutorado.

Aos membros da banca pela gentileza em aceitar o convite.

1. INTRODUÇÃO GERAL

O declínio das espécies de insetos está relacionado a diversas ameaças (SÁNCHEZ-BAYO & WYCKHUYS 2019, 2021; HARVEY *et al.* 2020; WAGNER *et al.* 2021), embora as mudanças nos habitats ocasionadas pela agricultura intensiva (FOLEY *et al.* 2005; GIBBS *et al.* 2010) e pelo desmatamento sejam os principais responsáveis acerca da perda da biodiversidade entre os países tropicais (CARRASCO *et al.* 2017). Portanto, entender os efeitos destas ameaças sobre as espécies (SAMWAYS 2007) deverá ser acompanhada simultaneamente pela produção de informações aplicáveis ao manejo (PULLIN 1997) para se alcançar a eficiência na conservação das espécies (SAMWAYS 2018).

Na ausência de políticas públicas realistas, estas informações são particularmente importantes quando se trata de espécies raras, ameaçadas ou pouco conhecidas cuja conservação exige que as pesquisas atuem em diferentes níveis operacionais e permitam acurada compreensão das interações com outras populações de organismos (URBAN *et al.* 2013; TIELENS & GRUBER 2020), movimentos dispersivos (MAES *et al.* 2006; KELLER *et al.* 2010; BROWER *et al.* 2012), condições ambientais dos habitats utilizados (RUBENE *et al.* 2015; FLORES *et al.* 2018), e das faixas de distribuição (HORTAL *et al.* 2010; BOSSO *et al.* 2013).

Os himenópteros desempenham papéis fundamentais na manutenção do equilíbrio dos ecossistemas (HOLDOBLER & WILSON 1990; LaSALLE & GAULD 1993; IMPERATRIZ-FONSECA & NUNES-MARQUES 2010; LOYOLA & MARTINS 2011; PREZOTO *et al.* 2016), mas estão entre os táxons de insetos mais ameaçados do planeta (SÁNCHEZ-BAYO & WYCKHUYS 2019, 2021). Além disso, o *status* da população da maioria das espécies de formigas, parasitoides e vespas no que se refere ao declínio e ao valor econômico dos serviços ecossistêmicos, permanecem praticamente desconhecidos até hoje (SÁNCHEZ-BAYO & WYCKHUYS 2019).

A família Sphecidae reúne geralmente vespas solitárias com complexo repertório comportamental (*i.e.*, combinação entre estruturas e padrões comportamentais como componentes inter-relacionados de adaptações: EVANS 1966; BOHART & MENKE 1976) e elevada tendência à especialização predatória (AMARANTE 1999). Embora, neste último caso, poucos esforços tenham sido devidamente documentados quanto ao uso de espécies no controle biológico (AMARANTE *op cit.*) ou em programas de monitoramento da biodiversidade (GUAYUBO *et al.* 2005).

Atualmente, Sphecidae é composta por 19 gêneros e 794 espécies (PULAWSKI 2021) distribuídas em todas as regiões temperadas e tropicais do mundo, apesar de cada gênero possuir centros de diversidade e distribuição específicos (COVILLE 1987). Na Região Neotropical há registro de 196 espécies de Sphecidae, sendo que 147 espécies se encontram distribuídas na América do Sul, e pelo menos, 100 espécies no Brasil (AMARANTE 2005).

As vespas do gênero *Sphex* Linnaeus são grandes e robustas, e em alguns casos bastante coloridas (BOHART & MENKE 1976). Estas vespas nidificam no solo, em geral de áreas abertas com pouca vegetação, e costumam ser gregárias durante a estação reprodutiva, podendo utilizar os mesmos sítios de nidificação durante vários anos (BOHART & MENKE *op cit*). Além disso, apenas algumas espécies de *Sphex* possuem larga distribuição (BOHART & MENKE *op cit*), levando a supor que a maioria das espécies do gênero pode ser rara ou até endêmica de determinados biomas.

No Brasil, o gênero *Sphex* é representado por 10 espécies: *S. brasilianus*, *S. caliginosus*, *S. dorsalis*, *S. ichneumoneus*, *S. ingens*, *S. latro*, *S. melanopus*, *S. nitidiventris*, *S. opacus* e *S. servillei* (BUYS 2009), mas excetuando poucas notas biológicas em catálogos de espécies (BUYS *op cit.*, 2011), apenas 20% das espécies do gênero possuem alguns detalhes sobre a biologia, ecologia ou comportamento no território nacional (BUYS 2005, PILIACKAS *et al.* 2007).

Sphex ingens foi descrita originalmente (*i.e.*, espécie-tipo) por F. Smith no ano de 1856 e publicada na obra intitulada “*Catalogue of Hymenopterous Insects in the Collection of the British Museum*”. Para Bohart & Menke (1976), *S. ingens* é a gigante do gênero e uma das maiores vespas em Sphecidae, possui coloração basicamente preta, enquanto o gáster e as pernas podem variar do parcial ao totalmente de coloração vermelha.

Em termos zoogeográficos, *S. ingens* possui distribuição na América do Sul, mais precisamente na Argentina e Brasil (AMARANTE 2002). No território argentino, *S. ingens* foi registrada nas províncias de Jujuy, Santiago Del Estero (AMARANTE *op cit.*) e Santa Fe (SILVEIRA *inf. pers*). No Brasil, até o momento, a espécie foi registrada nos estados da Bahia, Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo (AMARANTE *op cit.*) e Mato Grosso do Sul (SILVESTRE *et al.* 2014). Neste último caso, a ocorrência da espécie no Mato Grosso do Sul representa o primeiro registro no Brasil obtido por uma pesquisa sobre comunidades de esfeciformes e fora das áreas com maior frequência de registro para a espécie.

No Brasil, as primeiras informações ecológicas das populações de *S. ingens* foram registradas pontualmente por Piliackas *et al.* (2007) e Buys (2009), enquanto que aspectos do

comportamento sexual foram detalhados por Souza *et al.* (2015, 2016). Ao que tudo indica, as maiores implicações no estudo da ecologia de *S. ingens* estejam relacionadas a suposta distribuição restrita e na sazonalidade reprodutiva das populações (SOUZA *et al.* 2015), o que em parte, justificaria a infrequência na amostragem da espécie em pesquisas sobre comunidades e a inexistência de informações sobre sua história natural, mesmo que básicas como forrageamento, dispersão, seleção de habitats e entre outras.

Em termos de forrageamento, Piliackas *et al.* (2007) e Buys (2009) pontuaram que *S. ingens* captura esperanças Tettigoniidae (Orthoptera) para alimentação larval, embora apenas Piliackas *et al.* (2007) afirmaram que se tratavam de Pseudophyllinae. Ainda que, ambas as observações não tenham avançado na identificação mais específica das presas, observações de campo sugerem que *S. ingens* preda apenas poucas espécies de pseudofilíneos, sendo algumas delas consideradas pragas em culturas no Brasil (FERREIRA & LINS 2006; ZANUNCIO-JUNIOR *et al.* 2017). Neste sentido, aumentam as preocupações quanto ao desconhecimento do seu impacto na regulação de outras populações de insetos e as distâncias percorridas para forragear.

A capacidade de voo dos esfeciformes é conhecida apenas pela capacidade de carga de voo das vespas (*i.e.*, transporte das presas: COELHO & LADAGE 1999; COELHO 2008, 2011; HASTING *et al.* 2008, 2010; HOLLIDAY *et al.* 2009) e não pela extensão de voo. Ao longo dos últimos anos, observações relativas ao comportamento de voo e a morfometria de indivíduos (SOUZA *unpublished*) sugerem que *S. ingens* possua capacidade de voo favorável ao forrageamento de longas distâncias, transposição de faixas de marinhas ou conectividade entre sítios de nidificação distantes em paisagens heterogêneas.

Além disso, há fortes indícios de que *S. ingens* selecione os melhores locais para nidificar, como fazem outras espécies de vespas que nidificam no solo (MORATO & MARTINS 2006). Para diversas espécies de vespas escavadoras, a diversidade e estrutura da vegetação, a cobertura e composição do solo (BROCKMANN 1979; O'NEILL 2001; LASSAU & HOCHULI 2005; LYBRAND *et al.* 2020; ZANETTE *et al.* 2005) representam alguns dos preditores mais influentes para a seleção de habitat além de determinantes à compreensão do padrão de distribuição em escala de paisagem, embora os efeitos destas questões ainda permanecem desconhecidos para *S. ingens*.

Concomitantemente, mesmo considerando que a distribuição documentada de *S. ingens* no Brasil esteja predisposta a áreas florestadas ou planícies costeiras da Serra do Mar (BUYS 2009, 2011), incluindo praias de ilhas costeiras (PILIACKAS *et al.* 2007; SOUZA *et al.* 2015,

2016), as variáveis ambientais, climáticas e topográficas, responsáveis pela formação de habitats adequados e distribuição em macroescala (ver PEARSON & DAWSON 2003), também são incompreendidas, implicando em grandes dificuldades ao manejo e ao monitoramento necessário à conservação das populações e seus habitats.

O município de Angra dos Reis está inserido em uma das regiões mais preservadas de Mata Atlântica do Estado do Rio de Janeiro (*i.e.*, Bloco da Região Sul Fluminense) e também uma das mais ameaçadas (ROCHA *et al.* 2003). Além disso, ao longo dos últimos anos, o município tem resguardado importantes sítios de nidificação de *S. ingens*, frequentemente ativos durante o verão. Portanto, Angra dos Reis representa um excelente local para avaliação dos aspectos ecológicos e comportamentais de *S. ingens*, devido à presença confirmada de sítios de nidificação e paisagens com diferentes graus de conservação florestal e urbanização. O presente estudo propõe construir bases para a compreensão da história natural da espécie através dos objetivos abaixo.

1.1 Objetivos

O objetivo geral foi investigar a ecologia e o comportamento da vespa escavadora *S. ingens*, junto aos sítios de nidificação em uma faixa litorânea do município de Angra dos Reis (estado do Rio de Janeiro), e junto a coleções científicas no Brasil e no exterior. A Tese também visa direcionar futuras ações para a conservação da espécie e seus habitats em todo o território nacional. Os objetivos específicos foram:

- Avaliar a ecologia de predação de *S. ingens* considerando o nível de especialização predatória, bem como as relações predador-presa, os principais mecanismos de transporte-aprovisionamento de presas e possíveis estratégias alternativas;
- Analisar a extensão da capacidade de voo de *S. ingens* para compreensão de sua área de voo, assim como prever as distâncias de forrageamento e dispersão da espécie;
- Investigar quais variáveis da estrutura física do habitat são preditoras nos modelos de seleção dos habitats em três tamanhos de paisagem no município de Angra dos Reis, e;
- Modelar a distribuição geográfica potencial de *S. ingens* na América do Sul, considerando: a busca por registros de ocorrência disponíveis na literatura ou coleções científicas; a modelagem de habitats adequados através de variáveis bioclimáticas e elevação; e a avaliação do grau de sobreposição das Unidades de Conservação sobre

as áreas de provável presença de *S. ingens* no Brasil, como medida oficial de proteção de suas populações e habitats.

1.2 Estrutura da Tese

Inicialmente para melhor compreensão dos objetivos e hipóteses testadas, a presente Tese foi organizada e dividida em quatro partes, considerando inicialmente a apresentação dos elementos básicos da história natural de *S. ingens* e os preditores de sua distribuição em meso e macroescala, como segue:

- a. **Capítulo I.** O capítulo visou avaliar a ecologia predatória de *S. ingens* considerando o nível de especialização, as relações predador-presa, juntamente com as estratégias para o transporte-aprovisionamento de presas, sendo subdividido em duas seções: (1) *Especialização predatória da vespa Sphex ingens na captura de esperanças*. Esta seção avaliou a ecologia de predação das fêmeas de *S. ingens* por meio da captura das espécies de presas, das relações predador-presa e dos mecanismos de transporte-aprovisionamento de presas a fim de testar a hipótese de especialização predatória sugeridas por Amarante (1999) e induzidas por Piliackas *et al.* (2007) e Buys (2009); (2) A seção intitulada *Subir alto para evitar ladrões* relatou brevemente observações sobre uma estratégia alternativa para transporte-aprovisionamento de presas adotadas por fêmeas de *S. ingens*. Além disso, o presente relato propõe reflexões a respeito dos motivos e, dos custos e benefícios do comportamento de escalada (*i.e.*, arvorismo) pouco reportado entre os esfecídeos, bem como sua condição como espécie-chave e a relação com inimigos naturais. É importante esclarecer que os referidos textos apresentados no capítulo foram publicados respectivamente nos periódicos, *Acta Ethologica* e *Frontiers in Ecology and the Environment* (ver Anexos), como forma de atender as exigências para a defesa da Tese previstas no regulamento do Programa de Pós-graduação em Biologia Animal da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro.
- b. **Capítulo II.** O capítulo teve como objetivo analisar a extensão da capacidade de voo de *S. ingens* utilizando técnicas de marcação de indivíduos submetidos a 18 distâncias testes de retorno, como base para compreender sua área de voo e prever as distâncias

de forrageamento e dispersão da espécie, bem como ponderar sobre questões inerentes à sua área de vida;

- c. **Capítulo III.** O capítulo visou avaliar a influência das variáveis físicas da estrutura do habitat sobre a seleção de habitats por *S. ingens* em três tamanhos de paisagem ao longo de um trecho do município de Angra dos Reis, assim como identificar o padrão de distribuição da espécie. A abundância de indivíduos entre os sítios de nidificação e as variáveis ambientais foram modeladas pela técnica *Generalized Linear Model*, enquanto o padrão de distribuição foi avaliado por índices convencionais de dispersão e estatística circular. A principal ponderação trazida pelo estudo refere-se na compreensão dos efeitos das variáveis nas decisões sobre a seleção de habitats para o estabelecimento de sítios de nidificação em um contexto de paisagens distintas, assim como os aspectos bioecológicos responsáveis por sua distribuição em escalas mais finas. Além disso, o estudo oferece elementos concretos para determinação da área de vida de *S. ingens*, bem como propõe medidas exequíveis para conservação das populações e seus de habitat em escala de paisagem;
- d. **Capítulo IV.** O objetivo deste capítulo foi modelar a distribuição geográfica potencial de *S. ingens* na América do Sul utilizando o algoritmo MaxEnt. Este estudo reuniu informações de ocorrência obtidas em campo, na literatura e de espécimes depositados nas principais coleções entomológicas nacionais e internacionais. Estes registros foram modelados com variáveis bioclimáticas e de elevação para identificação dos habitats adequados. O estudo também avaliou o grau de sobreposição das unidades de conservação do Brasil sobre as áreas de provável presença de *S. ingens*, a fim de aferir a proteção recebida pelas populações e seus habitats, visto que a espécie ainda não se encontra incluída na lista de espécies ameaçadas de extinção. Entre as reflexões trazidas pelo estudo destacam-se uma suposta endemicidade de *S. ingens* ao bioma da Mata Atlântica e o direcionamento de prioridades para o desenvolvimento de ações de gestão e conservação dos habitats de importância para espécie em todo o território nacional.

2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AMARANTE, S. T. P. Sphecidae. *In*: Brandão CR e Cancellato EM (eds). **Invertebrados terrestres. Biodiversidade do Estado de São Paulo. Síntese do conhecimento ao final do século XX**. Joly CA e Bicudo CM (orgs). São Paulo-SP: FAPESP, v. 5, p. 183–192, 1999.
- AMARANTE, S. T. P. A synonymic catalog of the neotropical Crabronidae and Sphecidae (Hymenoptera: Apoidea). Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, **Arquivos de Zoologia de São Paulo**, v. 37, n. 1, p. 1–139, 2002.
- AMARANTE, S. T. P. Addendum and corrections to a synonymic catalogo of Neotropical Crabronidae and Sphecidae. **Papéis Avulsos de Zoologia do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo**, v. 45, n. 1, p. 1-18, 2005.
- BOHART, R. M.; MENKE, A. S. **Sphecid wasps of the world: a generic revision**. Berkeley: University of California Press, 694p., 1976.
- BOSSO, L.; REBELO, H.; GARONNA, A. P.; RUSSO, D. Modelling geographic distribution and detecting conservation gaps in Italy for the threatened beetle *Rosalia alpina*. **Journal for Nature Conservation**, v. 21, 72–80, 2013.
- BUYS, S. C. Mesting behaviour and larval biology of *Sphex opacus* Dahlbom (Hymenopteram Sphecidae) from Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 22, n. 3, p. 709–711, 2005.
- BUYS, S. C. Sphecidae (Hymenoptera: Apoidea) of Rio de Janeiro State (Southeastern Brazil): inventory of species and notes on biology and distribution. **Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro**, v. 67, n. 3-4, p. 275–282, 2009.
- BUYS, S. C. (Sphecidae (Hymenoptera: Apoidea) of Rio de Janeiro state (southeast Brazil): new geographic records and remarks on faunal distribution. **Biota Neotropica**, v. 11 n. 4, p. 369–372, 2011.
- BROCKMANN, H. J. Nest-site selection in the great golden digger wasp, *Sphex ichneumoneus* L. (Sphecidae). **Ecological Entomology**. v. 4, p. 211–224, 1979.
- BROWER, L. P.; TAYLOR, O. R.; WILLIAMS, E. H.; SLAYBACK, D. A.; ZUBIETA, R. R.; RAMIREZ, M. I. Decline of monarch butterflies overwintering in Mexico: is the migratory phenomenon at risk? **Insect Conservation and Diversity**, v. 5, p. 95–100, 2012.
- CARRASCO, L. R.; WEBB, E. L.; SYMES, W. S.; KOH, L. P.; SODHI, N. S. Global economic trade-offs between wild nature and tropical agriculture. **PLoS Biology**, v. 15, e2001657, 2017.

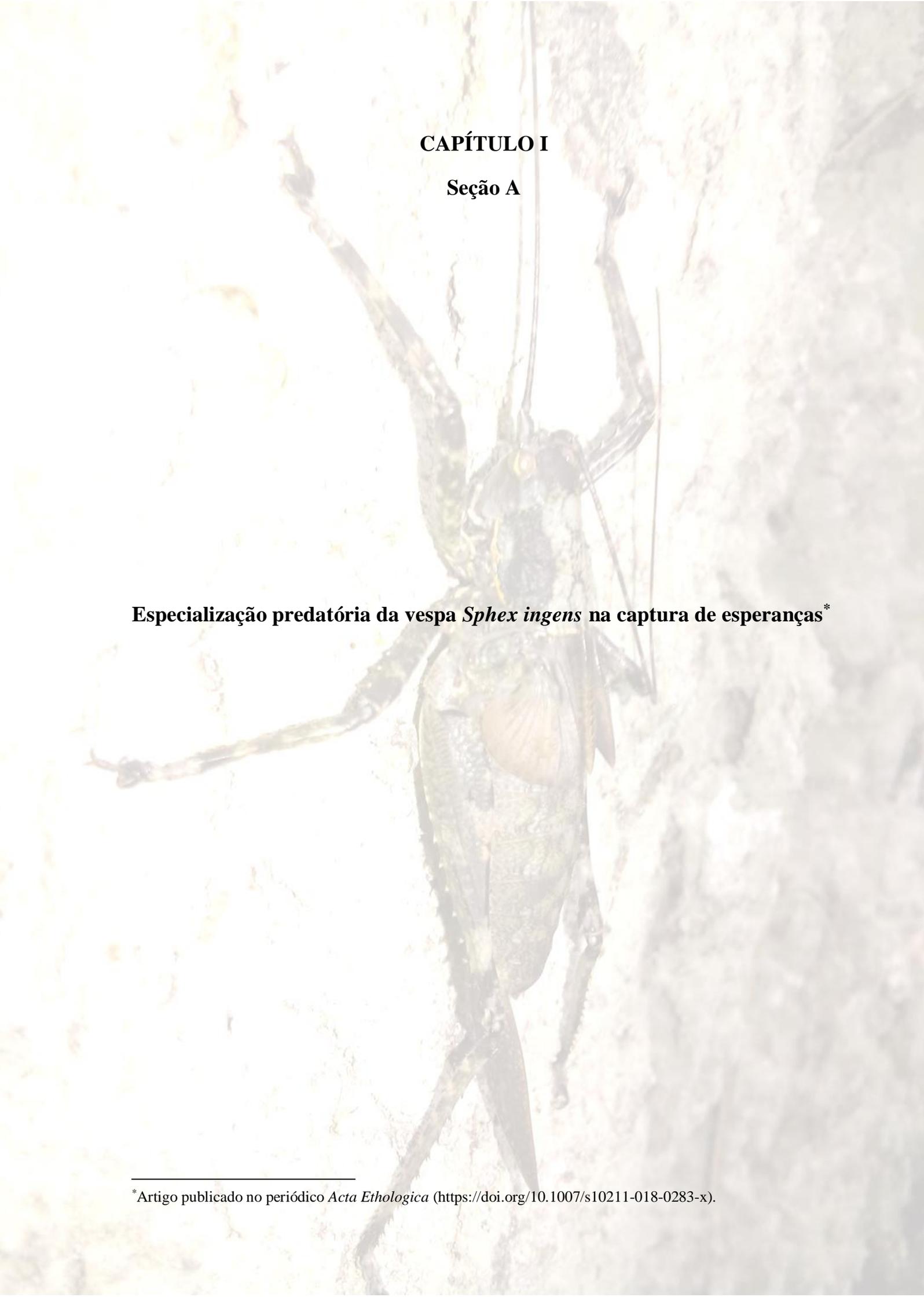
- COELHO, J. R.; LADAGE, L. D. Foraging capacity of the great golden digger wasp, *Sphex ichneumoneus*. **Ecological Entomology**, v. 24, n. 4, p. 480–483, 1999.
- COELHO, J. R.; HASTING, J. M.; HOLLIDAY, C. W.; MENDELL, A. Load carriage during foraging in two species of solitary wasps. **Journal of Hymenoptera Research**, v. 17, n. 1, p. 57–63, 2008.
- COELHO, J. R. Effects of prey size and load carriage on the evolution of foraging strategies in wasps. *In*: Polidori C (ed.). **Predation in the Hymenoptera: an evolutionary perspective**. Transworld Research Network publishing, Kerala, India. 2011.
- COVILLE, R. E. Spider-hunting sphecid wasps. *In*: Nentwig W (eds). **Ecophysiology of spiders**. Springer, Berlin, Heidelberg, 1987.
- EVANS, H. E. **The comparative ethology and evolution of the sand wasps**. Cambridge: Harvard University Press, 540p., 1966.
- FERREIRA, J. M. S.; LINS, P. M. P. Pragas do coqueiro. *In*: Ferreira JMS & Fontes HR (eds.). **Produção integrada de coco: identificação de pragas, doenças e desordens nutricionais e fisiológicas**. Embrapa Tabuleiros Costeiros, Aracaju-SE, p. 43–44. 2006.
- FLORES, L. M. A.; ZANETTE, L. R. S.; ARAUJO, F. S. Effects of habitat simplification on assemblages of cavity nesting bees and wasps in a semiarid neotropical conservation área. **Biodiversity Conservation**, v. 27, p. 311–328, 2017.
- FOLEY, J. A.; DeFRIES, R.; ASNER, G. P.; BARFORD, C.; BONAN, G.; CARPENTER, S. R.; CHAPIN, F. S.; COE, M. T.; DAILY, G. C.; GIBBS, H. K.; HELKOWSKI, J. H.; HOLLOWAY, T.; HOWARD, E. A.; KUCHARIK, C. J.; MONFREDA, C.; PATZ, J. A.; PRENTICE, I. C.; RAMANKUTTY, N.; SNYDER, P. K. Global consequences of land use. **Science**, v. 309 p. 570, 2005.
- GIBBS, H. K.; RUESCH, A. S.; ACHARD, F.; CLAYTON, M. K.; HOLMGREN, P.; RAMANKUTTY, N.; FOLEY, J.A. Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. **Proceedings of the National Academy of Science (PNAS)**, v. 107, p. 16732–16737, 2010.
- GUAYUBO, S. F.; GONZÁLEZ, J. A.; ASÍS, J. D.; TORMOS, J. Conservation of Europeab environments: the sphaciformes wasps as biodiversity indicators (Hymenoptera: Apoidea: Ampulicidae, Sphecidae and Crabronidae). **Journal of Natural History**, v. 39, n. 29, p. 2705–2714, 2005.
- HARVEY, J. A.; HEINER, R.; ARMBRECHT, I; BASSET, Y.; BAXTER-GILBERT, J. H.; BEZEMER, T. M.; BÖHM, M.; BOMMARCO, R.; BORGES, P. A. V.; CARDOSO, P.;

- CLAUSNITZER, V.; CORNELISSE, T.; CRONE, E. E.; DICKE, M.; DIJKSTRA, K-D. B.; DYER, L.; ELLERS, J.; FARTMANN, T.; FORISTER, M. L.; FURLONG, M. J.; GARCIA-AGUAYO, A.; GERLACH, J.; GOLS, R.; GOULSON, D.; HABEL, J-C.; HADDAD, N. M.; HALLMANN, C. A.; HENRIQUES, S.; HERBERSTEIN, M. E.; HOCHKIRCH, A.; HUGHES, A. C.; JEPSEN, S.; JONES, T. H.; KAYDAN, B. M.; KLEIJN, D.; KLEIN, A-M.; LATTY, T.; LEATHER, S. R.; LEWIS, S. M.; LISTER, B. C.; LOSEY, J. E.; LOWE, E. C.; MACADAM, C. R.; MONTOYA-LERMA, J.; NAGANO, C. D.; OGAN, S.; ORR, M. C.; PAITING, C. J.; PHAM, T-H.; POTTS, S. G.; RAUF, A.; ROSLIN, T. L.; SAMWAYS, M. J.; SANCHÉZ-BAYO, F.; SAR, S. A.; SCHULTZ, C. B.; SOARES, A. O.; THANCHAROEN, A.; TSCHARNTKE, T.; TYLIANAKIS, J. M.; UMBERS K. D. L.; VET, L. E. M.; VISSER, M. E.; VUJIC, A.; WAGNER, D. L.; WALLISDEVRIES, M. F.; WESTPHAL, C. WHITE, T. E.; WILKINS, V. L.; WILLIAMS, P. H.; WYCKHUYS, K. A. G.; ZHU, Z-R.; KROON, H. Internacional scientists formulate a roadmap for insect conservation and recovery. **Nature Ecology & Evolution**, v. 4, p. 174–176, 2020.
- HASTING, J. M.; HOLLIDAY, C. W.; COELHO, J. R. Body size relationship between *Sphecius speciosus* (Hymenoptera: Crabronidae) and their prey: prey size determines wasp size. **Florida Entomologist**, v. 97, p. 657–663, 2008.
- HASTING, J. M.; HOLLIDAY, C. W.; LONG, A.; JONES, K.; RODRIGUEZ, G. Size-specific provisioning by cicada killers, *Sphecius speciosus*, (Hymenoptera: Crabronidae) in North Florida. **Florida Entomologist**, v. 93, n. 3, p. 412–421, 2010.
- HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The Ants**. Cambridge: Harvard University press, 732p., 1990.
- HOLLIDAY, C. W.; HASTING, J. M.; COELHO, J. R. Cicada prey of new world cicada killers, *Sphecius* spp. (Dahlbom, 1843) (Hymenoptera: Crabronidae). **Entomological News**, v. 120, n. 1, 1–17, 2009.
- HORTAL, J.; ROURA-PASCUAL, N.; SANDERS, N. J.; RAHBEK, C. Understanding (insect) species distributions across spatial scales. **Ecography**, v. 33, n. 1, p. 51–53. 2010.
- IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; NUNES=SILVA, P. As abelhas, os serviços e o Código Florestal. **Biota Neotropical**, v. 10, n. 4, p. 59–62, 2010.
- KELLER, D.; BRODBECK, S.; FLÖSS, I.; VONWIL, G.; HOLDEREGGER, R. Ecological and genetic measurements of dispersal in a threatened dragonfly. **Biological Conservation**, v. 143, p. 2658–2663, 2010.

- LaSALLE, J.; GAULD, I. D. Hymenoptera: their diversity and their impact on the diversity of other organisms. *In*: LaSalle J & Gauld I D. **Hymenoptera and Biodiversity**. Cab International, Wallingford, 348p., 1993.
- LASSAU, A. S.; HOCHULI, D. F. Wasp community responses to habitat complexity in Sydney sandstone forests. **Austral Ecology**. v. 30, p. 179–180, 2005.
- LOYOLA, R. D.; MARTINS, R. P. Small-scale area effect on species richness and nesting occupancy of cavity-nesting bees and wasps. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 55, n. 1, p. 69–74, 2011.
- LYBRAND, R. A.; FEDENKO, J.; TFAILY, L. RAO, S. Soil properties and biochemical composition of ground-dwelling bee nests in agricultural settings. **Soil Science Society of American Journal**. v. 84, p. 1139–1152, 2020.
- MAES, D.; GHESQUIERE, A.; LOGIE, M.; BONTE, D. Habitat use and mobility of two threatened coastal dune insects: implications for conservation. **Journal of Insect Conservation**, v. 10, p. 105–115, 2006.
- MORATO, E. F.; MARTINS, R. P. An overview of proximate factors affecting the nesting behavior of solitary wasps and bees (Hymenoptera: Aculeata) in preexisting cavities in wood. **Neotropical Entomology**, v. 35, p. 285-298, 2006.
- O'NEILL, K. M. **Solitary wasps: behavior and natural history**. Ithaca, New York-USA, Cornell University Press. 406p., 2001.
- PEARSON, R. G.; DAWSON, T. P. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? **Global Ecology and Biogeography**, v. 12, p. 361–371, 2003.
- PILIACKAS, J. M.; MEIRA, F. V.; SUHOGUSOFF, V. G.; ROSSI, P. G.; BARBIO, A. A. Estudo sobre a capacidade reprodutiva da população de *Sphex ingens* SMITH (Hymenoptera, Sphecidae) em período reprodutivo no Parque Estadual da Ilha Anchieta, Ubatuba, SP, Brasil. **Publicações Avulsas do Instituto Pau Brasil de História Natural**, v. 10, n. 2, p. 73–80, 2007.
- PREZOTO, F.; BARBOSA, B. C.; MACIEL, T. T.; DETONI, M. Agroecossistemas e o serviço ecológico dos insetos na sustentabilidade. *In*: Resende L O, Prezoto F, Barbosa B C & Gonçalves E. (orgs.). **Sustentabilidade: Tópicos da Zona da Mata Mineira**. Ed. 1. Juiz de Fora-MG: Real Consultoria em Negócios Ltda., v. 1, p. 19-30, 2016.

- PULAWSKI, W. J. **Catalog of Sphecidae sensu lato**. Disponível em <http://researcharchive.calacademy.org/research/entomology/entomology_resources/hymenoptera/sphecidae/number_of_species.pdf>. Acessado em 29 de Março de 2021.
- PULLIN, A. S. The challenger of insect conservation. **Journal of Insect Conservation**, v. 1, p. 1–4, 1997.
- ROCHA, C. F. D.; BERGALLO, H. G.; ALVES, M. A. S.; VAN SLUYS, M. **A biodiversidade nos grandes remanescentes florestais do estado do Rio de Janeiro e nas restingas da Mata Atlântica**. UERJ/Instituto BIOMAS/FBCN. Rima Editora, São Carlos-SP. 2003.
- RUBENE, D.; SCHROEDER, M.; RANIUS, T. Estimating bee and wasp (Hymenoptera: Aculeata) diversity on clear-cuts in forest landscapes—an evaluation of sampling methods. **Insect Conservation and Diversity**, v. 8, n. 3, p. 261–271, 2014.
- SAMWAYS, M. J. Insect conservation: a synthetic management approach. **Annual Review of Entomology**, v. 52, p. 465–487, 2007.
- SAMWAYS, M. J. Insect Conservation for the Twenty-First Century. *In*: Shah M M & Sharif U (orgs). **Insect Science-Diversity, Conservation and Nutrition**. IntechOpen, 2018.
- SÁNCHEZ-BAYO, F.; WYCKHUYS, K. A. G. Worldwide decline of the entomofauna: a review of its drivers. **Biological Conservation**, v. 232, p. 8–27, 2019.
- SÁNCHEZ-BAYO, F.; WYCKHUYS, K. A. G. Further evidence for a global decline of the entomofauna. **Austral Entomology**, v. 60, p. 9–26, 2021.
- SILVESTRE, R.; DEMÉTRIO, M. F.; TRAD, B. M.; LIMA, F. V. O.; AUKO, T. H.; SOUZA, P. R. Diversity and distribution of Hymenoptera Aculeata in Midwestern Brazilian dry forests. *In*: Greer FE (ed.). **Dry Forests: ecology, species diversity and sustainable management**. Nova Science Publishers Inc., 2014.
- SOUZA, C. A. S.; PREZOTO, F.; LIMA, M. S. C. S.; PEDERASSI, J. Sexual behavior of the digger wasp *Sphex ingens* Smith (Hymenoptera, Sphecidae). **Revista Brasileira Entomologia**, v. 59, n. 2, p. 107–112, 2015.
- SOUZA, C. A. S.; PREZOTO, F.; LIMA, M. S. C. S.; PEDERASSI, J. Antennation and sexual performance of male digger wasps *Sphex ingens* Smith (Hymenoptera: Sphecidae). **Journal of Natural History**, v. 50, n. 41–42, p. 2647–2655, 2016.
- TIELENS, E. K.; GRUNER, D. S. Intraspecific variation in host plant traits mediates taxonomic and functional composition of local insect herbivore communities. **Ecological Entomology**, v. 45, p. 1382–1395, 2020.

- URBAN, M. C.; ZARNETSKE, P. L.; SKELLY, D. K. Moving forward: dispersal and species interactions determine biotic response to climate change. **Annals of the New York Academy of Science**, v. 1297, p. 44–60, 2013.
- WAGNER, D. L.; GRAMES, E. M.; FORISTER, M. L.; BERENBAUM, M. R.; STOPAK, D. Insect decline in the Anthropocene: death by a Thousand cuts. **Proceedings of the National Academy of Science (PNAS)**, v. 118, n. 2, p. 1–10, 2021.
- ZANUNCIO-JUNIOR, J. S.; FORNAZIER, M. J.; MARTINS, D. S.; CHAMORRO-RENGIFO, J.; QUEIRÓZ, R. B.; LAZZARINI, A. L.; FERREIRA, P. S. F. *Meroncidius intermedius* (Orthoptera: Tettigoniidae): a threat to Brazilian banana. **Florida Entomologist**, v. 100, n. 3, p. 669–671, 2017.
- ZANETTE, L. R. S.; MARTINS, R. P.; RIBEIRO, S. R. Effects of urbanization on Neotropical wasp and bee assemblages in a Brazilian metropolis. **Landscape and Urban Planning**. v. 71, p. 105–121, 2005.



CAPÍTULO I

Seção A

Especialização predatória da vespa *Sphex ingens* na captura de esperanças*

*Artigo publicado no periódico *Acta Ethologica* (<https://doi.org/10.1007/s10211-018-0283-x>).

RESUMO

Sphex ingens é uma das 30 espécies da família Sphecidae que ocorrem no estado do Rio de Janeiro. No entanto, detalhes do comportamento e seleção sexual de populações naturais dessa espécie de vespa foram revelados apenas recentemente. Além disso, o conhecimento de sua ecologia ainda é precário. Este é o primeiro estudo sobre as interações do comportamento alimentar entre *S. ingens* e presas capturadas para alimentar suas larvas. Presas paralisadas foram coletadas manualmente nos locais de ninhos de vespas na praia de Aventureiro, Ilha Grande (Brasil) durante a atividade de provisionamento das fêmeas marcadas de *S. ingens*. Todas as presas foram preservadas, o sexo e a maturidade sexual foram determinados e identificados com o menor nível taxonômico possível. A massa corporal e o tamanho das presas e vespas fêmeas foram medidos. As fêmeas de *S. ingens* capturaram apenas *Pleminia vicina* e *Meroncidius* sp. As massas corporais das vespas e das esperanças foram correlacionadas positivamente. A massa corporal das esperanças capturadas foi significativamente dependente ao comprimento da asa da vespa. A maioria das presas capturadas pertenceu ao sexo feminino, mas não foi possível confirmar preferências, já que os valores podem estar relacionados a diferenças na distribuição e flutuação na densidade populacional das espécies de presas ou as estratégias individuais de forrageamento das vespas fêmeas. A predisposição à especialização predatória exibida pelas populações de *S. ingens* da Ilha Grande sugere que em outros lugares essa interação pode ser uma importante fonte de mortalidade para populações das esperanças pseudofilíneas.

Palavras-chave: Ecologia alimentar, Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Aventureiro, Tettigoniidae, vespa solitária escavadora

ABSTRACT

Sphex ingens is one of 30 species in the family Sphecidae that occur in the state of Rio de Janeiro. However, details of the behavior and sexual selection of natural populations of this wasp species have only recently been unveiled. In addition, the knowledge of its ecology is still poor. This is the first study on the feeding behavior interactions between *S. ingens* and prey captured to feed its larvae. Paralyzed prey were collected manually at the sites of wasp nests on Aventureiro Beach, Ilha Grande, Brazil during the provisioning activity of marked female *S. ingens*. All prey were preserved, their sex and sexual maturity were determined, and they were identified to the lowest possible taxonomic level. The body mass and size of the prey and female wasps were measured. *Sphex ingens* females captured only *Pleminia vicina* and *Meroncidius* sp. The body masses of wasps and katydids were positively correlated. The body mass of captured katydids was significantly dependent on the wasp's wing length. Most of the prey were adult females, but the differences did not confirm possible preferences, as those values can be related to differences in the distribution and fluctuation in the population density of prey species and to the individual foraging strategies of female wasps. However, the predisposition to predatory specialization exhibited by *S. ingens* populations in Ilha Grande and elsewhere suggests that this interaction can be an important source of mortality for populations of pseudophylline katydid species.

Keywords: Aventureiro Sustainable Development Reserve, feeding ecology, Tettigoniidae, solitary digger wasp

1. INTRODUÇÃO

Nos Hymenoptera, o complexo esfeciforme (Ampulicidae, Crabronidae e Sphecidae *sensu* MELO 1999) inclui espécies com repertórios comportamentais complexos e variados (EVANS 1966a, b; BOHART & MENKE 1976). Apesar da ocorrência de especializações como o ectoparasitoidismo, cleptoparasitismo ou necrofagia (EVANS 1966b; EVANS & WEST-EBERHARD 1970; BOHART & MENKE 1976; MENKE 1992) e espécies com fortes tendências sociais (MELO 2000), a maioria dos esfeciformes são predadores e solitários (EVANS 1966a, b; BOHART & MENKE 1976; AMARANTE 1999).

A captura de presas para aprovisionar ninhos representa um momento crítico para as fêmeas, já que requer o sincronismo de habilidades sensoriais, capacidade de carga, memorização e entre outros fatores para interagir com sucesso no ambiente (EVANS 1966b; MARTINS 1993; COELHO & LADAGE 1999; O'NEILL 2001; FONTENELLE & MARTINS 2002; EVANS & O'NEILL 2007).

Em geral, os esfecídeos são predadores especializados de famílias ou subfamílias de insetos ou aranhas, podendo algumas espécies se restringir à captura de gêneros ou até espécies de presas (BOHART & MENKE 1976; CAMILLO *et al.* 1996; O'NEILL 2001; RIBEIRO & GARÓFALO 2010). Entretanto, indivíduos especialistas e generalistas podem coexistir dentro da mesma população de esfecídeos (POWELL & TAYLOR 2017).

Embora existam informações sobre o comportamento predatório de alguns esfecídeos (EBERHARD 1970; OBIN 1982; BROCKMANN 1985; LANDES *et al.* 1987; CASIRAGHI *et al.* 2001), muito pouco se conhece para a maioria das espécies. Das 773 espécies conhecidas de Sphecidae (PULAWSKI 2017), informações sobre tipos de presas existem apenas para: *Trigonopsis cameronii* (EBERHARD 1974 – baratas: *Riatia fulgida*, *Chorisoneura translucida* e *Amazonina* sp.), *Ammophila dysmica* (ROSENHEIM 1987 – mariposas: *Drepanulatrix foeminaria* e *Itame quadrilinearia*), *Isodontia mexicana* (O'NEILL & O'NEILL 2009 – grilos e esperanças: *Oecanthus niveus*, *O. fultoni*, *O. nigricornis*, *O. quadripunctatus* e *Conocephalus* sp.), *Isodontia diodon* (BARTHÉLÉMY 2010 – baratas: *Balta* sp. e *Blattella bisignata*), *Penepodium luteipenne* (BUYS 2012 – baratas: *Epilampra* sp., *Poeciloderrhis catharina*, *P. basistriga* e *Poeciloderrhis* sp.; BUYS & ANTUNES 2015 – baratas: *Poeciloderrhis* sp.) e *Chalybion spinolae* (NEL *et al.* 2014 – aranhas: *Latrodectus indistinctus* e *L. geometricus*). Logo, essa lacuna de conhecimento cria desafios para a compreensão da ecologia das interações entre as vespas predadoras e as populações de suas presas.

Sphex ingens (Hymenoptera: Sphecidae) é uma vespa escavadora cuja distribuição no Brasil inclui os Estados da Bahia, Espírito Santo, Rio de Janeiro e São Paulo (AMARANTE 2002; BUYS 2009, 2011; BUYS & RODRIGUES 2014). Na região Sudeste a estação reprodutiva de *S. ingens* ocorre em períodos com elevada temperatura e pluviosidade, isto é, dezembro à março (PILIACKAS *et al.* 2007), com as populações se estabelecendo em áreas florestadas e planícies costeiras (BUYS 2009, 2011), incluindo ilhas ou praias sob diferentes pressões antropogênicas (BUYS 2009; PILIACKAS *et al.* 2007; SOUZA *et al.* 2015, 2016).

Fêmeas de *S. ingens* constroem ninhos tubulares em solos arenosos contendo apenas uma câmara de provisionamento distribuindo-se de maneira agregada (PILIACKAS *et al.* 2007). A captura de esperanças (Orthoptera: Tettigoniidae) por *S. ingens* para alimentar suas larvas foi registrada em ocasiões anteriores (PILIACKAS *et al.* 2007; BUYS 2009), mas o número de ovos por ninho ainda permanece desconhecido. Esperanças são insetos de médio a grande porte, predominantemente noturnos, com várias defesas anti-predadores (BELWOOD 1990; NICKLE 1992; NICKLE & HEYMANN 1996).

Neste estudo foi avaliado o comportamento de provisionamento das fêmeas de *S. ingens* para testar a hipótese de especialização predatória sugeridas por Piliackas *et al.* (2007) e Buys (2009), assim como fornecer mais informações sobre a história natural e interações entre as vespas predadoras e suas presas.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de Estudo

Expedições a campo foram realizadas em janeiro de 2014 perfazendo um total de 32h de esforço amostral durante a estação reprodutiva de *S. ingens* em sítios de nidificação estabelecidos na faixa de antedunas da praia do Aventureiro, Ilha Grande, Angra dos Reis (Estado do Rio de Janeiro).

A praia do Aventureiro está inserida no território da Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Aventureiro (23° 11' 21,67"S e 44° 19' 7,73"O), sendo circundada predominantemente por formações de Mata Atlântica em estágio inicial de regeneração, devido ao histórico de atividades de usos múltiplos do solo para culturas de subsistência, turismo e outras ações antrópicas.

2.2 Coleta de Dados

Na área de estudo foram identificadas 57 fêmeas de *S. ingens* em atividades reprodutivas. As presas paralisadas foram coletadas manualmente durante o ato de provisionamento de 18 fêmeas marcadas no mesoscuto com tintas atóxicas coloridas (MARTINS 1993). As presas foram coletadas entre 8 às 19h durante 12 dias de monitoramento. As presas coletadas foram acondicionadas em recipientes, fixadas em álcool 70% e etiquetadas. Durante o encerramento das atividades de campo, 12 fêmeas marcadas também foram coletadas e levadas para análises laboratoriais.

Em laboratório, o sexo e a maturidade sexual das presas foram identificados. A massa corporal foi aferida com balança de precisão digital, após absorção do líquido preservativo por papel absorvente. A determinação da maturidade sexual das presas e o comprimento corporal, aferido com paquímetro digital, seguiram as orientações de Carbonell (2002). Também foram aferidos a massa e comprimento das vespas coletadas.

Posteriormente a triagem, espécimes adultos foram selecionados e enviados para identificação junto ao Laboratório de Orthopterologia da Universidade Federal de Viçosa (UFV).

2.3 Análises Estatísticas

Médias e desvios padrões foram calculados para todas as variáveis numéricas. O desempenho de *S. ingens* na captura de presas foi obtido pela razão do número de presas capturadas por fêmea. Frequências relativas foram calculadas para as espécies de presas coletadas, bem como para a razão e maturidade sexual.

Diferenças significativas na frequência de indivíduos das espécies de presas, proporção na maturidade sexual das presas, bem como a proporção do sexo de presas coletadas foram avaliadas pelo Teste χ^2 (ZAR 2010). O Teste de Kolmogorov-Smirnov foi utilizado para aferir a normalidade dos dados, enquanto o Teste t foi calculado para avaliar diferenças entre a massa e o comprimento corporal das espécies de presas coletadas.

A Correlação de Pearson foi utilizada para avaliar a associação entre a massa corporal das presas e predadores. A relação de dependência da massa corporal das presas (variável dependente: média de indivíduos capturados por cada fêmea) com o comprimento das asas das vespas foi testado por regressão linear simples. O nível de significância considerado foi $\alpha=0,05$, sendo os dados processados no software PAST® (HAMMER *et al.* 2011).

3. RESULTADOS

Durante o provisãoamento dos ninhos por fêmeas de *S. ingens* foram coletadas 91 presas paralisadas que seriam usadas para alimentação larval. Apenas adultos e ninfas das esperanças (Pseudophyllinae), *Pleminia vicina* Brunner von Wattenwyl, 1895 e *Meronicidius* sp., foram coletadas por fêmeas de *S. ingens* (Figura 1.1).



Figura 1.1. Fêmea de *S. ingens* aterrissando com uma fêmea de *P. vicina* próximo ao ninho na área de nidificação – uso da mandíbula e apêndices anteriores para o transporte da presa (a); Comportamento de escavação do ninho para aprovisionamento da presa – fêmea de *S. ingens* carregando um torrão de terra (b); *Display* de atenção e guarda da presa (c); Presa deixada momentaneamente na entrada do ninho antes do arraste e aprovisionamento (d). Fonte: Pederassi (2010).

A maior frequência de captura de presas por *S. ingens* ocorreu entre 12 às 16h (76,9%: Figura 1.2). Após sucesso no forrageamento, fêmeas de *S. ingens* retornaram aos sítios de nidificação transportando as esperanças com uso das mandíbulas e do primeiro par de apêndices locomotores. No solo, as presas paralisadas foram arrastadas até a entrada dos ninhos, onde

permaneceram provisoriamente nestes locais até que as vespas, após inspecionar seus ninhos, retornam para puxar as presas aprovisionando-as no interior dos ninhos. Em algumas ocasiões, antes do aprovisionamento das presas, as vespas retomaram atividades de nidificação como, escavação ou acasalamento com parceiros.

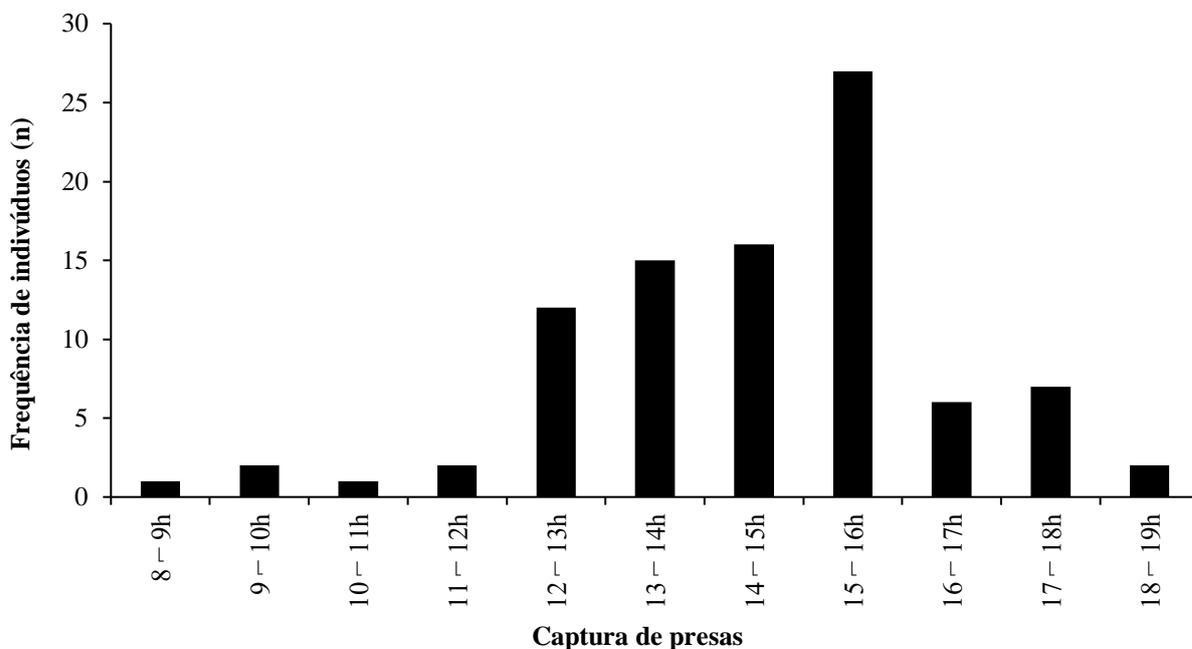


Figura 1.2. Frequência de presas capturadas por fêmeas de *S. ingens* em relação às classes temporais de monitoramento.

O número de presas capturadas por fêmeas de *S. ingens* variou de 2 a 9 ind./fêmea perfazendo desempenho médio de captura de 5,0 ind./fêmea. A frequência acumulada de captura de *P. vicina* e *Meroncidius* sp. foi respectivamente, 61,5% e 38,4% (Tabela 1.1), sendo estes valores significativamente diferentes ($\chi^2 = 4,846$; $p = 0,0360$).

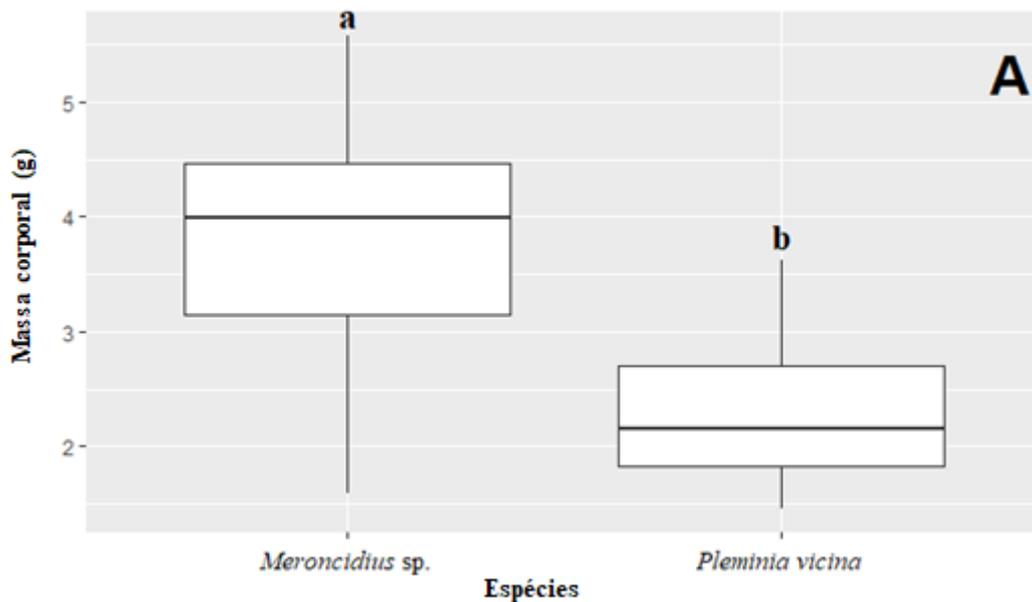
Independentemente da espécie de presa capturada pelas vespas registrou-se predomínio na captura de esperanças fêmeas (69,2%; 63 ind.) em relação à machos (30,7%; 28 ind.), sendo estes valores significativamente diferentes (Tabela 1.1: $\chi^2 = 13,462$; $p = 0,0004$). Em outras palavras, a razão sexual encontrada foi diferente da esperada para ambas espécies de presas capturadas por *S. ingens* (1♀:1♂). No entanto, quando analisado a razão sexual por espécie capturada, não foi registrada diferença significativa para *P. vicina* ($\chi^2 = 3,500$; $p = 0,0824$), ao contrário de *Meroncidius* sp. que apresentou razão sexual significativamente diferente ($\chi^2 = 12,600$; $p = 0,0007$) (Tabela 1.1). Doze esperanças fêmeas foram capturadas pelas vespas portando espermatóforos dos machos.

Tabela 1.1. Esperanças capturadas por 18 fêmeas de *S. ingens* no sítio de nidificação da praia do Aventureiro, Ilha Grande, município de Angra dos Reis, Estado do Rio de Janeiro.

Espécies de presas	Estrutura sexual da população						χ^2 ($p < 0,05$)
	♂		♀		Σ	%	
	n	%	n	%			
Tettigoniidae: Pseudophyllinae							
<i>Pleminia vicina</i>	21	37,5	35	62,5	56	61,5	ns
<i>Meroncidius</i> sp.	07	20,0	28	80,0	35	38,4	*
Total	28	30,7	63	69,2	91	99,9	*

A maturidade sexual das presas correspondeu a 3,2% e 96,7% para ninfas e adultos respectivamente, perfazendo valores de frequência diferentes significativamente ($\chi^2 = 79,396$; $p < 0,0001$). Duas ninfas identificadas pertenciam a *P. vicina*, enquanto uma pertencia a morfoespécie *Meroncidius* sp.

Os valores aferidos da massa e o comprimento corporal das presas apresentaram distribuição normal. Em *Meroncidius* sp., as médias de massa e comprimento corporal foram respectivamente, $3,77 \pm 1,00$ g e $57,57 \pm 7,46$ mm, enquanto que *P. vicina* registrou $2,31 \pm 0,47$ g e $47,92 \pm 7,33$ mm para as mesmas variáveis. Diferenças significativas foram encontradas para massa e comprimento corporal entre ambas as espécies ($t = 7,888$; $G1 = 89$; $p < 0,0001$ e $t = 6,068$; $G1 = 89$; $p < 0,0001$; Figura 1.3). Logo, confirmando que *Meroncidius* sp. apresentou maior dimensão corporal.



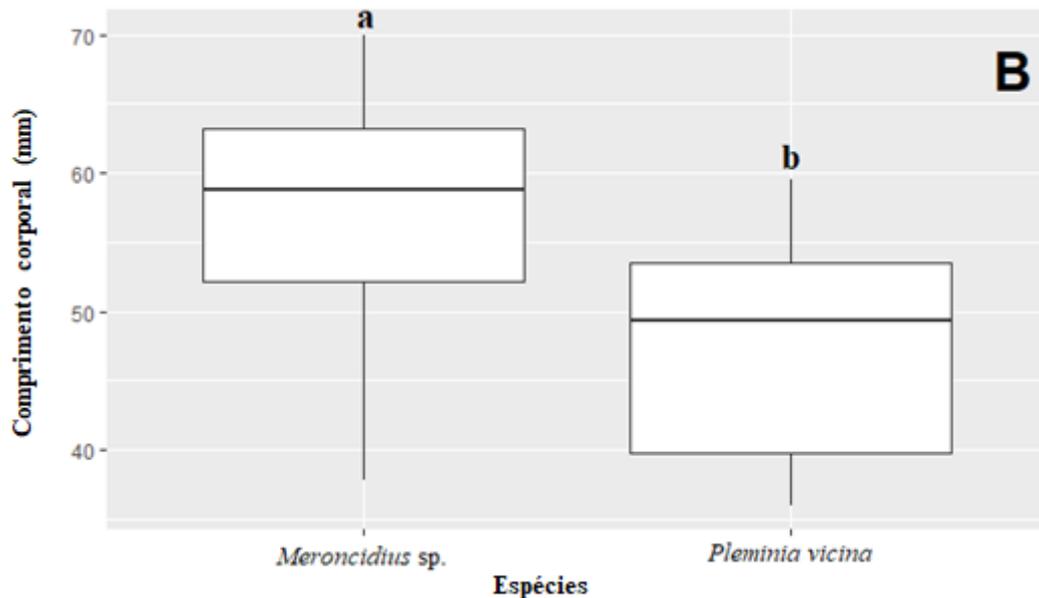


Figura 1.3. Parâmetros morfométricos das espécies de esperanças capturadas por fêmeas de *S. ingens* no sítio de nidificação da praia do Aventureiro, Ilha Grande, município de Angra dos Reis, Estado do Rio de Janeiro. Massa corporal (g) das espécies de esperanças (a); Comprimento corporal (mm) das espécies de esperanças (b). Legendas: letras diferentes sobre as caixas indicam diferenças significativas a 5%; *Boxplot* – linhas horizontais dentro das caixas representam medianas; *Whiskers* – valores mínimos e máximos.

A massa corporal das fêmeas de *Meroncidius sp.* apresentou maior amplitude de variação 3,99g (1,59 a 5,58g), porém menor média $3,74 \pm 1,00$ g comparada aos machos da espécie para as mesmas variáveis, 2,85g (1,82 a 4,67g) e $3,87 \pm 1,02$. As médias da massa corporal entre os sexos não diferiram estatisticamente ($t = -0,306$; $Gl = n - 1$; $p = 0,3807$; Figura 1.4), ao contrário do comprimento corporal médio das fêmeas ($53,42 \pm 8,91$ mm) e machos ($58,60 \pm 6,84$ mm) de *Meroncidius sp.* que apresentaram apenas diferenças marginais ($t = 1,687$; $Gl = 33$; $p = 0,0504$; Figura 1.4).

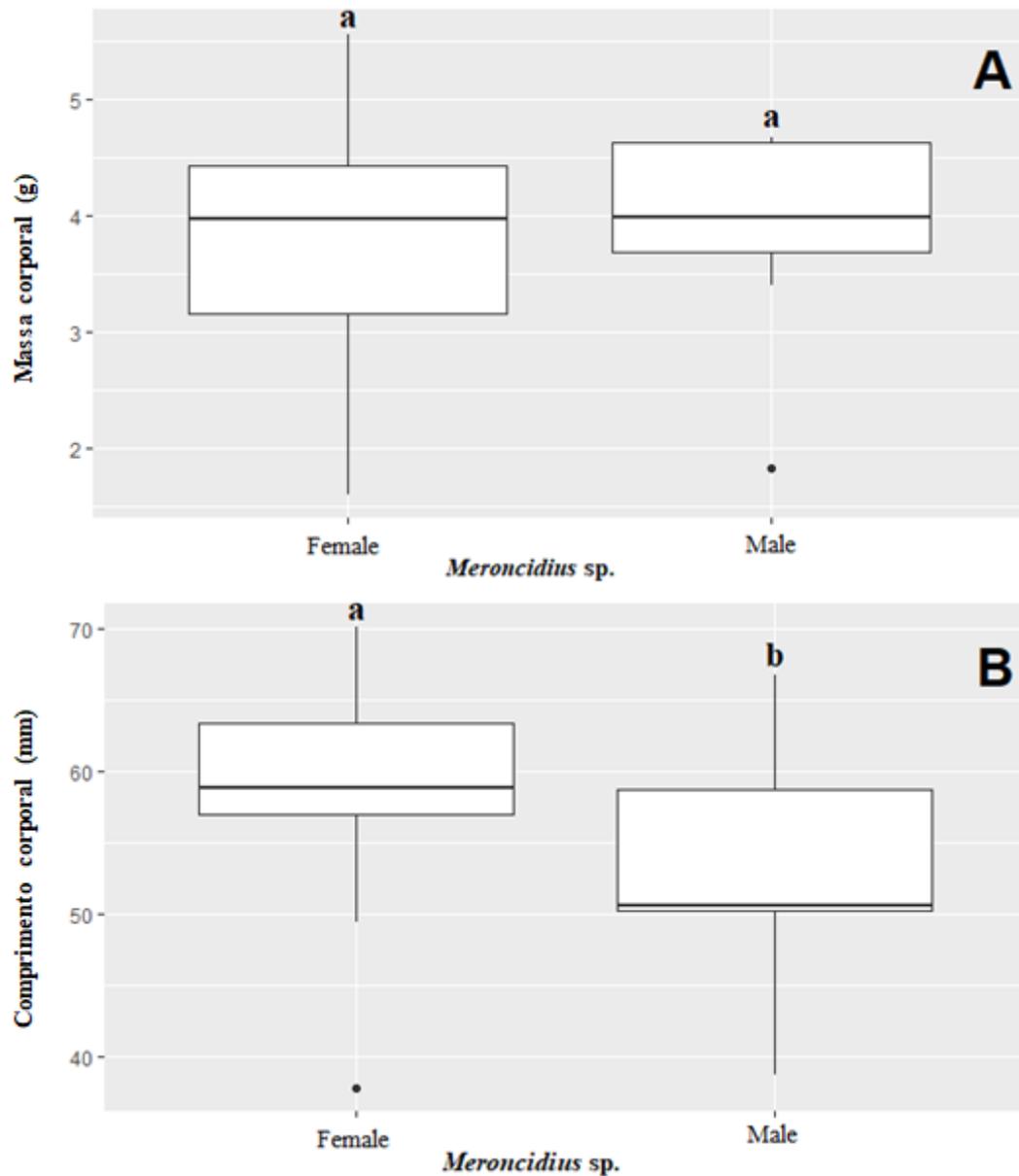


Figura 1.4. Parâmetros morfométricos de *Meroncidius sp.* capturados por fêmeas de *S. ingens* no sítio reprodutivo da praia do Aventureiro, Ilha Grande, município de Angra dos Reis, Estado do Rio de Janeiro. Massa corporal (g) de machos e fêmeas (a); Comprimento corporal (mm) de machos e fêmeas (b). Legendas: letras diferentes sobre as caixas indicam diferenças significativas a 5%; *Boxplot* – linhas horizontais dentro das caixas representam medianas; *Whiskers* – valores mínimos e máximos *não-outliers*; Pontos representam *outliers* nos valores mínimos e/ou máximos.

Em *P. vicina*, as fêmeas apresentaram médias elevadas de massa e comprimento corporal ($2,61 \pm 0,49\text{g}$ e $52,85 \pm 3,75\text{mm}$) em comparação aos machos ($1,79 \pm 0,18\text{g}$ e $39,70 \pm 3,21\text{mm}$), sendo estes valores diferentes estatisticamente ($t = 8,783$; $G1 = 54$; $p < 0,0001$ e $t = 13,370$; $G1 = 54$; $p < 0,0001$: Figura 1.5).

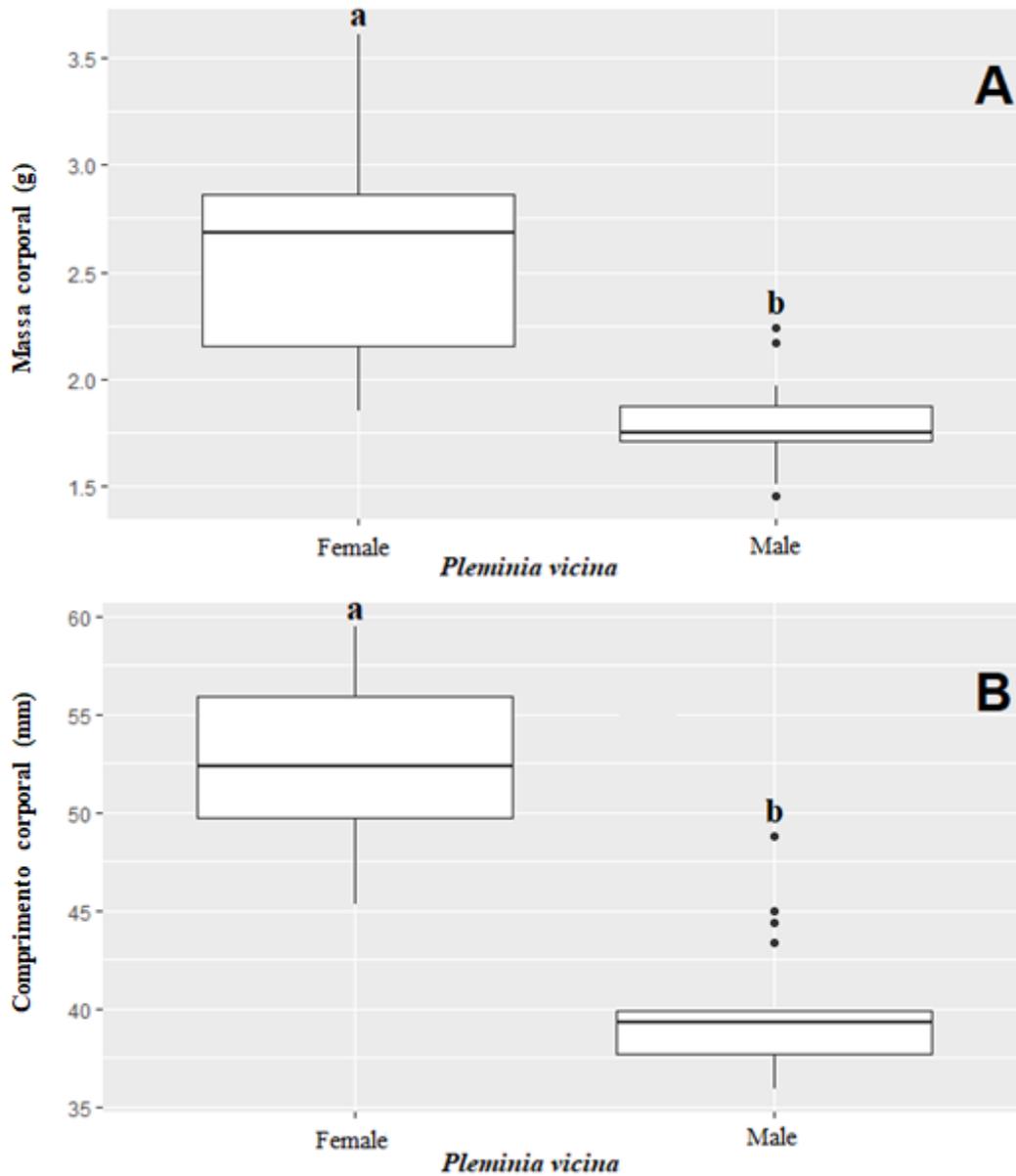


Figura 1.5. Parâmetros morfométricos de *P. vicina* capturados por fêmeas de *S. ingens* no sítio reprodutivo da praia do Aventureiro, Ilha Grande, município de Angra dos Reis, Estado do Rio de Janeiro. Massa corporal (g) de machos e fêmeas (a); Comprimento corporal (mm) de machos e fêmeas (b). Legendas: letras diferentes sobre as caixas indicam diferenças significativas a 5%; *Boxplot* – linhas horizontais dentro das caixas representam medianas; *Whiskers* – valores mínimos e máximos *não-outliers*; Pontos representam *outliers* nos valores mínimos e/ou máximos.

Entre as fêmeas de *S. ingens* monitoradas, 61,1% (11 ind.) capturaram tanto *P. vicina* quanto *Meroncidius* sp., e pelo menos sete fêmeas (63,6%) capturaram *Meroncidius* sp. mais frequentemente do que *P. vicina*. Por outro lado, seis fêmeas (33,3%) capturaram exclusivamente *P. vicina*, enquanto uma única fêmea (5,6%) capturou exclusivamente *Meroncidius* sp. Observações oportunas demonstraram que todas as fêmeas de *S. ingens* no ato

do provisionamento puxam as presas paralisadas da entrada dos ninhos pelas antenas ou cabeça.

A massa corporal das vespas amostradas variou de 0,53 a 1,70 g ($1,11 \pm 0,35$ g, $n = 12$). A massa corporal das vespas e das esperanças foi positivamente correlacionada ($r = 0,867$; $Gl = 10$; $t = 5,516$; $p = 0,0003$). A massa corporal das esperanças capturadas foi significativamente dependente ao comprimento das asas das vespas ($F = 18,726$; $p = 0,001$; $r^2_{ajustado} = 0,617$; $t = 4,327$; $p = 0,001$).

4. DISCUSSÃO

Fêmeas de *S. ingens* apresentaram elevada especialização, já que capturaram apenas duas espécies de esperanças pseudofilíneas (*Meroncidius* sp. e *P. vicina*). Os resultados suportam a hipótese de oligofagia em esfecídeos e confirmam observações realizadas por Piliackas *et al.* (2007) sobre a predação de esperanças pseudofilíneas por *S. ingens* na Ilha Anchieta, localizada a cerca de 100 km de distância ao Sul da nossa área de estudo.

Na Coleção de Hymenoptera do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP, Brasil) foi depositado conjuntamente a *S. ingens*, duas esperanças pseudofilíneas, sendo um *Meroncidius*, coletado próximo a Santos (*i.e.*, litoral do Estado de São Paulo), a 200 km ao Sul da Ilha Grande. Esperanças pseudofilíneas também são usadas como presas por vários predadores diurnos, como formigas e vespas em florestas tropicais (BELWOOD 1990; NICKLE 1992).

A predisposição a especialização predatória exibida pelas populações de *S. ingens* na Ilha Grande sugere que esta interação pode ser uma importante fonte de mortalidade para as populações de *Meroncidius* sp. e *P. vicina*. No entanto, a extrapolação dos resultados para populações de *S. ingens* distribuídas em outras áreas do Brasil (ver AMARANTE 2002) seria precipitado, já que algumas espécies de esfecídeos exibem variações na dieta no espaço e no tempo (*e.g.*, CAMILO *et al.* 1996; RIBEIRO & GARÓFALO 2010; BUYS 2012).

Mesmo considerando o curto tempo de amostragem e a escala espacial restrita, os resultados confirmaram que *S. ingens* apresentou maior especialização predatória do que outros esfecídeos estudados com escalas espaço-temporais semelhantes (EBEHART 1974; BUYS 2012; POWELL & TAYLOR 2017). Estas tendências podem sugerir que interações predador-presa são mais fortemente determinadas por características específicas do habitat e/ou fenologia conforme sugerido por Evans (1982). Entretanto, as vespas podem preferir determinados tipos de presas devido à proximidade com suas áreas de nidificação (GENISE 1980; PIMENTA &

MARTINS 1999; FONTENELLE & MARTINS 2002). Além disso, Evans (2002) afirmou que em vespas solitárias predadoras, a escolha de presas não é limitada por exigências larvais, pois as larvas de vespas podem se desenvolver com sucesso em qualquer tipo de presa.

Embora não tenha sido registrado a distância percorrida por fêmeas de *S. ingens* durante o forrageamento, vespas do gênero *Sphex* podem caçar longe de seus locais de nidificação, em comparação com espécies que sempre arrastam suas presas pelo solo, como *Prionyx* (EVANS 1962) e *Palmodes laeviventris* (GWYNNE & DODSON 1983). Observações de campo sugerem que as fêmeas de *S. ingens* possam forragear no dossel arbóreo para capturar *Meroncidius* sp. e *P. vicina*. Evans (1962) descreveu que, similarmente a outras vespas Sphecidae de grande porte, em geral espécies do gênero *Sphex* podem transportar presas em voo até seus ninhos ou arrastá-las pelo o solo.

A elevada frequência na captura de presas em alguns intervalos de tempo sugere que *Meroncidius* sp. e *P. vicina* encontravam-se em período de inatividade. Infelizmente, pouco se sabe sobre a biologia das espécies de esperanças pseudofilíneas, o que é um desafio para a compreensão da relação entre *S. ingens* e suas presas. Sperber *et al.* (2012) relataram que as esperanças Pseudophyllinae durante o dia, encostam o corpo contra os ramos de árvores, tornando-se quase imperceptíveis durante o dia. Logo, apenas as espécies de esfecídeos que forrageiam na superfície de plantas são capazes de encontrar presas crípticas e sedentárias (EVANS 1962).

Apesar da impossibilidade de atestar que *S. ingens* executa aprovisionamento massal, já que os ensaios poderiam induzir ao incremento ou redução do forrageamento e aprovisionamento de presas (FIELD *et al.* 2007; BENTTINEN & PREISSER 2009), o número de presas capturadas durante a pesquisa, observações paralelas junto a outras fêmeas e estudos com espécies filogeneticamente próximas (BROCKMANN 1985; O'NEILL & O'NEILL 2003, 2009; BARTHÉLÉMY 2010; ERCIT 2014) sugerem que o aprovisionamento massal também ocorra para *S. ingens*. Vale salientar que as coletas das presas também não influenciaram no abandono dos ninhos monitorados.

As diferenças significativas na frequência acumulada de captura entre *P. vicina* e *Meroncidius* sp. não confirmam possíveis preferências por alguma das espécies de presas, já que os valores podem estar relacionados a diferenças na distribuição e flutuação na densidade populacional das espécies de presas, bem como nas estratégias de forrageamento individual das fêmeas de *S. ingens*. Rosenheim (1987) e Field (1992) confirmaram para *Ammophila sabulosa* Linnaeus 1758 e *A. dysmica* respectivamente, que a frequência na captura e aprovisionamento de espécies de presa se alteraram durante a estação reprodutiva das vespas.

A capacidade de carga das fêmeas de *Sphex* tende a ser alta. *Sphex ichneumoneus* transporta em média, presas com massas equivalentes à sua própria massa corporal e, em condições extremas, presas com massa duas vezes maior que a sua massa corporal (COELHO & LADAGE 1999). Entre as fêmeas de *S. ingens*, as presas carregadas com maior massa perfizeram 2,5 vezes a sua própria massa corporal. Fêmeas de *S. ichneumoneus* podem arrastar presas pesadas pelo solo (COELHO & LADAGE 1999) ou escalar árvores para voar até os locais de nidificação (BROCKMANN 1985).

Em geral, as fêmeas de *S. ingens* capturaram predominantemente esperanças fêmeas. No entanto, a predileção na captura por esperanças fêmeas não foi validada por diferenças nas dimensões corporais, uma vez que a massa e o comprimento corporal das fêmeas foram similares aos machos capturados. Portanto, estas tendências indicam de maneira consistente que a otimização do forrageamento para fêmeas de *S. ingens* (*i.e.*, incremento reprodutivo, redução de tempo e energia pela redução no número de viagens e entre outros) relaciona-se a abundância de um dos sexos na área de entorno aos sítios de nidificação ou a sobreposição comum entre as áreas de uso pelos sexos de esperanças e as vespas em forrageamento.

Para Coelho & Ladage (1999) o grau de otimização no tamanho de presas capturadas pode estar relacionado à abundância e variação do tamanho das próprias presas. Analogamente, Brockmann (1985) observou um padrão consistente na frequência de captura e provisionamento de presas em *Sphex ichneumoneus* Linnaeus 1758 e atribuiu a mudança ao tempo de desenvolvimento de presas imaturas até a idade adulta tornando-se muito difíceis de capturar e transportar, forçando algumas vespas a mudarem para espécies menores. Assim, maiores detalhes sobre a ecologia populacional das espécies de esperanças utilizadas como presas no local de estudo certamente serão importantes para a compreensão precisa das relações predador-presas.

Na Ilha Grande, a especialização predatória de *S. ingens* é um importante atributo para exploração eficiente das populações de presas (*Meroncidius* sp. e *P. vicina*). Além disso, é provável que a estação reprodutiva de *S. ingens* sobreponha o mesmo evento para as espécies de esperanças capturadas, pois o nível de especialização predatória encontrado para a população de *S. ingens* na Ilha Grande requer sincronismo cíclico entre as populações, justificado pela na renovação do estoque de presas (*i.e.*, coleta de esperanças portando espermátóforos e frequência de captura de indivíduos adultos), e conseqüentemente, disponibilidade para populações de predadores.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AMARANTE, S. T. P. Sphecidae. *In*: Brandão CR e Cancellato EM (eds). **Invertebrados terrestres. Biodiversidade do Estado de São Paulo. Síntese do conhecimento ao final do século XX.** Joly CA e Bicudo CM (orgs). São Paulo-SP: FAPESP, v. 5, p. 183–192. 1999.
- AMARANTE, S. T. P. A synonymic catalog of the neotropical Crabronidae and Sphecidae (Hymenoptera: Apoidea). Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, **Arquivos de Zoologia de São Paulo**, v. 37, n. 1, p. 1–139. 2002.
- BARTHÉLÉMY, C. Nesting biology of *Isodontia diodon* (Kohl, 1890) (Hymenoptera: Sphecidae), a predator of cockroaches, in Hong Kong. **Journal of Hymenoptera Resources**, v. 19, n. 2, p. 201–216. 2010.
- BELWOOD, J. J. Anti-predator defences and ecology of neotropical katydids, especially the Pseudophyllinae. *In*: Bayley W, Rentz DCF (eds) **The Tettigoniidae, biology, systematics and evolution.** Berlin-AL: Springer Verlag, p. 8–26. 1990.
- BENTTINEN, J.; PREISSER, E. Avian kleptoparasitism of the digger wasp *Sphex pensylvanicus*. **The Canadian Entomologist**, v. 141, n. 6, p. 604–608. 2009.
- BOHART, R. M.; MENKE, A. S. **Sphecid wasps of the world: a generic revision.** Berkeley: University of California Press, 694p. 1976.
- BROCKMANN, H. J. Provisioning behavior of the great golden digger wasp, *Sphex ichneumoneus* (L.) (Sphecidae). **Journal of Kansas Entomology Society**, v. 58, p. 631–655. 1985.
- BUYS, S. C. Sphecidae (Hymenoptera: Apoidea) of Rio de Janeiro state (southeastern Brazil): inventory of species and notes on biology and distribution. **Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro**, v. 67, n. 3–4, p. 275–282. 2009.
- BUYS, S. C. (Sphecidae (Hymenoptera: Apoidea) of Rio de Janeiro state (southeast Brazil): new geographic records and remarks on faunal distribution. **Biota Neotropica**, v. 11 n. 4, p. 369–372. 2011.
- BUYS, S. C. Nesting habits, alternative nesting tactics and female territoriality of the cockroach-hunting solitary wasp *Penepodium luteipenne* (Hymenoptera: Sphecidae). **Journal of Hymenoptera Resources**, v. 24, p. 27–41. 2012.
- BUYS, S. C.; ANTUNES, C. A. O. Further observations on the nesting behavior of *Penepodium luteipenne* (Hymenoptera, Sphecidae). **Journal of Hymenoptera Resources**, v. 45, p. 131–134. 2015.

- BUYS, S. C.; RODRIGUES, C. L. Inventory of sphecid wasps (Hymenoptera: Apoidea: Sphecidae) from the Espírito Santo state (Southeast Brazil). **Boletim Museu de Biologia Mello Leitão**, v. 33, p. 35–46. 2014.
- CAMILLO, E.; GARÓFALO, C. A.; ASSIS, J. M. F.; SERRANO, J. C. Biologia de *Podium denticulatum* Smith em ninhos armadilhas (Hymenoptera: Sphecidae: Sphecinae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v. 25, p. 439–450. 1996.
- CARBONELL, C. S. The grasshopper tribe Phaeoparini (Acridoidea: Romaleidae). The Orthopterist's society. **Publications on Orthopteran Diversity**, v. 1, p. 148. 2002.
- CASIRAGHI, M.; MARTINOLI, A.; BOSCO T.; PREATONI, D. G.; ANDRIETTI, F. Nest provisioning and stinging pattern in *Ammophila sabulosa* (Hymenoptera, Sphecidae): influence of prey size. **Italian Journal of Zoology**, v. 68, n. 4, p. 299–303. 2001.
- COELHO, J. R.; LADAGE, L. D. Foraging capacity of the great golden digger wasp, *Sphex ichneumoneus*. **Ecological Entomology**, v. 24, n. 4, p. 480–483. 1999.
- EBERHARD, W. G. The predatory behavior of two wasps, *Agnoideus humilis* (Pompilidae) and *Sceliphron caementarium* (Sphecidae), on the orb weaving spider *Araneus cornutus* (Araneidae). **Psyche**, v. 77, n. 2, p. 243–251. 1970.
- EBERHARD, W. G. The natural history and behaviour of the wasp *Trygonopsis cameronii* Kohl (Sphecidae). **The Transactions of the Entomological Society of London**, v. 125, n. 3, p. 295–328. 1974.
- ERCIT, K. Size and sex of cricket prey predict capture by a sphecid wasp. **Ecological Entomology**, v. 39, n. 2, p. 195–202. 2014.
- EVANS, E. W. Timing of reproduction by predatory stinkbugs (Hemiptera: Pentatomidae): pattern and consequences for a generalista and specialist. **Ecology**, v. 63, n. 1, p. 147–158. 1982.
- EVANS, H. E. The evolution of prey-carrying mechanisms in wasps. **Evolution**, v. 16, n. 4, p. 468–483. 1962.
- EVANS, H. E. The behavior patterns of solitary wasps. **Annual Review of Entomolog**, v. 11, n. 1, p. 123–154. 1966a.
- EVANS, H. E. **The comparative ethology and evolution of the sand wasps**. Cambridge: Harvard Univ Press. 1966b.
- EVANS, H. E. A review of prey choice in Bembicini sand wasps (Hymenoptera: Sphecidae). **Neotropical Entomology**, v. 32, n. 1, p. 1–11. 2002.
- EVANS, H. E.; O'Neill, K. M. **The sand wasps: natural history and behaviour**. Cambridge: Harvard Univ Press, 2007.

- EVANS, H. E.; WEST-EBERHARD, M. J. **The wasps**. University of Michigan Press, Ann Arbor. 1970.
- FIELD, J. P. Patterns of nest provisioning and parental investment in the solitary digger wasp *Ammophila sabulosa*. **Ecological Entomology**, v. 17, n. 1, p. 43–51. 1992.
- FIELD, J. P.; TURNER, E.; FAYLE, T.; FOSTER, W. Costs of egg-laying and offspring provisioning: multifaceted parental investment in a digger wasp. **Proceedings of the Royal Society Biology Sciences**, v. 274, n. 1608, p. 445–451. 2007.
- FONTENELLE, J. C. R.; MARTINS, R. P. Hunting behaviour by the sand wasp *Rubrica nasuta* (Christ 1791) (Hymenoptera Sphecidae). **Tropical Zoology**, v. 15, n. 2, p. 187–196. 2002.
- GENISE, J. F. Selección de presas em *Rubrica nasuta* (CHRIST) (Hymenoptera, Sphecidae). **ECOSUR Argentina**, v. 7, n. 13, p. 15–18. 1980.
- GWYNNE, D. T.; DODSON, G. N. Nonrandom provisioning by the digger wasp, *Palmodes laeviventris* (Hymenoptera: Sphecidae). **Annals of the Entomological Society of America**, v. 76, n. 3, p. 434–436. 1983.
- HAMMER, O.; HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. **PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis**. Palaentologia Electronica, version 2.12. 2011.
- LANDES, D. A.; OBIN, M. S.; CADY, A. B.; HUNT, J. H. Seasonal and latitudinal variation in spider prey of the mud dauber *Chalybion californicum* (Hymenoptera, Sphecidae). **Journal of Arachnology**, v. 15, p. 249–256. 1987.
- MARTINS, R. P. The biology of *Editha magnifica* (Perty 1834) (Hymenoptera, Sphecidae). **Tropical Zoology**, v. 6, n. 1, p. 109–123. 1993.
- MELO, G. A. R. Phylogenetic relationships and classification of the major lineages of Apoidea (Hymenoptera), with emphasis on the crabronid wasps. **Scientific Papers: Natural History Museum – University of Kansas**, v. 14, p. 1–55. 1999.
- MELO, G. A. R. Comportamento social em vespas da família Sphecidae (Hymenoptera, Apoidea). In: Martins R. P., Lewinsohn T. M., Barbeiros M. S. (eds) **Ecologia e comportamento de insetos**, vol VIII. PPGE-UFRJ, Série *Oecologia Brasiliensis*, Rio de Janeiro, p. 85–130. 2000.
- MENKE, A. S. Mole cricket hunters of the genus *Larra* in the new world (Hymenoptera: Sphecidae: Larrinae). **Journal of Hymenoptera Resources**, v. 1, p. 175–234. 1992.
- NICKLE, D. A. The katydids of Panama (Orthoptera: Tettigoniidae). In: Quintero D., Aiello A. (eds) **Insects of Meso America**, Oxford: Oxford University Press, p. 142–196. 1992.
- NICKLE, D. A.; HEYMANN, W. Predation on Orthoptera and other orders of insects by tamarin monkeys, *Saguinus mystax mystax* and *Saguinus fuscicollis nigrifrons* (Primates: 30.

- Callitrichidae), in northeastern Peru. **Journal of Zoology London**, v. 239, n. 4, p. 799–819. 1996.
- NEL, E.; KELLY, J.; DIPPENAAR-SCHOEMAN, A. Notes on the biology of the wasp, *Clalybion spinolae* (Hymenoptera: Sphecidae), an obligatory predator of *Latrodectus* (Araneae: Theridiidae) spiders in South Africa. **Journal of Natural History**, v. 48, n. 25–26, p. 1585–1593. 2014.
- OBIN, M. Spiders living at wasp nesting sites: what constrains predation by mud-daubers? **Psyche**, v. 89, n. 3-4, p. 321–335. 1982.
- O'NEILL, K. M. **Solitary wasps: behavior and natural history**. Ithaca: Cornell University Press. 2001.
- O'NEILL, K. M.; O'NEILL, R. P. Sex allocation, nests, and prey in the grass-carrying wasp *Isodontia mexicana* (Saussure) (Hymenoptera: Sphecidae). **Journal of Kansas Entomology Society**, v. 76, p. 447–454. 2003.
- O'NEILL, K. M.; O'NEILL, J. F. Prey, nest associates, and sex ratios of *Isodontia mexicana* (Saussure) (Hymenoptera: Sphecidae) from two sites in New York state. **Entomologica Americana**, v. 115, n. 1, p. 90–94. 2009.
- PILIACKAS, J. M.; MEIRA, F. V.; SUHOGUSOFF, V. G.; ROSSI, P. G.; BARBIO, A. A. Estudo sobre a capacidade reprodutiva da população de *Sphex ingens* SMITH (Hymenoptera, Sphecidae) em período reprodutivo no Parque Estadual da Ilha Anchieta, Ubatuba, SP, Brasil. **Publicações Avulsas do Instituto Pau Brasil**, v. 10, n. 2, p. 73–80. 2007.
- PIMENTA, H. R.; MARTINS, R. P. The natural history of the neotropical sand wasp *Rubrica nasuta* (Christ 1791) (Hymenoptera Sphecidae) in Brazil. **Tropical Zoology**, v. 12, n. 2, p. 273–288. 1999.
- POWELL, E. C.; TAYLOR, L. A. Specialists and generalists coexist within a population of spider-hunting mud dauber wasps. **Behavioural Ecology**, v. 28, n. 3, p. 890–898. 2017.
- PULAWSKI, W. J. **Catalog of Sphecidae sensu lato**. Disponível em <http://www.calacademyorg/research/entomology/Entomology_Resources/Hymenoptera/sphecidae/Genera_and_species_PDF/introduction.htm>. Acessado em 05 de maio de 2017.
- RIBEIRO, F.; GARÓFALO, C. A. Nesting behavior of *Podium denticulatum*. **Neotropical Entomology**, v. 39, n. 6, p. 885–891. 2010.
- 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**, v. 80, n. 6, p. 739–749. 1987.

- SOUZA, C. A. S.; PREZOTO, F.; LIMA, M. S. C. S.; PEDERASSI, J. Sexual behavior of the digger wasp *Sphex ingens* Smith (Hymenoptera, Sphecidae). **Revista Brasileira Entomologia**, v. 59, n. 2, p. 107–112. 2015.
- SOUZA, C. A. S.; PREZOTO, F.; LIMA, M. S. C. S.; PEDERASSI, J. Antennation and sexual performance of male digger wasps *Sphex ingens* Smith (Hymenoptera: Sphecidae). **Journal of Natural History**, v. 50, n. 41–42, p. 2647–2655. 2016.
- SPERBER, C. F.; MEWS, C. M.; LHANO, M. G.; CHAMORRO, J.; MESA, A. Orthoptera. *In*: Rafael J. A., Melo G. A. R., de Carvalho C. J. B., Casari S. A., Constantino R. (eds) **Insetos do Brasil: diversidade e taxonomia**. São Paulo-SP: CNPq/FAPEAM, Editora Holos. 2012.
- ZAR, J. H. **Biostatistical analyses**. 5th edn. Pearson Prentice-Hall: Upper Saddle River. 2010.

CAPÍTULO I

Seção B



Subir alto para evitar ladrões*

* Relato publicado no periódico *Frontiers in Ecology and the Environment* (<http://doi.org/10.1002/fee.2211>)

A cada ano, durante o verão, algumas áreas costeiras do sudeste do Brasil oferecem ambientes favoráveis para a reprodução de uma espécie de vespa escavadora, a gigante *Sphex ingens*. Contudo, as vespas enfrentam alguns perigos. Enquanto as vespas fêmeas trazem presas (Tettigoniidae) para aprovisionar os ninhos construídos no solo arenoso da praia, algumas espécies de aves (*e.g.*, sabiá-da-praia: *Mimus gilvus* – Apêndice Suplementar 2.1) podem roubar suas presas. Animais que roubam comidas de outros animais são chamados cleptoparasitas. Esse comportamento é especialmente comum em aves e tende a se tornar mais frequente em áreas com alta concentração de hospedeiros capazes de fornecer alimentos abundantes e de alta qualidade. Além disso, as vespas fêmeas que carregam presas no chão são frequentemente abordadas pelos machos para cópula (Figura 2.1a), criando oportunidades para ataques de cleptoparasitas. Embora as fêmeas sejam capazes de capturar e transportar presas pesando mais do que o dobro de sua massa corporal, não é incomum que algumas fêmeas subam em arbustos ou árvores e se lancem em voo para alcançar seus ninhos (Figura 2.1b) em vez de arrastar as presas ao longo do solo. As observações sugerem que há diferenças no tempo de execução entre os comportamentos de aprovisionamento de presas pelas vespas. Portanto, levantamos a hipótese de que as escavadoras reduziriam o tempo de exposição das presas contra-ataques de cleptoparasitas, aumentando a velocidade em voos descendentes e limitando a ocorrência de acasalamentos inoportunos no chão da praia. No entanto, permanece a pergunta: esse comportamento também pode ser simplesmente explicado por uma maior eficiência energética no transporte das presas?



Figura 2.1. Acasalamento de *S. ingens* realizado durante o transporte de presa no solo da área de nidificação (a). Comportamento de arborismo de fêmea de *S. ingens* com presa capturada (b).

Apêndice Suplementar 2.1. Aves cleptoparasitas que furtam as presas de *S. ingens*.



Suiriri, *Tyrannus melancholicus* Vieillot, 1819. *Status* de conservação: CECA (2000) – “não consta”; ICMBio (2018) – “não consta”; IUCN (2021) – “pouco preocupante”.



Sábia-da-praia, *Mimus gilvus* (Vieillot, 1807). *Status* de conservação: CECA (2000) – “em perigo”; ICMBio (2018) – “não consta”; IUCN (2021) – “pouco preocupante”.



Carcará, *Caracara plancus* Leach, 1820. *Status* de conservação: CECA (2000) – “não consta”; ICMBio (2018) – “não consta”; IUCN (2021) – “pouco preocupante”.



Bem-te-vi, *Pitangus sulphuratus* (Linnaeus, 1766). *Status* de conservação: CECA (2000) – “não consta”; ICMBio (2018) – “não consta”; IUCN (2021) – “pouco preocupante”.



Quero-quero, *Vanellus chilensis* (Molina, 1782). *Status* de conservação: CECA (2000) – “não consta”; ICMBio (2018) – “não consta”; IUCN (2021) – “pouco preocupante”.



Pardal, *Passer domesticus* (Linnaeus, 1758). *Status* de conservação: CECA (2000) – “não consta”; ICMBio (2018) – “não consta”; IUCN (2021) – “pouco preocupante”.

CAPÍTULO II

Qual é a distância entre o fracasso e o sucesso? Extensão da capacidade de voo da vespa *Sphex ingens*

RESUMO

A dispersão das espécies é influenciada pela distância e escala com que os organismos utilizam a paisagem e pela capacidade de dispersão de cada espécie. Entre as espécies voadoras, as distâncias de voo podem ter diversos significados: manutenção das populações (*e.g.*, colonização e diversidade genética), busca por comida, companheiros, locais para descanso e evitação de predadores. As vespas *Sphex ingens* são consideradas grandes voadoras, mas embora este atributo esteja relacionado apenas a capacidade de carga de presas transportadas em voo (*e.g.*, com até duas vezes a massa corpórea das vespas), a extensão da capacidade de voo é desconhecida para a espécie, dificultando inferências sobre as distâncias para forrageamento de presas ou dispersão de indivíduos entre sítios de nidificação distantes na paisagem. Essa lacuna de conhecimento foi analisada a partir da marcação de indivíduos de uma população em um sítio de nidificação localizado na região da Costa Verde, Estado do Rio de Janeiro. Os ensaios de capacidade de voo consideraram a soltura de grupos com 20 indivíduos em 18 distâncias predeterminadas perfazendo 360 solturas. Verificou-se que até 2.000m de distância o percentual de retorno de indivíduos foi de 80,0%, mas foram registrados retornos a 4.500m de distância (*i.e.*, área de voo de 63,6 km²). Além disso, as distâncias testes e os tempos médios de retorno dos indivíduos foram significativamente correlacionados, sendo a maior velocidade de voo calculada para distâncias curtas de 11,50m/s. Pela primeira vez, a extensão da capacidade de voo de uma espécie do gênero *Sphex* foi testada. As evidências fornecidas pelo estudo foram consistentes e posicionam *S. ingens* como voadora poderosa, capaz de forragear longe das áreas de fundação dos seus ninhos, alcançar sítios de nidificação distantes no continente e ilhas costeiras ou transpor barreiras (*e.g.*, estreitas faixas marinhas, montanhas e entre outras). Os resultados sugerem ainda que a espécie seja capaz de alcançar distâncias maiores do que apresentadas nos ensaios, o que torna imprescindível o uso de técnicas com maior precisão em futuras pesquisas, como telemetria ou análise de variabilidade genética.

Palavras-chave: área de vida, atividade de forrageamento, dispersão, habilidade de localização, navegação, paisagem

ABSTRACT

The dispersion of species is influenced by the distance and scale with which organisms use the landscape and the dispersion capacity of each species. Among flying species, flight distances can have different meanings: maintenance of populations (*e.g.*, colonization and genetic diversity), search for food, mates, resting places, and avoidance of predators. *Sphex ingens* wasps are considered prodigious flyers, although this attribute is only related to the carrying capacity of prey carried in-flight (*e.g.*, with up to twice the bodyweight of wasps), the extent of flight capacity is unknown to the species, making it difficult to make inferences about the distances for prey foraging or dispersal of individuals between distant nesting sites in the landscape. This knowledge gap was analyzed from the capture-tag-recapture of individuals from a population at nesting site located in the Costa Verde region, State of Rio de Janeiro. The flight ability tests considered the release of groups of 20 individuals in 18 predetermined distances, making 360 releases. It was found that up to 2,000 m away, the return percentage of individuals was 80.0%, but returns were recorded at 4,500 m away (*i.e.*, 63.6 km² flight area). Besides, the test distances and the average return times of the individuals were significantly correlated, with the highest flight speed (11.50 m/s) calculated for short distances. For the first time, the extent of flight capability of a species of the genus *Sphex* was tested. The evidence provided by the study was consistent and positions *S. ingens* as a powerful flyer, capable of foraging far from the foundation areas of its nests, reaching distant nesting sites on the continent and coastal islands or crossing barriers (*e.g.*, marine bands, mountains and etc.) concerning the ability to connect to other nesting sites or variant landscapes, as well as foraging behavior far away of the foundation areas of the nests. The results also suggest that the species is capable of reaching greater distances than those presented in the tests, which makes it essential to use techniques with greater precision in future research, such as telemetry or analysis of genetic variability.

Keywords: Dispersion, foraging activity, home range, homing ability, landscape, navigation

1. INTRODUÇÃO

A compreensão dos processos responsáveis pelos movimentos e distribuição em escala individual é essencial para entender a dinâmica da população (LOWE & McPEEK 2014), além de subsidiar políticas de gestão, conservação e manejo (HAGEN *et al.* 2011; ALLEN & SINGH 2016; PETERMAN *et al.* 2018) que considerem o mapeamento da área de vida de qualquer espécie (ver POWELL 2000).

A dispersão de indivíduos de uma espécie depende de como os indivíduos percebem, utilizam e movem-se através das várias partes dos habitats presentes em uma região e como estas partes encontram-se configuradas (JONSEN & TAYLOR 2000), sendo a sua capacidade dispersiva relacionada ao tamanho do corpo, idade, sexo, fatores meteorológicos, conectividade ou qualidade entre habitats (De BIE *et al.* 2012; MAYNOU *et al.* 2017; LANCASTER *et al.* 2020).

Entre as espécies de insetos alados, a distância de voo pode ter diferentes significados entre escalas que variam de muitos quilômetros (*i.e.*, voos de longa distância) a poucos metros (*i.e.*, voos de curta distância). Voos de longa distância são raros em escala de indivíduos, mas tem impactos significativos na manutenção da população através da colonização e diversidade genética (KELLER *et al.* 2010; SUHLING *et al.* 2017), enquanto que voos curtos (*i.e.*, movimentos locais) visam encontrar alimento, parceiros, abrigos e evitação de predadores (MINOT *et al.* 2020) ou permitir a dispersão passo a passo em paisagens que possam se conectar (COUGHLAN *et al.* 2017).

Para diversas famílias de himenópteros, a extensão da capacidade de voo (HAGEN *et al.* 2011; NALEPA *et al.* 2013; SILVA-FILHO *et al.* 2020) tem fascinado pesquisadores ao longo dos anos. No caso das vespas, a extensão da capacidade de voo tem sido usada para prever o tamanho da área de forrageamento ou determinar o potencial predatório das espécies (NALEPA *et al.* 2013; SILVA-FILHO *et al.* 2020). Mas, excetuando observações oportunas entre os locais de nidificação e as áreas de caça para alguns esfecídeos (EVANS 1962), e informações sobre a capacidade de carga de presas em voo (HASTINGS *et al.* 2008, 2010; COELHO 2011), a capacidade de voo a longas distâncias ainda permanece desconhecida para a maioria das espécies de Sphecidae.

Sphex ingens Smith 1856 é um esfecídeo de grande porte (BOHART & MENKE 1976) com distribuição no Brasil entre os estados litorâneos do Sudeste até a Bahia (AMARANTE 2002), mas restrita a habitats na zona costeira da Mata Atlântica de Baixada (ver Capítulo IV). Além disso, a alta especialização predatória na captura de esperanças pseudoafilíneas e a elevada

capacidade de carga confirmam sua importância no controle populacional destas presas (SOUZA *et al.* 2018). Vale ressaltar, que as aferições da capacidade de voo de *S. ingens* permitem compreender as distâncias percorridas durante o forrageamento ou dispersão, bem como subsidiar debates sobre a área de vida da espécie.

Neste sentido, o nível de especialização predatória de *S. ingens* (*i.e.*, *Meroncidius* sp. e *Pleminia vicina*: ver SOUZA *et al.* 2018) aliado a inconspicuidade das esperanças pseudofilíneas (ver BELLWOOD 1990) e a provável baixa abundância ou a maneira esparsa como estas presas se distribui na paisagem, poderia impor dificuldades adicionais às vespas na busca por alimento para as larvas, resultando na necessidade de percorrer uma maior distância para forragear. Além disso, as distâncias quilométricas entre os sítios de nidificação e a heterogeneidade da paisagem de entorno (SOUZA *unpublished*) requer que *S. ingens* seja capaz superar as adversidades impostas por barreiras geográficas locais (*e.g.*, topografia regional acidentada, núcleos urbanizados, faixa de mar e etc). Por estas razões pergunta-se: qual é a extensão do alcance de voo de *S. ingens*?

A especialização predatória exibida por *S. ingens* (SOUZA *et al.* 2018), a forma espacialização entre os sítios de nidificação (SOUZA *unpublished*) aliado à observações adicionais relacionadas ao grande tamanho corporal da espécie (BOHART & MENKE 1976) e o comportamento de forrageamento compartilhado entre *Sphex* (EVANS 1962) leva a hipótese de que *S. ingens* seja uma voadora de longa distância. O estudo foi conduzido em um sítio de nidificação no município de Angra dos Reis (estado do Rio de Janeiro) a partir da captura, marcação e soltura de indivíduos em distâncias testes, e o consequente monitoramento do retorno às áreas reprodutivas de captura. O estudo também complementa as investigações futuras sobre a seleção de habitat e área de vida da espécie.

2. MATERIAL E MÉTODOS

Os testes de voo foram conduzidos no período reprodutivo da espécie em um sítio de nidificação localizado no núcleo urbano da Vila Residencial de Praia Brava (*i.e.*, oeste do município de Angra dos Reis-RJ) durante 10 dias consecutivos em janeiro de 2019 e em janeiro de 2020. Neste período foram identificadas e monitoradas, 15 manchas utilizadas como áreas de reprodução perfazendo 8.662,1 m² (Figura 3.1)

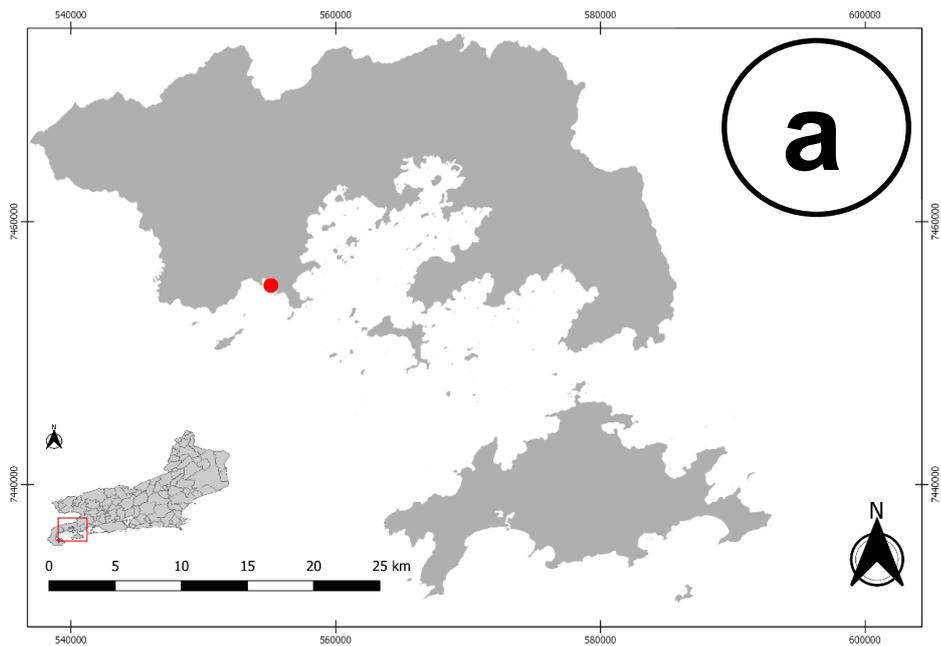


Figura 3.1. Sítio de nidificação da Vila Residencial de Praia Brava: (a) localização da praia Brava no município de Angra dos Reis (Estado do Rio de Janeiro) (ponto vermelho); (b) manchas utilizadas como áreas de reprodução: área original de estudo (polígono verde), áreas vizinhas (polígono vermelho).

Os ensaios de capacidade de voo consideraram 18 distâncias testes predeterminadas, sendo: 150, 300, 450, 600, 750, 900, 1.050, 1.200, 1.350, 1.500, 2.000, 2.500, 3.000, 3.5000, 4.000, 4.500, 5.000 e 5.500 m. Todos os indivíduos selecionados para os testes foram previamente analisados quanto ao desgaste das asas, antes de proceder com as capturas. Os indivíduos capturados foram marcados no mesoscuto com tinta atóxica colorida (Figura 3.2), acondicionados individualmente em recipientes escuros para reduzir a memorização da

trajetória de voo (SILVA-FILHO *et al.* 2020), transportados e soltos em grupos com 20 indivíduos (*i.e.*, total de 360 indivíduos). A soltura de cada novo grupo respeitou o prazo máximo de espera de 48 horas para que os indivíduos retornassem a mancha reprodutiva de captura ou manchas reprodutivas vizinhas.

Os indivíduos que conseguiram retornar ao sítio de nidificação foram submetidos a outras distâncias testes, devido ao baixo número de indivíduos na área durante alguns ensaios, mas sendo respeitado um período de descanso (*i.e.*, 45 minutos nas distâncias menores a 1.200 m e 3 horas nas distâncias maiores de 1.350 m) e a manutenção da integridade alar. As atividades de captura e soltura ocorreram sempre sob condições climáticas estáveis. Notas sobre o comportamento orientação para voo dos indivíduos no ato da soltura, considerando os procedimentos *ad libitum* de Altmann (1974).



Figura 3.2. Indivíduo de *S. ingens* com mesoscuto marcado com tinta verde.

A taxa de retorno de *S. ingens* foi calculada a partir da frequência entre o total de indivíduos soltos e que retornaram à área de captura até 48 horas após a liberação das vespas. O tempo de retorno dos indivíduos marcados em relação ao local de captura foi sistematicamente monitorado e relacionado às distâncias de retorno para cálculo da velocidade de voo. A área de voo de *S. ingens* foi calculada com base nas distâncias testes e no retorno dos indivíduos aos sítios de nidificação (*i.e.*, raio de voo, considerando a equação: $A = \pi * r^2$, onde π é a constante e r é a distância teste (SILVA-FILHO *et al.* 2020).

O teste do Qui-quadrado foi adotado para avaliar diferenças na frequência dos indivíduos soltos e que retornaram ao sítio de nidificação. A Regressão Linear Simples aferiu o grau de dependência entre as taxas de retorno e as distâncias testes, enquanto o teste de correlação de Pearson foi utilizado para aferir a associação entre as distâncias testes e o tempo médio de retorno dos indivíduos. As análises estatísticas foram realizadas por Statistica 12[®] e o nível de significância aferido foi de $\alpha = 0,05$.

3. RESULTADOS

Foram realizadas 360 solturas em distâncias de retorno que variaram de 150 a 4.500 m, correspondendo a uma área de voo entre 0,1 a 63,6 km². A taxa de retorno decresceu significativamente à medida que a distância teste aumentou ($F = 294,953$; $r = -0,973$; $r^2_{ajustado} = 0,948$; $p < 0,0001$), não sendo registrado retornos a partir de 5.000 m de distância (Tabela 3.1).

Tabela 3.1. Variáveis monitoradas e performance de *S. ingens* durante os ensaios de capacidade de voo.

#	Distância de soltura (m)	Soltura (n)	Retorno		Área de voo (km ²)	Tempo de retorno (min) (mean±sd)
			n	%		
1	150	20	20	100,0	0,1	1,3±2,1
2	300	20	20	100,0	0,3	7,3±2,0
3	450	20	20	100,0	0,6	40,4±36,3
4	600	20	20	100,0	1,1	17,4±17,0
5	750	20	20	100,0	1,8	23,0±18,1
6	900	20	20	100,0	2,5	123,0±78,0
7	1.050	20	20	100,0	3,5	105,5±27,7
8	1.200	20	19	95,0	4,5	133,0±36,2
9	1.350	20	19	95,0	5,7	278,1±199,0
10	1.500	20	18	90,0	7,1	618,5±243,4
11	2.000	20	16	80,0	12,6	275,4±119,1
12	2.500	20	11	55,0	19,6	422,5±251,5
13	3.000	20	7	35,0	28,3	658,3±139,9
14	3.500	20	4	20,0	38,5	816,2±593,8
15	4.000	20	1	5,0	50,3	118,0*
16	4.500	20	1	5,0	63,6	2.520,0*
17	5.000	20	0	0,0	0,0	-
18	5.500	20	0	0,0	0,0	-

* valores absolutos

Distâncias abaixo de 2.000 m registraram elevadas taxas de retorno para a espécie ($Tr \geq 80,0\%$), enquanto que distâncias acima de 2.500 m registraram decaimentos abruptos nas taxas

de retorno ($Tr \leq 55,0\%$) seguidos por diferenças significativas ($\chi^2 = 13,065$, $Gl = 1$, $p^{<0,05} = 0,0004$). O tempo de retorno dos indivíduos variou de 1,3 a 2.520,0 minutos correspondente a 150 a 4.500 m respectivamente (Tabela 3.1, Figura 3.3).

As distâncias testes e os tempos médios de retorno dos indivíduos foram significativamente correlacionados ($r = 0,723$; $Gl = 14$; $t = 3,915$; $p = 0,001$). A maior velocidade de voo calculada foi 11,50 m/s (*i.e.*, $\approx 41,0$ km/h), apesar das velocidades médias variarem de 0,02 a 1,66 m/s.

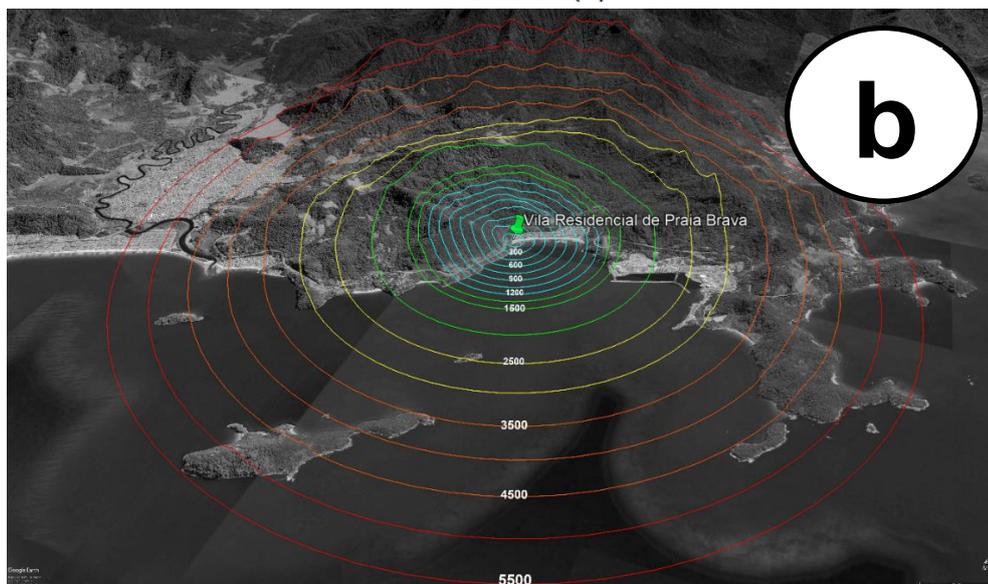
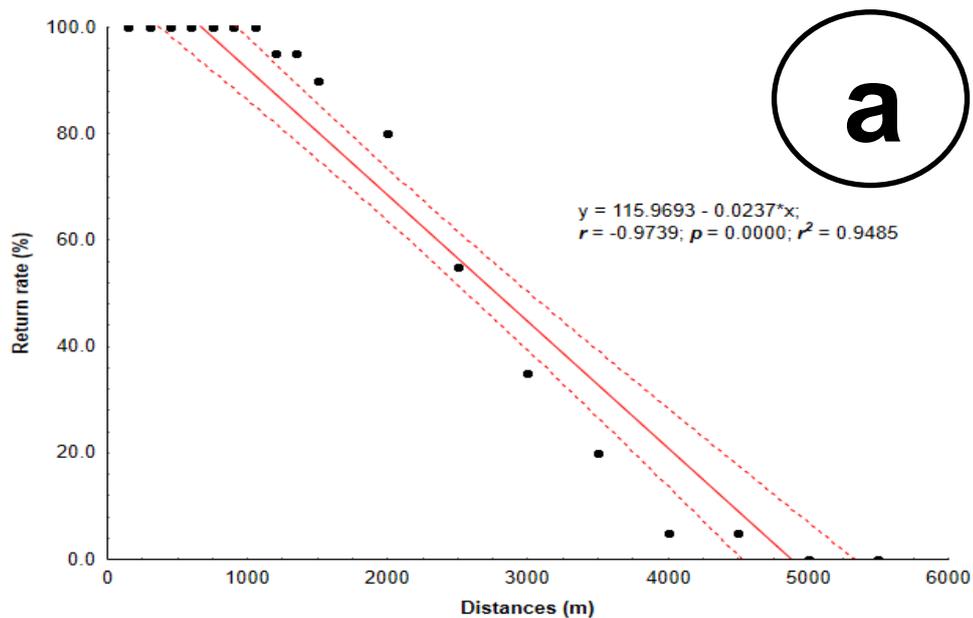


Figura 3.3. Relação entre as taxas de retorno e as distâncias testes: (a) *Scatterplot* of return rate against distance. (b) áreas de voo de *S. ingens* na paisagem de entorno (círculos coloridos expressam a taxa de retorno de *S. ingens* em relação às distâncias testes). Fonte: Google Earth (2020).

Todos os retornos registrados ocorreram apenas para a mancha reprodutiva onde os indivíduos foram capturados, mesmo quando soltos experimentalmente nas manchas reprodutivas vizinhas (*i.e.*, 600 a 1.050 m de distância), não sendo também observado visitas de indivíduos nestas manchas.

De maneira geral, durante a soltura os indivíduos voaram em círculos cada vez mais para o alto, e em seguida direcionando-se para o sítio de nidificação onde foram capturados, ou seja, as vespas soltas a oeste da mancha reprodutiva de captura se direcionaram para leste, enquanto que as vespas soltas a leste da mancha reprodutiva de captura se direcionaram para oeste. Não foi possível determinar com precisão a altura de voo de *S. ingens*, mas voos de baixa altitude (*i.e.*, < 2,0 m) foram comumente observados durante deslocamentos curtos na mancha reprodutiva, enquanto que os indivíduos liberados distantes de suas áreas de captura se deslocaram a aproximadamente 5,0 ou 6,0 m de altura.

4. DISCUSSÃO

A extensão da capacidade de voo de *S. ingens* pode ser comparada a outras espécies de himenópteros de grande porte e voadoras de longas distâncias, como abelhas solitárias (*Eufriesea surinamensis*: JANZEN 1971; *Eulaema meriana*: DRESSLER 1982; *Bombus hortorum*, *B. ruderatus* e *B. terrestris*: HAGEN *et al.* 2011) ou até vespas sociais (*Vespa mandarinia*: MATSUURA & SAKAGAMI 1973). Entretanto, é provável que o uso de tecnologias modernas de aferição (*e.g.*, rádio-frequência) registrem distâncias de voo maiores para a *S. ingens*, já que novas perspectivas de distância de voo foram alcançadas para diversas espécies de himenópteros (PASQUET *et al.* 2008; HAGEN *et al.* 2011; WIKELSKI *et al.* 2014), mesmo quando de pequeno porte (*Melipona fasciculata*: NUNES-SILVA *et al.* 2020). Por outro lado, medições de distâncias de voo para esfeciformes são escassas na literatura e, em geral, as análises sobre a capacidade de voo concentram-se em medidas dos mecanismos de transporte de presas, capacidade de carga das vespas (HASTINGS *et al.* 2008, 2010; COELHO 2011).

De certa forma, o padrão encontrado para *S. ingens* era esperado, uma vez que espécies com dietas especializadas, geralmente tendem a possuir maior área de ação do que espécies generalistas (DAVIES *et al.* 2012). Evans (1962) sugeriu que espécies do gênero *Spheg* seriam voadoras de longas distâncias, devido à distância entre os locais de caça e os locais para assentamento de ninhos. Vale ressaltar que as distâncias máximas de voo encontradas tornam *S. ingens* capaz de atravessar estreitas faixas de mar, e eventualmente ocupar importantes ilhas

costeiras do litoral brasileiro, em parte corroborando as previsões de distribuição geográfica potencial da espécie (ver Capítulo IV). Para *S. ingens* voos de longas distâncias favorecem na ampliação de sua área de voo (*i.e.*, área de ação), seja em termos de forrageamento (*e.g.*, recursos importantes ao indivíduo e sua prole) ou movimentos dispersivos mais extensos (*e.g.*, transposição de barreiras e alcance de manchas de habitat adequado distantes e desocupadas ou outros sítios de nidificação).

Apesar das faixas ótimas de voo compreenderem distância curtas (*i.e.*, ≤ 1.050 m) é provável que a área de ação efetiva e operacional de *S. ingens* represente distâncias na faixa de 2.000 a 2.500 m, cuja taxa de retorno de indivíduos seja o limite máximo no aparecimento das diferenças significativas (*i.e.*, $Tr = 73,2\%$) e represente o balanço de otimização na sua área de forrageamento e redução dos riscos do indivíduo em se perder ou ser predado. Além disso, também deve ser considerado que o uso de frascos escuros durante os procedimentos de acondicionamento e transporte dos indivíduos capturados podem influenciar no sucesso de retorno entre indivíduos inexperientes em voo, elevando os riscos de se perderem quando submetidos a distâncias mais longas.

As altas velocidades de voo alcançadas por alguns indivíduos foram registradas em distâncias curtas e sem maiores obstáculos na área de estudo (*i.e.*, 150 a 900 m), não permitindo maiores conclusões sobre sua capacidade, devido a ausência de informações sobre a direção e velocidade do vento durante os ensaios. A ocorrência de obstáculos em núcleos urbanos e até nas formações florestais também podem reduzir a velocidade de voo de retorno, como ocorre em *Polistes lanio lanio* Fabricius 1775 (SILVA-FILHO *et al.* 2020). Por outro lado, as altas velocidades de voo alcançadas por alguns indivíduos, de maneira geral contrariam o tempo médio de retorno utilizado para percorrer as distâncias testes. É possível que o aumento de tempo no retorno tenha estimulado os indivíduos a consumir recursos importantes (*e.g.*, água e alimento) antes de retornar a área reprodutiva. Durante o monitoramento de retorno, um total de 31 indivíduos apresentaram cobertura de pólen na cabeça ou pêlos ventrais. Prezoto & Gobbi (2005) registraram que as operárias de *Polistes simillimus* Zikán 1951 ao serem deslocados nos testes de capacidade de voo foram naturalmente estimuladas à atividade de forrageamento antes do retorno às colônias.

O comportamento de orientação pós-soltura (*i.e.*, procura por pontos de referência) e o frequente retorno dos indivíduos à área de captura (*e.g.*, mesmo após longas distâncias de voo) sugerem que *S. ingens* possui elevada habilidade de orientação e alguma tendência à fidelidade espacial para a área de uso. Muito embora não se descarte que a ausência de registros de retorno nas manchas reprodutivas vizinhas possa estar relacionada a ocorrência de falsos-positivos,

aparentemente a fidelidade espacial de *S. ingens* à área de captura se relaciona conjuntamente a maior familiaridade com as rotas de voo nestas áreas (*i.e.*, experiência de voo) e uma resposta a flutuação da densidade de indivíduos nas manchas reprodutivas vizinhas, como parte das estratégias para competição e performance individual (ver DAVIES *et al.* 2012). Mesmo porque, os movimentos de chegada e partida de “novos indivíduos” (*i.e.*, não-marcados) na mancha reprodutiva foi uma condição observável durante os períodos de monitoramento. Além disso, mesmo considerando que os esfeciformes tendem à fidelidade espacial (MELO 2000), ainda não foi possível afirmar que *S. ingens* seja filopátrico. Também não há certezas quanto à habilidade de localização de *S. ingens*, já que a complexidade deste comportamento ainda é um enigma entre os himenópteros na literatura (COLLETT & LEHRER 1993; FARRIS *et al.* 2001; MANDAL *et al.* 2017).

Apesar do ineditismo das informações e de sua importância nas projeções de uso dos habitats pela espécie, considera-se que os limites extremos da capacidade de voo de *S. ingens* ainda são desconhecidos, já que aparenta ser improvável que um indivíduo poderia encontrar marcos familiares ou simplesmente memorizar todas as rotas de ida-e-volta a 4,5 km de distância de suas manchas ou sítios de nidificação, a menos que sua área de vida possua vários km de raio de ação. Vale ressaltar, que a modernização e o aumento da precisão dos resultados em pesquisas futuras deverão considerar a adoção de telemeria ou análise de variabilidade genética das populações entre diferentes sítios de nidificação na busca por mais profundidade e novas perspectivas sobre a movimentação espacial de indivíduos durante a estação reprodutiva.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLEN A. M.; SINGH, N. J. Linking movement ecology with wildlife management and conservation. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 3, p. 155, 2016.
- ALTMANN, J. Observational study of behavior: sampling methods. **Behaviour**, v. 49, p. 227–267. 1974.
- AMARANTE, S. T. P. A synonymic catalog of the neotropical Crabronidae and Sphecidae (Hymenoptera: Apoidea). Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, **Arquivos de Zoolologia do Estado de São Paulo**, v. 37, n. 1, p. 1–139, 2002.
- BELWOOD, J. J. 1990. Anti-predator defences and ecology of neotropical forest katydids, especially the Pseudophyllinae. *In*: Bailey WJ & Rentz DCF (eds.). *The Tettigoniidae. Biology, Systematics and Evolution*, Springer, Berlin, pp. 8–26, 1990.

- BOHART, R. M.; MENKE, A. S. **Sphecid wasps of the world: a generic revision**. University of California Press, Berkeley, 1976.
- COELHO, J. R. Effects of prey size and load carriage on the evolution of foraging strategies in wasps. *In*: Polidori C (ed.). **Predation in the Hymenoptera: an evolutionary perspective**. Transworld Research Network publishing, Kerala, India, 2011.
- COLLET, T. S.; LEHRER, M. Looking and learning: a spatial pattern in the orientation flight of the wasp *Vespula vulgaris*. **Proceedings of the Royal Society London Biological Sciences**, v. 252, p. 1334, n. 129–134, 1993.
- COUGHLAN, N. E.; KELLY, T. C.; JANSEN, M. A. K. “Step by step”: High frequency short-distance epizoochorous dispersal of aquatic macrophytes. **Biological Invasions**, v. 19, p. 625–634, 2017.
- DAVIES, N. B.; KREBS, J. R.; WEST, A. S. **Introduction to Behavioral Ecology**. 4th Ed. Wiley-Blackwell, UK. 520p, 2012.
- De BIE, T.; De MEESTER, L.; BRENDONCK, L.; MARTENS, K.; GODDEERIS, B.; ERCKEN, D.; HAMPEL, H.; DENYS, L.; VANHECKE, L.; Van Der GUCHT, K.; Van WICHELEN, J.; VYVERMAN, W.; DECLERCK, S. A. J. Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. **Ecology Letters**, v. 15, p. 740–747, 2012.
- DRESSLER, R. L. Biology of orchid bees (Euglossini). **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 13, p. 373–394, 1982.
- EVANS, H. E. The evolution of prey-carrying mechanisms in wasps. **Evolution**, v. 16, n. 4, p. 468–483, 1962.
- FARRIS, S. M.; ROBINSON, G. E.; FAHRBACH, S. E. Experience- and age-related outgrowth of intrinsic neurons in the mushroom bodies of the adult worker honeybee. **The Journal of Neuroscience**, v. 21, n. 16, p. 6395–6404, 2001.
- HAGEN, M.; WIKELSKI, M.; KISSLING, W. D. Space use of bumblebees (*Bombus* spp.) revealed by radio-tracking; **PLoS ONE**, v. 6, n. 5, e19997, 2011.
- HASTING, J. M.; HOLLIDAY, C. W.; COELHO, J. R. Body size relationship between *Sphecius speciosus* (Hymenoptera: Crabronidae) and their prey: prey size determines wasp size. **Florida Entomologist**, v. 97, p. 657–663, 2008.
- HASTING, J. M.; HOLLIDAY, C. W.; LONG, A.; JONES, K.; RODRIGUEZ, G. Size-specific provisioning by cicada killers, *Sphecius speciosus*, (Hymenoptera: Crabronidae) in North Florida. **Florida Entomologist**, v. 93, n. 3, p. 412–421, 2010.

- JANZEN, D. H. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. **Science**, v. 171, n. 3967, p. 203–205, 1971.
- JONSEN, I. D.; TAYLOR, P. D. Fine-scale movement behaviors of calopterygid damselflies are influenced by landscape structure: an experimental manipulation. **Oikos**, v. 88, p. 553–562, 2000.
- KELLER, D.; BRODBECK, S.; FLÖSS, I.; VONWIL, G.; HOLDEREGGER, R. Ecological and genetic measurements of dispersal in a threatened dragonfly. **Biological Conservation**, v. 143, p. 2658–2663, 2010.
- LANCASTER, J.; DOWNES, B. J.; DWYER, G. K. Terrestrial–aquatic transitions: Local abundances and movements of mature female caddisflies are related to oviposition habits but not flight capability. **Freshwater Biology**, v. 65, n. 5, p. 908–919, 2020.
- LOWE, W. H.; McPEEK M. A. Is dispersal neutral? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 29, p. 444–450, 2014.
- MANDAL, S.; BRAHMA, A.; GADAGKAR, R. Homing in a tropical social wasp: role of spatial familiarity, motivation and age. **Journal of Comparative Physiology A**, v. 203, p. 915–927, 2017.
- MATSUURA, M.; SAKAGAMI, S. F. A bionomic sketch of the giant hornet, *Vespa mandarinia*, a serious pest for Japanese apiculture. **Journal of the faculty of science hokkaido University**, v. 19, p. 125–162, 1973.
- MAYNOU, X.; MARTÍN, R.; ARANDA, D. The role of small secondary biotopes in a highly fragmented landscape as habitat and connectivity providers for dragonflies (Insecta: Odonata). **Journal of Insect Conservation**, v. 21, p. 517–530, 2017.
- MINOT, M.; BESNARD, A.; HUSTÉ, A. Habitat use and movements of a large dragonfly (Odonata: *Anax imperator*) in a pond network. **Freshwater Biology**, v. 66, p. 241–255, 2021.
- NALEPA, C. A.; SWINK, W. G.; MERTEN, P.; MOAN, J. E. Conservative estimates of hunting distance in *Cerceris fumipennis* Say (Hymenoptera: Crabronidae). **Journal of Entomological Science**, v. 48, n. 4, p. 299–305, 2013.
- NUNES-SILVA, P.; COSTA, L.; CAMPBELL, A. J.; ARRUDA, H.; CONTRERA, F. A. L.; TEIXEIRA, J. S. G.; GOMES, R. L. C.; PESSIN, G.; PEREIRA, D. S.; SOUZA, P.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Radiofrequency identification (RFID) reveals long-distance flight and homing abilities of the stingless bee *Melipona fascicula*. **Apidologie**, v. 51, p. 240–253. 2020.

- PASQUET, R. S.; PELTIER, A.; HUFFORD, M. B.; OUDIN, E.; SAULNIER, J.; PAUL, L.; KNUDSEN, J. T.; HERREN, H. R.; GEPTS, P. Long-distance pollen flow assessment through evaluation of pollinator foraging range suggests transgene escape distances. **Proceedings of the National Academy of Science**, v. 105, n 36, p. 13456–13461. 2008.
- POWELL, R. Animal home ranges and territories and home range estimators. *In*: Boitani, L & Fuller, T K (eds) **Research Techniques in Animal Ecology: controversies and consequences**. New York, Columbia University Press, 477p., 2000.
- PETERMAN, W. E.; ANDERSON, T. L.; OUSTERHOUT, B. H.; DRAKE, D. L.; BURKHART, J. J.; ROWLAND, F.; SEMLIYSCH, R. D. Using spatial demographic network models to optimize habitat management decisions. **The Journal of Wildlife Management**, v. 82, p., 649–659, 2018.
- PREZOTO, F.; GOBBI, N. Flight range extension in *Polistes simillimus* Zikán, 1951 (Hymenoptera, Vespidae). **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 48, n. 6, p. 947–950, 2005.
- SILVA-FILHO, R.; BRÜGGER, B. P.; CORRÊA, C. A.; SOUZA, L. S. A.; CASSINO, P. C. R.; ZANUNCIO, J. C.; SILVA, P. R. R.; SOARES, M. A.; ZANUNCIO, A. J. V. Flight distance and return capacity of *Polistes lanio lanio* (Hymenoptera: Vespidae) workers. **Florida Entomologist**, v. 103, n. 1, p. 38–40, 2020.
- SOUZA, C. A. S.; QUEIROZ, J. M.; LIMA, M. S. C. S.; PEDERASSI, J. Predatory specialization in the wasp *Sphex ingens* for the capture of katydids. **Acta Ethologica**, v. 21, p. 81–89, 2018.
- SUHLING, F.; MARTENS, A.; SUHLING, I. Long-distance dispersal in Odonata: Examples from arid Namibia. **Austral Ecology**, 42, 544–552, 2017.
- WIKELSKI, M.; MOXLEY, J.; EATON-MORDAS, A.; LÓPEZ-URIBE, M. M.; HOLLAND, R. MOSKOWITZ, D.; ROUBIK, D. W.; KAYS, R. Large-range movements of Neotropical orchid bees observed via radio telemetry. **PLoS ONE**, v. 5, n. 5, e10738, 2014.

CAPÍTULO III

**À procura de um lar: seleção de habitat e distribuição da vespa escavadora
Sphex ingens em fisionomias litorâneas no Sudeste do Brasil**



RESUMO

A seleção de habitats tende a ser fortemente influenciada por uma combinação de fatores bióticos e abióticos que variam no espaço e no tempo, bem como a capacidade de dispersão. Em escalas de habitat ou paisagem, as variáveis físicas da estrutura do habitat são mais influentes do que as variações climáticas ou topográficas para uma espécie. Portanto, compreender como as espécies selecionam seus habitats em uma escala de paisagem é essencial para determinar precisamente sua distribuição e o desenvolvimento de políticas de conservação e medidas prioritárias de gestão. Apesar do pouco conhecimento existente acerca da história natural da vespa escavadora *Sphex ingens*, particularidades do comportamento predatório e observações sobre a maneira descontínua de como os sítios de nidificação encontram-se distribuídos na paisagem sugerem fortes tendências à especialização na seleção e uso de habitat. Assim, foram visitadas 93 áreas ao longo de quatro anos de pesquisa, sendo selecionadas 15 variáveis físicas da estrutura do habitat para construção dos modelos de seleção de habitat. Além disso, índices de dispersão e estatística circular analisaram o padrão de distribuição da espécie em todo o trecho analisado. Os modelos identificaram que os tamanhos da área de nidificação e superfície não impermeabilizada influenciaram significativamente na seleção de habitat em paisagens com 3,5 km², enquanto que a presença de cursos d'água e o entorno antrópico foram as principais variáveis preditoras em paisagens com 63,5 km². Entre as áreas visitadas foram identificados apenas sete sítios de nidificação distribuídos agregadamente. *S. ingens* demonstrou minucioso critério para a seleção de seus habitats, assim como apresentou fortes tendências a restrição de uso para determinados habitats. Considerando os referidos aspectos e os contínuos processos de modificação dos habitats nas zonas litorâneas, a conservação das populações e de seus habitats requerem a adoção de técnicas de manejo de habitat que inclua ações de gerenciamento que combine a preservação dos remanescentes nativos do entorno e habitat modificados em nível intermediário de transformações.

Palavras-chave: Aculeata, área de vida, conservação de habitats e paisagem, nidificação, preferência de habitat, variáveis ambientais

ABSTRACT

Habitat selection tends to be strongly influenced by a combination of biotic and abiotic factors that vary in space and time, as well as the dispersion capacity. At habitat or landscape scales, the physical variables of habitat structure are more influential than climatic or topographic variations for a species. Therefore, understanding how species select their habitats on a landscape scale is essential to precisely determine their distribution and the development of conservation policies and priority management measures. Despite the little existing knowledge about the natural history of the digger wasp *Sphex ingens*, particularities of predatory behavior, and the discontinuous way in which the nesting sites are distributed suggest strong tendencies toward specialization in the selection and use of habitats. Thus, 93 areas were visited over four years of research, with 15 physical variables of the habitat structure being selected for the construction of habitat selection models. Besides, dispersion indices and circular statistics analyzed the pattern of distribution of the species throughout the studied stretch. The models identified that the sizes of the nesting area and the non-waterproofed surface significantly influence the selection of habitat in landscapes with 3.5 km², while the presence of watercourses and the anthropic environment are the main predictive variables in landscapes with 63.5 km². Among the visited areas, only seven nesting sites were identified and distributed in aggregates. Considering these aspects and the continuous process of habitat modification in coastal areas, the conservation of populations and their habitats requires the adoption of habitat management techniques that include actions that combine the preservation of the native remnants of the surroundings and the modified habitats in intermediate levels of modifications as well.

Keywords: Aculeata, environmental variables, home range, habitat and landscape conservation, habitat preference, nesting

1. INTRODUÇÃO

Estruturalmente, cada habitat é resultado de interações de múltiplos agentes (*e.g.*, bióticas e abióticas) atuando em um espaço específico ao mesmo tempo (ver BEYER *et al.* 2010). A interação destes agentes influencia fortemente como as espécies usam e selecionam os habitats (POWELL 2000; VINATIER *et al.* 2011; STEIN *et al.* 2014), e sua compreensão é fundamental na interpretação dos padrões de distribuição espacial (ver PEARSON & DAWSON 2003), bem como na implementação de medidas de conservação (OLSSON & ROGERS 2009).

Para uma espécie animal, a seleção de um habitat específico entre um conjunto de habitats disponíveis requer a percepção dos atributos de adequabilidade (*e.g.*, interações ecológicas, recursos e condições ambientais) e o atendimento aos requerimentos ecológicos que otimizam o *fitness* individual e populacional (RODENHOUSE *et al.* 1997; GREENE & STAMPS 2001; McPEEK *et al.* 2001) importantes na determinação da área de vida da espécie (WYSONG *et al.* 2020) e na compreensão detalhada dos mecanismos da relação espécie-habitat.

Os mecanismos das relações espécie-habitat diferem entre os *taxa* e escalas, principalmente em sistemas naturais heterogêneos como nas florestas tropicais (CHAZDON 2008; KRAFT *et al.* 2008), cuja a estrutura física do habitat (*i.e.*, complexidade do habitat) possui maior influência do que a variação climática ou topográfica para uma espécie ou comunidade (STEIN *et al.* 2014), especialmente em escalas reduzidas (TEWS *et al.* 2004).

Dentro das florestas tropicais, himenópteros como as abelhas e vespas desempenham papéis fundamentais na polinização e predação de outras populações de invertebrados terrestres (LOYOLA & MARTINS 2011) e são fortemente influenciadas pela estrutura do habitat (ver MORATO & MARTINS 2006; LOYOLA & MARTINS 2008), sendo a diversidade e estrutura da vegetação (MORATO 2001; LASSAU & HOCHULI 2005; EBELING *et al.* 2012), topografia, cobertura e composição do solo (O'NEILL 2001; GHAZOUL 2001; SRBA & HENEBERG 2012; LYBRAND *et al.* 2020), importantes preditores na seleção de habitats.

Além disso, para abelhas e vespas solitárias, a seleção dos melhores locais para nidificar é vital ao sucesso reprodutivo e sobrevivência da prole, devido às particularidades do período reprodutivo (*i.e.*, fase crítica do ciclo de vida) (MORATO & MARTINS 2006). E, no caso das vespas Sphecidae, identificar as variáveis influentes na seleção destas áreas tem sido objeto de estudo empíricos das relações complexas com o ambiente (BROCKMANN 1979; GENISE 1981; MORATO 2001; O'NEILL 2001; EBELING *et al.* 2012; SRBA & HENEBERG 2012).

Sphex ingens Smith 1856 é uma espécie de vespa escavadora sulamericana (AMARANTE 2002) com comportamento reprodutivo sazonal (SOUZA *et al.* 2015) e

altamente especializada na captura de esperanças pseudofilíneas (SOUZA *et al.* 2018). No Brasil, a distribuição da espécie ocorre majoritariamente em Matas de Baixada Costeira da região Sudeste, cuja a sazonalidade da temperatura de verão e a regularidade da precipitação nas áreas de baixa altitude são os principais requisitos ambientais de adequabilidade de habitats em macroescala (ver Capítulo IV). No entanto, as variáveis ambientais que influenciam em menor escala a seleção destes habitats permanecem desconhecidas.

Além do mais, suspeitas relacionadas à distribuição restrita das populações de *S. ingens* (SOUZA *et al.* 2015) e o histórico de ameaças às formações de Matas de Baixada Costeira (DEAN 1996) podem agravar a conservação da espécie e de seus habitats, especialmente ao longo da região da Costa Verde do estado do Rio de Janeiro (SANTOS & CÂMARA 2002; CREED & OLIVEIRA 2007), cujo território se insere integralmente em corredor com alta probabilidade de presença de *S. ingens* (ver Capítulo IV).

O município de Angra dos Reis está incluído na região da Costa Verde, e embora possua cerca de 150 km de extensão de linha de costa, observações de campo indicaram que apenas poucas áreas são utilizadas como sítios de nidificação permanentes por populações de *S. ingens*. As planícies costeiras de Angra dos Reis representam excelentes locais para avaliação da seleção de habitats por *S. ingens*, devido à presença confirmada de sítios de nidificação e paisagens com diferentes graus de conservação florestal e urbanização. Assim, perguntou-se: a) *Quais variáveis físicas da estrutura física do habitat influenciam S. ingens na seleção dos habitats utilizados como sítios de nidificação e como estas variáveis auxiliam na interpretação dos habitats favoráveis ou desfavoráveis em paisagens com escalas distintas?* b) *Qual é o padrão de distribuição espacial dos sítios de nidificação de S. ingens em escala de paisagem?*

Considerando o caráter fundamental das variáveis físicas do habitat e seus efeitos sobre a seleção de habitats e distribuição das populações entre paisagens, as hipóteses à serem testadas foram de que para vespas escavadoras como *S. ingens*, as variáveis físicas proximais influenciariam diretamente a seleção de habitats em escalas menores na paisagem similarmente as interações bióticas com outras populações (*e.g.*, dimensões da área de nidificação, superfície impermeabilizada e não impermeabilizada, cobertura do solo, perfil de elevação do terreno e etc), enquanto que variáveis físicas distais influenciam a seleção de habitats em escalas maiores na paisagem (*e.g.*, presença ou ausência de curso d'água, entorno antrópico ou natural, tipo de fitofisionomia e etc.), e em como os sítios de nidificação da espécie se distribuem no espaço.

Neste contexto, o objetivo do estudo foi avaliar a influência das variáveis da estrutura física do habitat na seleção dos habitats usados como sítio de nidificação de *S. ingens* modelados em três tamanhos de paisagem no município de Angra dos Reis, a fim de reduzir as incertezas

sobre a distribuição das áreas importantes para a espécie em escalas mais finas. Além disso, o referido estudo visou contribuir com a compreensão da área de vida de *S. ingens*. O estudo foi conduzido durante período reprodutivo da espécie em 93 localidades distribuídas na porção continental do município de Angra dos Reis e Ilha Grande.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

O estudo foi realizado em uma região localizada a oeste do município de Angra dos Reis (23°00'25" S e 44°19'04" O). Angra dos Reis localiza-se na microrregião da Baía da Ilha Grande (BIG) no Estado do Rio de Janeiro e possui área territorial com 815.646 km² aproximadamente (IBGE 2002). Atualmente, 69,4% (566.223 km²) da superfície territorial de Angra dos Reis encontra-se sob a tutela de unidades de conservação de proteção integral ou de uso sustentável (CNUC 2020). O território do município se insere em zona de clima subtropical úmido (*Cfa*) (ALVARES *et al.* 2013), sendo os meses de dezembro a março quentes e chuvosos, enquanto de junho a setembro mais frios e secos. As médias anuais de temperatura e umidade do ar variam de 20,1 a 26,7 °C e 81,0 a 83,0%, respectivamente. A precipitação acumulada anual média corresponde a 1.796 mm (*i.e.*, normais climatológicas entre 1981-2010: INMET 2019).

Assim como toda BIG, em Angra dos Reis há predomínio de serras escarpadas a partir de 400 m de altitude e planícies fluviais e fluviomarinhas (até 20m) nas áreas mais próximas à costa e nos vales fluviais (INEA 2011). Além disso, o território do município se insere integralmente no bioma de Mata Atlântica (IBGE 2012), predominando Floresta Ombrófila Densa (*e.g.*, montana e submontana) em faixas de maior altitude e formações de Mata de Baixada nas planícies costeiras (VELOSO *et al.* 1991). Nestas feições, além das florestas (*sensu stricto*) também se destacam manguezais, restingas e lagoas (ROCHA *et al.* 2003) sob diferentes estágios de regeneração ecológica ou pressões antropogênicas.

Expedições a campo foram realizadas sistematicamente nos meses de janeiro e fevereiro de 2009, 2011, 2013 e 2014 (*i.e.*, período reprodutivo de *S. ingens*) correspondendo a 150 dias de esforço amostral (ou 1.200 horas). Um total de 93 áreas foram monitoradas anualmente (*e.g.*, praias, restingas, mata de cordão arenoso, jardins residenciais), sendo 75 áreas no continente e 18 áreas na Ilha Grande (Figura 4.1). Para evitar grandes distorções entre os registros presença

ou ausência de *S. ingens*, cada área foi visitada dentro das mesmas semanas, independentemente do ano pesquisado.

Todas as áreas visitadas encontram-se distribuídas em quatro unidades de conservação estaduais (Área de Proteção Ambiental de Tamoios, Parque Estadual da Ilha Grande, Reserva Biológica da Praia do Sul e Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Aventureiro). A identificação nominal das áreas seguiu os documentos oficiais (*e.g.*, cartas náuticas e outros), enquanto que as coordenadas geográficas das áreas foram demarcadas com GPS digital portátil e superpostionadas em imagens do Google Earth Pro.

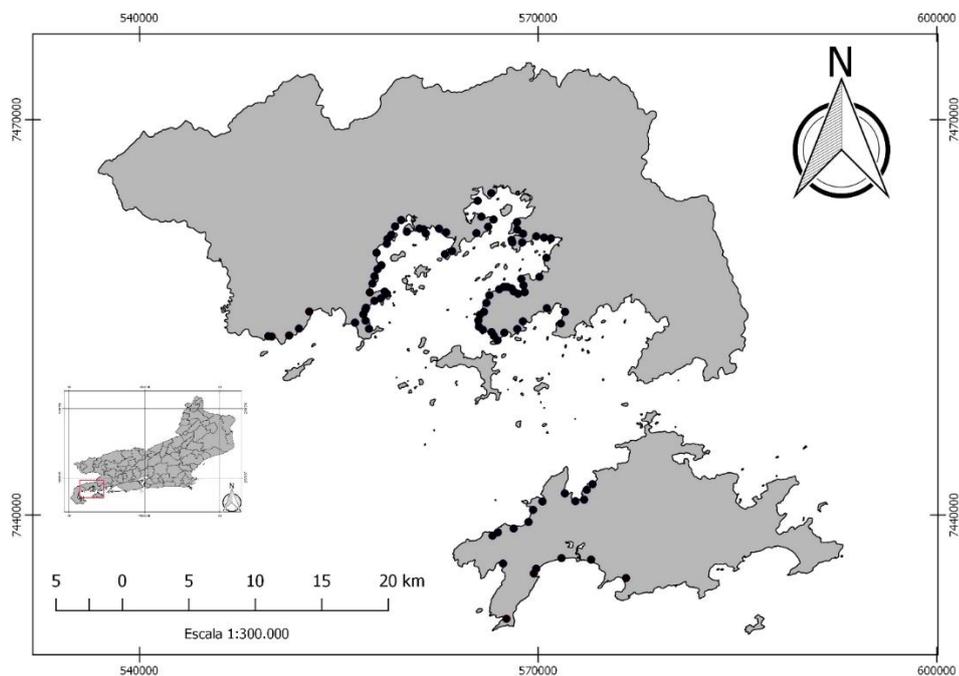


Figura 3.1. Áreas visitadas (pontos pretos) no município de Angra dos Reis-RJ. Datum SIRGAS 2000.

2.2 Procedimentos gerais para caracterização das áreas

As áreas desprovidas de trilhas ou estradas foram acessadas por embarcações a motor. Apenas durante a primeira visita às áreas, foram instalados marcos de madeira (e georreferenciados) na extremidade superior de cada área, com 70,0 m de distância (*i.e.*, uso de trena) perpendicular à linha de costa e, após a faixa de inundação marinha. O objetivo dos marcos foi auxiliar a delimitação de um polígono de investigação durante os transectos para fins de comprovação de atividade de *S. ingens*, registros de atributos da paisagem local (artificial e natural) e informações censitárias. Os transectos foram realizados sempre a pé, ao longo de toda a extensão dos polígonos de cada área visitada. Nestas áreas também foram

quantificados os cursos d'água e medido a elevação do terreno com mangueira de nível (70,0 m de comprimento).

Quando identificadas atividades da espécie na área visitada, indivíduos foram capturados, marcados com tinta colorida atóxica no mesoscuto (MARTINS 1993) e, em seguida, soltos para auxiliar nas estimativas populacionais pelo método Lincoln-Petersen (CULLEN Jr. *et al.* 2004) (Figura 4.2).

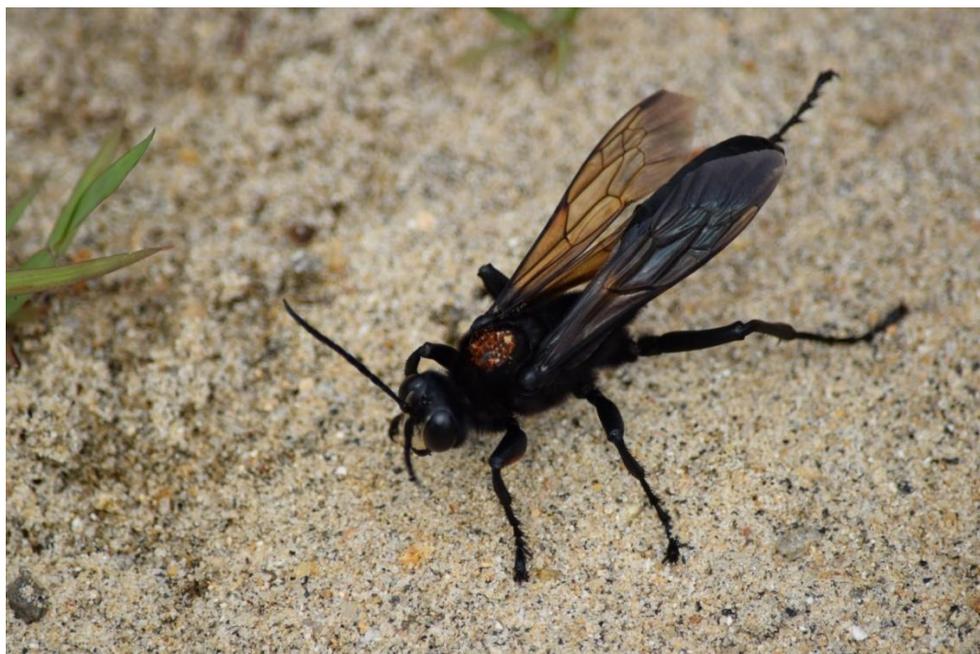


Figura 4.2. Indivíduo marcado com tinta atóxica no mesoscuto torácico (macho adulto): marcação laranja.

Imagens de satélite do território de Angra dos Reis foram obtidas junto a base de dados da Prefeitura Municipal de Angra dos Reis e usados para auxiliar na avaliação das áreas visitadas (*i.e.*, habitats), sendo a escala das imagens de 1: 5.000. Quando necessário, imagens extraídas no Google Earth Pro complementaram as avaliações. Todas as imagens foram superpostionadas no ArcGis[®] versão 10.6 e foram subdivididas em *grids*. Os *grids* auxiliaram na identificação das superfícies impermeabilizadas e não impermeabilizadas (critérios modificados de ZANETTE *et al.* 2005). As superfícies impermeabilizadas ou não impermeabilizadas foram medidas pelo *software* AutoCAD[®] versão 2016, bem como todo o polígono investigado de cada área visitada. A cobertura do solo foi estimada pela técnica de *quadrats* combinada as escalas de BRAUN-BLANQUET (1928-1964).

Características dominantes do entorno imediato das áreas visitadas, como o uso da terra (*i.e.*, antrópico/formação não-natural ou floresta/formação natural) e a fitofisionomia foram pré-

analisadas em campo. Este procedimento auxiliou a interpretação das imagens do LANDSAT-8 (*i.e.*, comumente usado para avaliar o uso do solo e a cobertura vegetal) pela técnica *Normalized Difference Vegetation Index* (NDVI).

2.3 Variáveis ambientais e construção dos modelos de seleção de habitat

Todas as análises foram feitas separadamente para as áreas do continente e da Ilha Grande e consideraram os raios de voo de *S. ingens* nas distâncias de 1.050, 2.000 e 4.500 m demarcados a partir das áreas visitadas. As distâncias compreenderam *buffers* de paisagens com 3,5, 12,6 e 63,6 km², respectivamente (ver Capítulo II).

As variáveis físicas utilizadas consideraram sua importância ou efeito na composição estrutural do habitat para abelhas ou vespas solitárias que escavam ninhos em solo (MORATO 2001; O'NEILL 2001; ZANETTE *et al.* 2005). Durante a caracterização das áreas foram selecionadas 15 variáveis para inclusão nos modelos (Tabela 4.1). As variáveis foram submetidas previamente às análises de multicolinearidade (GRAHAM 2003) para remoção das variáveis altamente correlacionadas ($r > 0,75$), sendo selecionadas apenas as variáveis relevantes para a *S. ingens*.

Tabela 4.1. Variáveis ambientais utilizadas nos modelos de seleção de habitat por *S. ingens*.

Nº	Variável	Descrição e critérios
1	Individuos	média de indivíduos contabilizados entre os anos de amostragem
2	AVsSitios	número de áreas identificadas sem sítios de nidificação no interior das paisagens de 3,5, 12,6 ou 63,6 km ²
3	AVcSitios	número de áreas identificadas com sítios de nidificação no interior das paisagens de 3,5, 12,6 ou 63,6 km ²
4	Elev1a3m	número de áreas com perfil de elevação de 1 a 3,0 m.a.n.m no interior da paisagem avaliada
5	Elev3a10m	número de áreas com perfil de elevação de 3 a 10,0 m.a.n.m no interior da paisagem avaliada
6	Elev10m	número de áreas com perfil de elevação superior a 10,0 m.a.n.m no interior da paisagem avaliada
7	CDagua	número de cursos d'água perenes e/ou sazonais existentes no interior da paisagem avaliada
8	EAntropico	número de áreas visitadas com entorno imediato no interior da paisagem classificada quanto ao uso da terra como, antrópico (áreas agricultáveis, pastos, monoculturas e assentamentos humanos pouco a muito adensados)
9	ENatural	número de áreas visitadas com entorno imediato no interior da paisagem classificado quanto ao uso da terra como, floresta (formação natural independente do estágio de regeneração)
10	FEcSitios	número de áreas visitadas com sítios de nidificação confirmados e fitofisionomia de entorno classificadas como, ecótono/capoeirão (assentamento humano s/infraestrutura urbana) – 0; ecótono-urbano (infraestrutura urbana consolidada) – 2; Mata de Baixada com regeneração inicial – 5; ou Mata de Baixada com regeneração avançada – 6
11	FESitiosA	número de áreas visitadas sem sítios de nidificação confirmados, mas com fitofisionomia de entorno similar às áreas utilizadas por <i>S. ingens</i> , ou seja, classificadas como, ecótono-capoeirão (assentamento humano s/infraestrutura urbana) – 0; ecótono-urbano (infraestrutura urbana consolidada) – 2; Mata de Baixada com regeneração inicial – 5; ou Mata de Baixada com regeneração avançada – 6
12	FESitiosB	número de áreas visitadas sem sítios de nidificação confirmados, mas com fitofisionomia de entorno diferente das áreas utilizadas por <i>S. ingens</i> , classificadas como, campo agrícola (sem infraestrutura urbana) – 1; restinga/mata alagadiça de planície – 3; ou manguezal – 4

13	AtPoligon	somatório das áreas dos polígonos demarcados no interior da paisagem, considerando: comprimento total da área visitada * largura perpendicular de 70,0m
14	AtcSuperfI	somatório das áreas com superfície impermeabilizada (<i>e.g.</i> , superfície edificada ou com pavimentação diversa: asfaltado, concretado, bloqueado, casas, prédios e entre outros). Estas áreas foram medidas no interior dos polígonos das áreas visitadas para cada paisagem avaliada
15	AtcSuperfnI	somatório das áreas com superfície não impermeabilizada constituída por solo arenoso ou areno-argiloso fora da zona de inundação; com vegetação rasteira ou sem vegetação e, utilizada ou não por <i>S. ingens</i> . Estas áreas foram medidas no interior dos polígonos das áreas visitadas para cada paisagem avaliada

Para testar quais variáveis ambientais explanatórias possuíram influência sobre a seleção do habitat por *S. ingens* foi utilizada a variável resposta, “Individuos” (*i.e.*, abundância) sob a distribuição de Poisson (ou quasipoisson, após análise de resíduos) nos modelos construídos pela técnica de GLM (*Generalized Linear Model*).

Os modelos foram construídos pelo agrupamento das variáveis similares para cada *buffer* de paisagem para inclusão ao método de análise *backward stepwise selection* (Tabela 4.2). As variáveis significativas identificadas pelos modelos foram incluídas em modelos finais para validação da sua significância ($p < 0,05$). A modelagem foi realizada no pacote R versão 4.0.3 (R CORE TEAM 2020).

Tabela 4.2. Modelos usados para testar a seleção de habitat por *S. ingens* em Angra dos Reis-RJ.

Modelo	Variáveis
M1	AVsSitios + AVcSitios
M2	Elev1a3m + Elev3a10m + Elev10m + CDagua
M3	AtPoligon + AtcSuperfI + AtcSuperfE
M4	EAntropico + ENatural
M5	FEcSitios + FEsSitiosA + FEsSitiosB

2.4 Estatísticas de distribuição

Médias e desvios foram calculados para as variáveis contínuas. O padrão de distribuição dos sítios de nidificação para as localidades (*e.g.*, continente e Ilha Grande) foi analisado por dois índices: o índice de dispersão de Morisita (*e.g.*, $I\delta = 1$: distribuição aleatória; $I\delta > 1$: distribuição agregada; $I\delta < 1$: distribuição uniforme) (MORISITA 1962), sendo o significância de Morisita ($I\delta$) calculado pelo teste *F*; e pelos métodos estatísticos circulares (BATSCHELET 1981), sendo a significância aferida pelo teste de Rayleigh (*z*) por meio do *software* Oriana[®] versão 4.2 (KOVACH 2021), já que a distribuição dos sítios de nidificação pode ser associada ao período reprodutivo da espécie, aos valores das coordenadas geográficas e a frequência absoluta de distribuição. O teste de Rayleigh foi aplicado para afastar a aleatoriedade e determinar o padrão de distribuição ($z \geq z^{(\alpha)}_{6,62}$: distribuição agregada; $z \leq z^{(\alpha)}_{6,62}$: distribuição

aleatória), enquanto o teste de espaçamento de Rao's (U) foi aplicado para verificar a suficiência amostral e determinar a influência da distribuição entre as coordenadas polares ($U < U^{(\alpha)}_{164,8}$) (BATSCHELET 1981).

Os parâmetros da estatística circular consideraram a identificação do vetor médio (μ) e o cálculo do seu comprimento (r) para respectivamente, estabelecer a localização média do pico de ocorrência da espécie em relação a influência das coordenadas geográficas (*i.e.*, frequência absoluta de distribuição) e determinar o sentido da unilaterialidade no eixo do plano polar. O ângulo formado pelos vetores considerou o produto dos seus comprimentos (*i.e.*, o produto escalar invariante em relação a rotação no eixo de base vetorial). O produto escalar é consequência da invariância do ângulo entre os dois vetores dados por suas coordenadas polares, assim calculou-se o ângulo entre as coordenadas considerando o somatório do número da frequência absoluta de distribuição referente aos períodos observados para cada área visitada (BATSCHELET *op cit.*). O nível de significância considerado nas análises foi $\alpha = 0,05$.

3. RESULTADOS

3.1 Influência das variáveis da estrutura do habitat sobre a seleção

No continente, os modelos com paisagens de 3,5 km² previram que o tamanho total da área de nidificação (*i.e.*, AtPoligon) influenciou negativa e significativamente na seleção do habitat, ao contrário da superfície não impermeabilizada (*i.e.*, AtcSuperfni) que foi positivamente significativa (Tabela 4.3). Nas paisagens de 12,6 km², as variáveis 'Elev3a10m' e EAntropico' influenciaram apenas marginalmente. Enquanto que nas paisagens de 63,6 km², a 'CDagua' e 'EAntropico' influenciaram significativamente na seleção de habitat em *S. ingens*, mas a ocorrência de corpos d'água (*i.e.*, CDagua) apresentou influência positiva e o entorno antrópico ao redor dos sítios de nidificação (*i.e.*, Eantropico) influência negativa (Tabela 4.3).

Na Ilha Grande não foram encontradas variáveis que influenciaram significativamente a seleção de habitat entre as paisagens de 3,5, 12,6 e 63,6 km² (Tabela 4.3).

Tabela 4.3. Síntese dos resultados extraídos dos modelos finais para avaliar a influencia das variáveis ambientais na seleção de habitat por *S. ingens*.

Localidade/Paisagem	Variáveis ambientais	Parâmetros				
		Estimate	Std. Error	t value	Pr (>/t/)	
Continente	Paisagens ^{3,5 km²}	Intercept	1.443e+00	6.374e-01	2.264	0.02660 *
		AtPoligon	-6.327e-05	2.610e-05	-2.424	0.01785 *
		AtcSuperfni	2.373e-04	8.945e-05	2.653	0.00981 **
	Paisagens ^{12,6 km²}	Intercept	3.9630	0.4714	8.408	2.93e-12 ***
		Elev3a10m	-0.6992	0.3897	-1.794	0.0771 .
		EAntropico	-0.5541	0.3021	-1.834	0.0709 .
Paisagens ^{63,6 km²}	Intercept	-1.5303	1.5417	-0.993	0.324	
	CDagua	2.0338	0.4856	4.188	7.86e-05 ***	
	EAntropico	-4.191e+00	6.666e-01	-6.287	1.35e-06 ***	
Ilha Grande	Paisagens ^{3,5 km²}	Não foram encontradas variáveis significativas à seleção de habitat				
	Paisagens ^{12,6 km²}	Não foram encontradas variáveis significativas à seleção de habitat				
	Paisagens ^{63,6 km²}	Não foram encontradas variáveis significativas à seleção de habitat				

Legendas: níveis de significância das variáveis ambientais explanatórias – 0 ‘****’ 0,001 ‘***’ 0,01 ‘*’ 0,05 ‘.’ 0,1 ‘ ’ 1.

3.2 Espacialização e descrição estrutural dos sítios de nidificação

Foram identificados sete sítios de nidificação de *S. ingens* ao longo da planície costeira de Angra dos Reis, sendo quatro no continente e três na Ilha Grande (Figura 4.3), perfazendo 7,52% do total de áreas visitadas durante o estudo. Entre os sítios de nidificação do continente, a média de indivíduos contabilizados variou de 11 a 75 ind. ($44,30 \pm 21,70$ ind.), enquanto na Ilha Grande foi de 29 a 133 ind. ($66,00 \pm 38,49$ ind.) (Apêndice Suplementar 4.1). A distância linear entre os sítios de nidificação no continente e na Ilha Grande variou de 1,3 a 8,1 km e 4,0 a 9,5 km, respectivamente (Tabela 4.4).

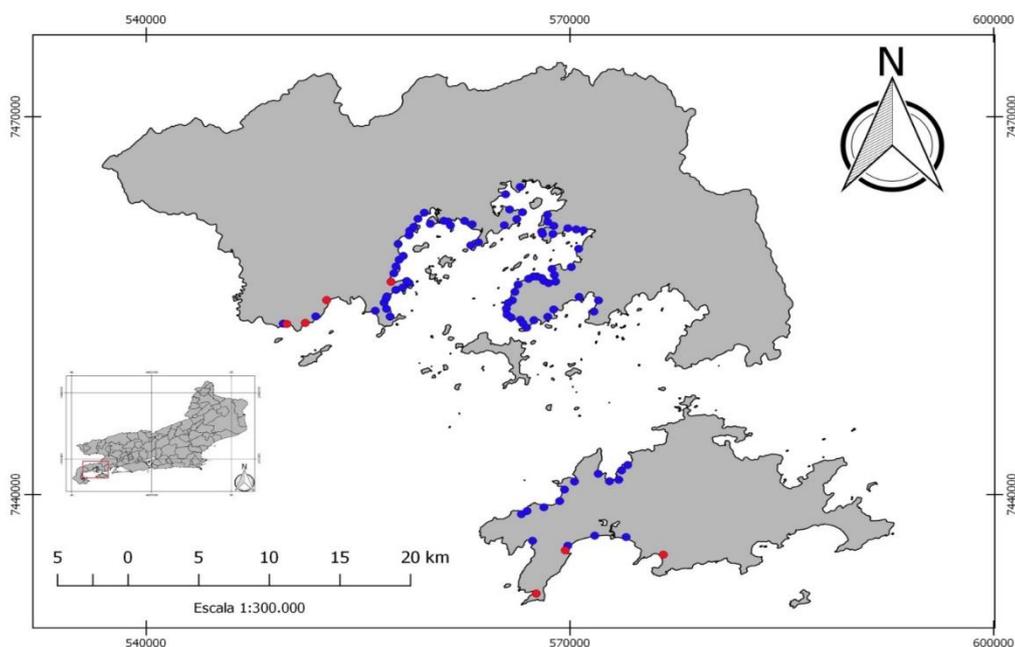


Figura 4.3. Áreas visitadas no município de Angra dos Reis-RJ. Legendas: ausência de sítio de nidificação (pontos azuis); presença de sítio de nidificação (pontos vermelhos). Sítios de nidificação: Condomínio Praia das Goiabas, praia Vermelha, Vila Residencial de Praia Brava, praia de Piraquera de Dentro (esquerda para a direita no continente); praia dos Meros, praia do Aventureiro e praia da Parnaióca (esquerda para a direita no Ilha Grande). Datum SIRGAS 2000.

Tabela 4.4. Distância linear em quilômetros (km) entre os sítios de nidificação no município de Angra dos Reis-RJ. Legendas: Continente – Praia do Condomínio das Goiabas (Goi), Praia Vermelha (Ver), Vila Residencial de Praia Brava (Bra) e Praia de Piraquara de Dentro (PDe); Ilha Grande – Praia dos Meros (Mer), Praia do Aventureiro (Ave) e Praia da Parnaióca (Par).

Sítios de nidificação		Continente				Ilha Grande		
		Goi	Ver	Bra	PDe	Mer	Ave	Par
Continente	Goi	-	1,3	3,4	8,1	27,7	26,6	32,2
	Ver	1,3	-	2,3	6,9	27,0	25,8	31,3
	Bra	3,4	2,3	-	4,8	27,6	26,0	31,2
	PDe	8,1	6,9	4,8	-	26,8	24,6	29,0
Ilha Grande	Mer	27,7	27,0	27,6	26,8	-	4,0	9,5
	Ave	26,6	25,8	26,0	24,6	4,0	-	6,9
	Par	32,2	31,3	31,2	29,0	9,5	6,9	-

Ao longo dos cinco anos da pesquisa, as áreas identificadas como sítios de nidificação, em geral se mantiveram inalteradas quanto sua ocupação, ou seja, foram utilizadas ano após ano por populações de *S. ingens*, com o período reprodutivo ocorrendo durante o verão, principalmente entre dezembro à fevereiro de cada ano, podendo se estender ocasionalmente por mais um mês. As áreas com ausência de atividades de nidificação foram classificadas como

sem sítios de nidificação e, da mesma forma, se mantiveram inalteradas quanto à condição de desocupadas durante os monitoramentos anuais (Apendice Suplementar 4.1).

De acordo com índice de dispersão de Morisita, os sítios de nidificação de *S. ingens* apresentaram distribuição agregada (*i.e.*, escala de 15 a 20 km), independentemente da localidade ou período analisado, sendo os valores calculados de F , altamente significativo entre as amostras (Tabela 4.5).

Tabela 4.5. Distribuição espacial dos sítios de nidificação de *S. ingens* no município de Angra dos Reis: índice de dispersão de Morisita.

Período	Parâmetros	Localidade	
		Continente	Ilha Grande
2009	I δ	18,99	7,28
	Distribuição	agregada	agregada
	$F_c > F_t$	**	**
2011	I δ	20,74	7,10
	Distribuição	agregada	agregada
	$F_c > F_t$	**	**
2013	I δ	25,33	6,87
	Distribuição	agregada	agregada
	$F_c > F_t$	**	**
2014	I δ	18,67	6,91
	Distribuição	agregada	agregada
	$F_c > F_t$	**	**

** significativo

A referida tendência de distribuição de *S. ingens* também foi seguida pelos resultados significativos da estatística circular ($\mu = 46,74^\circ$, $r = 0,84$, Rayleigh(z)_{6,62} = 584,27, $p < 0,01$) em condições de suficiência amostral (Rao's(U)_{164,8} = 353,40, $p < 0,01$). No entanto, os graus de agregação foram distintos entre os ângulos de distribuição encontrados dos sítios de nidificação, embora as maiores abundâncias tenham sido registradas em 18° e 67° , quando calculado o produto dos vetores às coordenadas geográficas em um eixo polar (Figura 4.4).

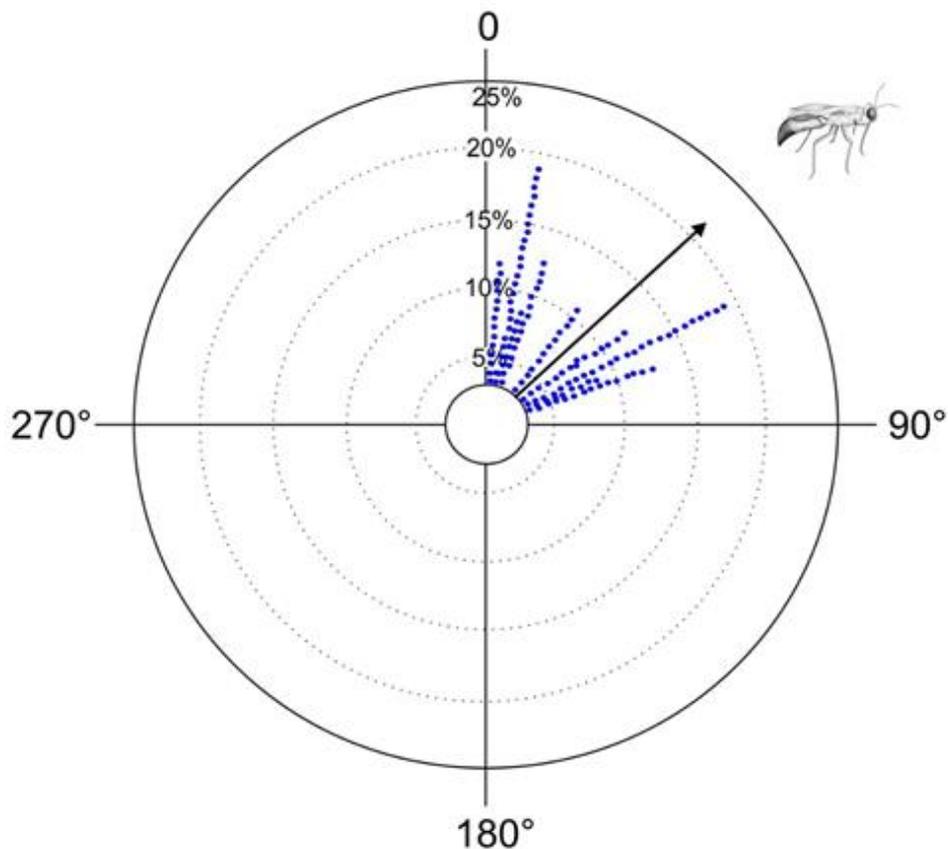


Figura 4.4. Scatterplot de representação angular sobre a distribuição dos sítios de nidificação de *S. ingens* e suas frequência relativa em eixo polar.

De maneira geral, seis dos sete sítios de nidificação identificados foram encontrados em faixa de antedunas de praias, com cobertura vegetal negligível (1,3%) a contínua por gramíneas (95,2%) e, em solos que variaram do arenoso ao areno-argiloso. Nestes sítios de nidificação, as manchas reprodutivas foram registradas em espaços públicos (*e.g.*, jardins, trilhas e outros acessos, entre-calçamento: Figura 4.5a e b) ou privados (*e.g.*, terrenos ocupados ou vazios). Apenas um dos sítios de nidificação monitorados apresentou manchas reprodutivas estabelecidas diretamente na praia (Figura 4.5c). Entre as características fisiográficas compartilhadas pelos sítios de nidificação destacaram-se a presença de cursos d'água que, em geral transpõem as áreas visitadas e o perfil médio de elevação dos terrenos utilizados foi de $6,71 \pm 2,37\text{m}$ (*i.e.*, variou entre 3 a 10m) acima do nível do mar.

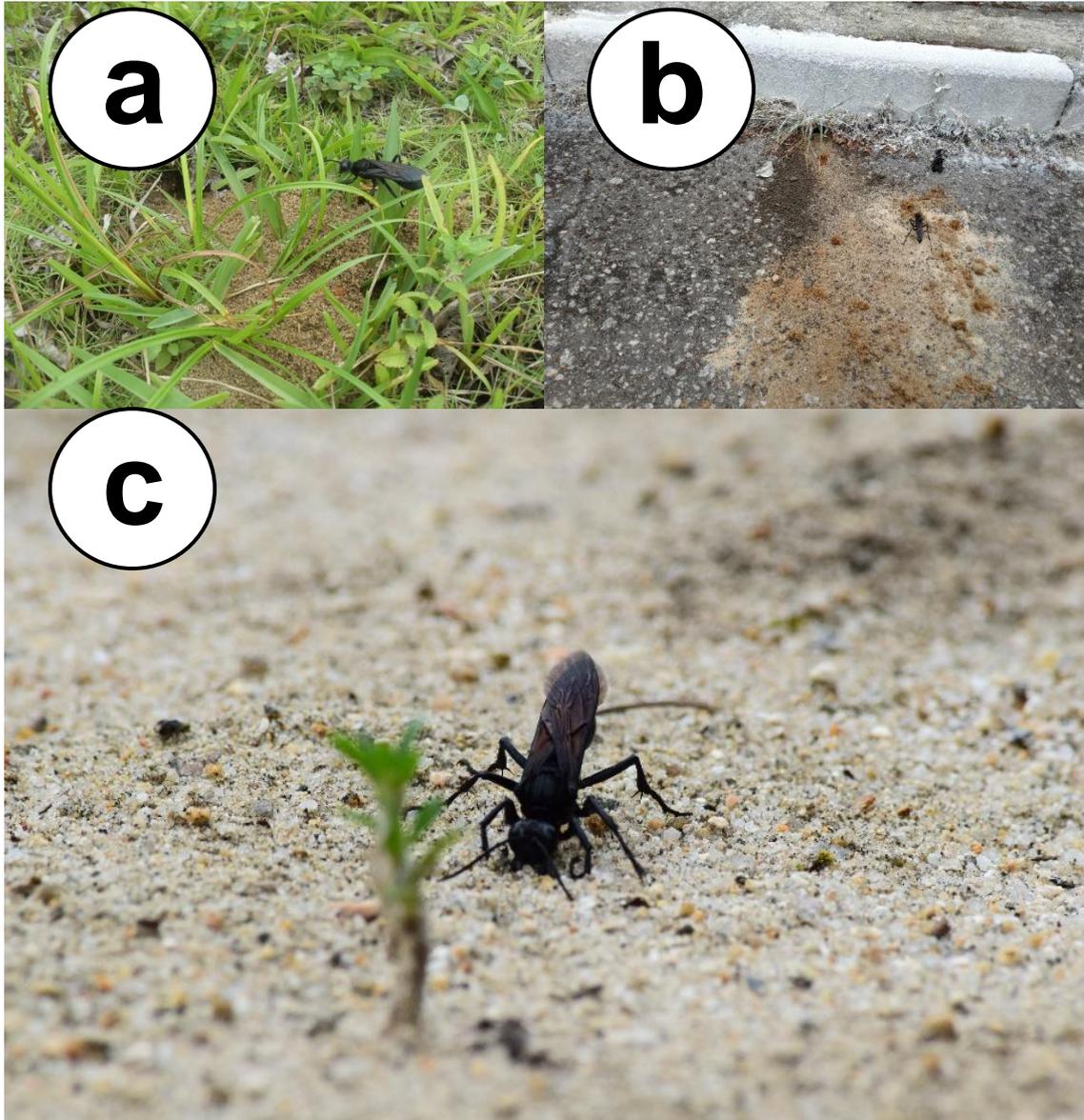


Figura 4.5. Fêmeas de *S. ingens* construindo ninhos: (a) jardim de propriedade privada (praia de Piraquara de Dentro); (b) entre-calçamento (Vila Residencial de Praia Brava); (c) praia (Vila Residencial de Praia Brava).

No continente, os sítios de nidificação apresentaram superfícies impermeabilizada e não impermeabilizada variável entre 0,44 a 3,19 ha ($1,35 \pm 1,25$ ha) e 0,76 a 2,16 ha ($1,48 \pm 0,58$ ha) respectivamente, cujo entorno imediato foram caracterizados por ecótonos (*i.e.*, capoeirão ou urbano). Na Ilha Grande, as respectivas variáveis registraram as médias de $0,28 \pm 0,31$ ha (0,02 a 0,63 ha) e $0,63 \pm 0,36$ ha (0,29 a 1,02 ha), sendo o entorno predominantemente caracterizado por bordas de Matas de Baixada em estágios de regeneração inicial ou avançado, além de capoeirão formado por assentamentos humanos de comunidades tradicionais.

4. DISCUSSÃO

4.1 Seleção de habitat em escalas de paisagem

Ainda que não haja informações detalhadas sobre os efeitos das interações bióticas nas populações de *S. ingens*, algumas variáveis da estrutura física se mostraram importantes preditoras na seleção de habitat da espécie, mesmo em locais geograficamente próximos.

Especificamente, não foram identificadas variáveis significativamente influentes entre as escalas de paisagens na Ilha Grande, sugerindo que as áreas visitadas compartilham alta similaridades de condições, implicando na inespecificidade dos resultados dos modelos finais para a seleção de habitat. Aparentemente, sutis variações na estrutura dos habitats dificultariam identificar variáveis significativas para seleção do habitat nos modelos, assim requerendo o incremento de um maior número de áreas para se tornar detectáveis.

Por outro lado, no continente as variáveis da estrutura física se comportaram de maneira relativamente escalonada, predizendo diferentes graus de importância para *S. ingens* durante a seleção de habitats em escalas de paisagem distintas.

Nas paisagens de 3,5 km², as variáveis preditoras na seleção de habitats indicaram que a nidificação de *S. ingens* independe do espaço utilizado para nidificar, desde que possua superfícies não impermeabilizadas para fundação dos ninhos (*i.e.*, áreas constituídas por solo arenoso ou areno-argiloso, fora da zona de inundação, podendo apresentar cobertura com vegetação rasteira ou não). Piliackas *et al.* (2007) descreveram que as populações de *S. ingens* na Ilha de Anchieta nidificavam em áreas relativamente pequenas (19,3 a 638,6 m²) em solos arenosos desprovidos por vegetação arbustiva ou arbórea, mas cobertos por vegetação rasteira. Já Buys (2009) reportou que as populações *S. ingens* poderiam nidificar em locais sombreados ou bem iluminados com solo areno-argiloso sem qualquer cobertura do solo. Relatos semelhantes também foram apresentados por Brockmann (1979) que constatou que a seleção dos locais para construção dos ninhos em *Sphex ichneumoneus* (Linnaeus, 1758) se baseava em locais com temperaturas elevadas (*i.e.*, áreas abertas), que apresentassem preferencialmente relações familiares (*i.e.*, local de emergência), solo arenoso e compactável, podendo estar em áreas planas e sem cobertura vegetal, mas de boa drenagem.

A condição marginalmente significativa para o perfil de elevação intermediário (*i.e.*, 3 a 10 m) em paisagens de 12,6 km² indicou a inexistência de dependência da seleção de habitat para esta faixa de elevação e sugere que sítios de nidificação de *S. ingens* podem ocorrer em outras faixas de elevação. Nidificar em praias estreitas com perfil de elevação inferior a 3

m.a.n.m significaria um alto risco para as populações de *S. ingens* devido às inundações por marés diárias ou por ressacas marinhas em condições de instabilidade climática, enquanto nidificar em áreas com perfil de elevação acima de 10 m é naturalmente possível desde que seja encontrado solo adequado para a fundação dos ninhos (ver BUYS 2009).

Nas paisagens de 63,6 km², a ocorrência de cursos d'água em relação aos sítios de nidificação foi destacado como importante preditor para a seleção de habitats. Para as populações de *S. ingens*, a proximidade de cursos d'água é indispensável a hidratação dos indivíduos, já que a espécie nidifica durante o verão (SOUZA *et al.* 2015, 2016), muitas vezes em manchas com alta exposição luminosa (PILIACKAS *et al.* 2007, BUYS 2009) de habitats com médias térmicas elevadas (ver Capítulo IV). Situações similares, também foram frequentemente registradas entre vespas sociais, sendo a água um dos principais recursos coletados por adultos para a dessedentação própria ou das larvas e resfriamento das colônias em períodos de alta temperatura (RAVERET-RICHTER 2000; MANTEFUSCO *et al.* 2017).

Além disso, o entorno antrópico foi uma variável com relação inversamente significativa para a seleção de habitat em *S. ingens*, especialmente em paisagens de 63,6 km². Apesar da ocorrência de sítios de nidificação em áreas pouco alteradas, o nível de urbanização no entorno para a maioria dos sítios de nidificação apoia a hipótese de que *S. ingens* seria tolerante e resiliente às intervenções antrópicas, como reportado por outras pesquisas (PILIACKAS *et al.* 2007, BUYS 2009; SOUZA *et al.* 2016), mas não explica se as populações se estabeleceram antes ou depois dos assentamentos humanos e quais os custos ou benefícios de tal interação. Uma outra perspectiva que apoia a coexistência das populações de *S. ingens* em áreas com intervenções antrópicas se relaciona a manutenção das condições mínimas do solo para fundação dos ninhos (*e.g.*, composição e textura do solo), apesar de não ter sido investigada em detalhes pelo estudo.

Vale ressaltar que boa parte das ocorrências documentadas ou disponíveis em coleções no Brasil remetem a áreas bem conservadas (*i.e.*, especialmente de Unidades de Conservação) ou com baixo grau de intervenção antrópica (ver Capítulo IV), e certamente, ratificam as predições apontadas pelo modelo, quanto a não escolha por habitat com entorno fortemente antropizados.

4.2 Padrão de distribuição dos sítios de nidificação

Em termos espaciais, os sítios de nidificação de *S. ingens* foram estabelecidos em poucas áreas ao longo do trecho monitorado, sendo a frequência de áreas ocupadas por populações considerada baixa, assim corroborando com as suspeitas de Souza *et al.* (2015) quanto a restrição no uso de áreas, mesmo em territórios com alta probabilidade de presença da espécie (ver Capítulo IV). Além disso, as áreas utilizadas como sítios de nidificação se encontravam relativamente próximas entre si, portanto, contribuindo para consolidar um padrão de distribuição agregado entre as populações no continente ou na Ilha Grande. Em outras palavras, a distribuição agregada dos sítios de nidificação de *S. ingens* é a ocorrência de habitats similares em uma mesma paisagem.

Na natureza, a distribuição agregada é frequentemente explicada pela concentração espacial de recursos, dispersão limitada e/ou especificidades reprodutivas entre as diversas espécies (FORTIN & DALE 2005; RELYEA & RICKLEFS 2021). Mas, embora ainda não seja possível detalhar como as presas de *S. ingens* se distribuem no Brasil, está claro que o agrupamento espacial dos habitats utilizados como sítios de nidificação também reúne atributos importantes para as populações de presas (*i.e.*, plantas hospedeiras). Assim, estes habitats concentrariam estoques de um alimento específico (ver SOUZA *et al.* 2018) durante o curto período reprodutivo de *S. ingens*, independentemente da capacidade de voo dos indivíduos (ver Capítulo II).

Temporalmente, *S. ingens* exibiu forte fidelidade espacial (*i.e.*, filopatria de procriação) aos sítios de nidificação identificados, uma vez que as populações utilizaram as mesmas áreas ano após ano. Buys (2009) registrou que populações de *S. ingens* observadas na Reserva Biológica de Poços das Antas foram capazes de nidificar em uma mesma mancha de habitat (*i.e.*, estrada não pavimentada) por três verões consecutivos. Para Bohart & Menke (1976) a filopatria é um comportamento frequentemente observado entre as espécies de *Sphex*, havendo registros de espécies que usaram as mesmas áreas para nidificar por até 25 anos (*S. ichneumoneus*: FERNALD 1945 *apud* BOHART & MENKE 1976).

Apesar da filopatria de procriação ser um comportamento contrário a não dispersão (ALCOCK 2011), e as curtas distâncias entre os sítios de nidificação de *S. ingens* serem naturalmente alcançáveis por indivíduos em voo é presumível que a busca por novos habitats em maiores distâncias ocorra apenas quando as condições locais se tornem severamente desfavoráveis à sobrevivência e reprodução das populações. Além disso, não há evidências de

que machos e fêmeas de *S. ingens* se comportem diferentes sobre a permanência ou dispersão em relação aos sítios de nidificação (*e.g.*, dispersão diferencial sexo assimétrica), mas está claro que a relação entre a filopatria de procriação e alta capacidade dispersiva represente um *trade-off* para *S. ingens*.

Outra perspectiva de análise sobre os sítios de nidificação refere-se a preferências por um habitat em particular, cujos atributos inexitem em outras áreas desocupadas em uma mesma paisagem. Assim, a preferência de habitat por *S. ingens* poderia estimular comportamentos de resistência a dispersão para outros habitats. Em geral, a preferência por um habitat é consequência da seleção de habitat, resultando no uso desproporcional de alguns recursos sobre outros (KRAUSMAN 1999), mas atestar a ocorrência deste comportamento para uma espécie requer cautela, devido às subjetividades ou vieses envolvidos na escolha das características do habitat analisado, e a complexidade inerente à própria seleção de habitat em relação a diversidade de escalas de ocorrência e a não homogeneidade dos habitats (BAGUETTE & MENNECHEZ 2004; BEYER *et al.* 2010).

4.3 Perspectivas no manejo dos habitats para a conservação das populações de *S. ingens*

No Brasil, do ponto de vista prático, qualquer proposta para a conservação estratégica da espécie na escala dos municípios com alta ou muito alta probabilidade de presença de *S. ingens* (ver Capítulo IV) deverá considerar o manejo de habitats (ALCOCK 2011) importantes para salvaguardar a espécie no que se refere às políticas que promovam a inserção e atendam aos interesses da sociedade (SAMWAYS 2018).

Em termos de gestão pública, estas propostas partiriam da premissa de que a criação e manutenção de espaços públicos (*e.g.*, jardins, praças e parques) reduziriam impactos sobre as populações de *S. ingens*, especialmente na ausência de áreas oficialmente protegidas nas cidades ou projetos federais para proteção da espécie. Zanette *et al.* (2005) argumentaram que as áreas verdes públicas possuem um importante papel na manutenção e incremento da diversidade de abelhas e vespas, principalmente para as espécies que nidificam no solo, até mesmo em áreas com altos níveis de urbanização (GRAB *et al.* 2019; BROCK *et al.* 2021). Vale ressaltar, que iniciativas para sinalização das áreas com placas educativas é frequentemente bem aceita pela população, além de informarem e promoverem engajamento social (*i.e.*, encorajamento de experiências positivas) junto às causas sobre conservação da espécie (ver SAMWAYS 2018).

Nos espaços privados, a contribuição da sociedade estaria vinculada ao atendimento das determinações municipais (*e.g.*, via planos diretores e códigos de obras) no que se refere a manutenção de um percentual mínimo para a criação de áreas verdes (*e.g.*, quintais não edificadas ou impermeabilizados e jardins em residências, condomínios, hotéis, pousadas e etc.) em troca de redução tributária.

Logo, considerando a heterogeneidade das paisagens no entorno dos sítios de nidificação, estas ações consistiriam no gerenciamento espacial dos habitats potenciais a partir da combinação dos remanescentes nativos aos ‘novos sistemas’ com nível intermediário de transformação (HOBBS *et al.* 2006; NORRIS 2008).

5. CONCLUSÃO

Certamente, os resultados obtidos pela pesquisa reduziram as subjetividades de interpretações advindas na distribuição macrogeográfica de *S. ingens* por outros estudos e permitem a extrapolação segura para outras regiões que abrigam populações da espécie.

Para *S. ingens*, os modelos predisseram que as variáveis de estrutura do habitat influenciam de maneira distintas a seleção de habitats entre escalas de paisagens. Estas informações atuam como pistas na identificação de habitats inadequados, a fim de evitar que as populações sejam atraídas para armadilhas ecológicas. Em contrapartida, embora não tenha sido avaliada pelo referido estudo, é provável que as interações mediadas por predadores, competidores ou parasitas influenciem a seleção de habitats por populações de *S. ingens* apenas em escalas mais finas na paisagem.

A pesquisa também demonstrou que os sítios de nidificação de *S. ingens* se mantiveram invariáveis no espaço-tempo e sua baixa frequência no trecho analisado (*i.e.*, 7,52%) comprovaram o uso restrito por habitats que mantêm estreitas relações familiares (*i.e.*, filopatria de procriação) com as populações, mas os custos e benefícios deste comportamento (*i.e.*, considerando análises sobre fluxo gênico entre as populações de cada sítio de nidificação) e a preferência por habitats carecem de maiores detalhes.

Em mesoescala, a combinação entre a conservação dos remanescentes nativos e o manejo adequado de áreas verdes urbanas públicas e até privadas, representariam uma estratégia viável para conservação da espécie, e conseqüentemente, de suas populações e dos principais habitats (*e.g.*, sítios de nidificação, áreas de forrageamento, etc.). Esta iniciativa agregaria experiências e mais reflexões sobre como preservar espécies em áreas urbanas e como envolver a sociedade

e a iniciativa privada no desenvolvimento de políticas ambientais participativas e eficientes para conservação da biodiversidade.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALCOCK, J. **Comportamento animal: uma abordagem evolutiva**. Ed. 9. Artmed, Porto Alegre-RS. 606p. 2011.
- ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; GONÇALVES, J. L. M.; SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711–728. 2013.
- AMARANTE, S. T. P. A synonymic catalog of the neotropical Crabronidae and Sphecidae (Hymenoptera: Apoidea). Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, **Arquivos de Zoologia de São Paulo**, v. 37, n. 1, p. 1–139. 2002.
- BAGUETTE, M.; MENNECHEZ, G. Resource and habitat patches, landscape ecology and metapopulation biology: a consensual viewpoint. **Oikos**, v. 106, n. 2, p. 275–282. 2004.
- BATSCHLET, E. **Circular statistics in biology (Mathematics in biology)**. New York-USA, Academic Press, 371p. 1981.
- BEYER, H. L.; HAYDON, D. T.; MORALES, J. M.; FRAIR, J. L.; HEBBLEWHITE, M.; MITCHELL, M.; MATTIOPOULOS, J. The interpretation of habitat preference metrics under use-availability designs. **Philosophical Transactions of the Royal Society B.**, v. 365, p. 2245–2254, 2010.
- BOHART, R. M.; MENKE, A. S. **Sphecid wasps of the world: a generic revision**. Berkeley, University of California Press, 694p. 1976.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1928-1964. **Fitosociologia; bases para el estudio de las comunidades vegetales**. Ed. 3. Madrid, Blume. 820p. 1979.
- BROCK, R. E.; CINI, A.; SUMNER, S. Ecosystem services provided by aculeate wasps. **Biological Reviews**, p. 1–31 (brv.12719). 2021.
- BROCKMANN, H. J. Nest-site selection in the great golden digger wasp, *Sphex ichneumoneus* L. (Sphecidae). **Ecological Entomology**. v. 4, p. 211–224. 1979.
- BUYS, S. C. Sphecidae (Hymenoptera: Apoidea) of Rio de Janeiro State (Southeastern Brazil): inventory of species and notes on biology and distribution. **Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro**, v. 67, n. 3–4, p. 275–282. 2009.
- CHAZDON, R. L. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. **Science**. v. 320, n. 5882, p. 1458–1460. 2008.

- CNUC (Cadastro Nacional de Unidades de Conservação). **Sistema Nacional de Unidades de Conservação. Ministério do Meio Ambiente.** Disponível em <<http://www.mma.gov.br/areas-protegidas/cadastro-nacional-de-ucs>>. Acessado em 12 de junho de 2020.
- CREED, J. C.; OLIVEIRA, A. E. S. Uma metodologia e análise de impactos ambientais. *In: Creed, J C, Pires, D O & Figueiredo M A O (eds.). Biodiversidade marinha da Baía da Ilha Grande.* Série Biodiversidade 23. Brasília-DF, MMA/SBF, 417p. 2007.
- CULLEN Jr., L.; BODMER, R. E.; VALLADARES-PÁDUA, C.; BALLOU, J. D. Mammalian densities and species extinctions in Atlantic Forest fragments: the need for population management. *In: Silvius K M, Bodmer R E & Fragoso J M V (eds.). People in Nature: Wildlife Conservation in South and Central America.* New York-USA, Columbia University Press, 464p. 2004.
- DEAN, W. **A ferro e fogo: a história e a devastação da Mata Atlântica brasileira.** São Paulo-SP, Companhia das Letras, 481p. 1996.
- EBELING, A.; KLEIN, A. M.; WEISSER, W. W.; TSCHARNTKE, T. Multitrophic effects of experimental changes in plant diversity on cavity-nesting bees, wasps, and their parasitoids. **Oecologia.** v. 169, p. 453–465. 2012.
- FORTIN, M. J.; DALE, M. R. T. **Spatial analysis: a guide for ecologists.** Cambridge University Press, Cambridge, 365p. 2005.
- GENISE, J. F. Observaciones sobre el comportamiento de nidificación de *Stictia arcuata* (Burmeister) (Hymenoptera, Sphecidae). **Physis (C).** v. 40, p. 15-17. 1981.
- GHAZOUL, J. Effect of soil hardness on aggression in the solitary wasp *Mellinus arvensis*. **Ecological Entomology,** v. 26, p. 457–466. 2001.
- GRAB, H.; BROKAW, J.; ANDERSON, E.; GEDLINSKE, L.; GIBBS, J.; WILSON, J.; ISAACS, R.; POVEDA, K. Habitat enhancements rescue bee body size from the negative effects of landscape simplification. **Journal of Applied Ecology,** 1365-2664.13456. 2019.
- GRAHAM, M. H. Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. **Ecology,** v. 84, n. 11, p. 2809–2815. 2003.
- GREENE, C. M.; STAMPS, J. Habitat selection at low population densities. **Ecology,** v. 82, n. 8, p. 2091–2100. 2001.
- HOBBS, R. J.; ARICO, S.; ARONSON, J.; BARON, J. S.; BRIDGEWATER, P.; CRAMER, V. A.; EPSTEIN, P.R.; EWELL, J. J.; KLINK, C. A.; LUGO, A. E.; NORTON, D.; OJIMA, D.; RICHARDSON, D. M.; SANDERSON, E. W.; VALLANDARES, F.; VILA,

- M.; ZAMORA, R.; ZOBEL, M. Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. **Global Ecology Biogeography**, v. 15, p. 1–7. 2006.
- IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística). **Área territorial oficial**: Resolução da Presidência do IBGE de nº 5 (R.PR-5/02). 2002. Disponível em <<https://www.ibge.gov.br/geociencias/organizacao-do-territorio/estrutura-territorial/15761-areas-dos-municipios.html?=&t=o-que-e>>. Acessado em 28 de outubro de 2020.
- IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística). **Manuais técnicos da vegetação brasileira: sistema fitogeográfico, inventário das formações florestais e campestres, técnicas e manejo de coleções botânicas e procedimentos para mapeamentos**. Manual Técnico em Geociências. Ed. 2 (revista e ampliada). Rio de Janeiro-RJ, IBGE, 271p. 2012.
- INEA (Instituto Estadual do Ambiente). **O estado do ambiente: indicadores ambientais do Rio de Janeiro 2010**. Bastos J & Napoleão P (orgs.). Rio de Janeiro-RJ, SEA/Inea, 160p. 2011.
- INMET (Instituto Nacional de Meteorologia). **Normais Climatológicas do Brasil: 1998-presente**. Disponível em <<https://portal.inmet.gov.br/dadoshistoricos>>. Acessado em 7 de junho de 2020.
- KOVACH, W. L. Oriana for Windows, v. 4.2e. Anglesey, Wales, UK, Kovach Computing Services. 2021.
- KRAFT, N. J. B.; VALENCIA, R.; ACKERLY, D. D. Functional traits and niche-based tree community assembly in an amazonian forest. **Science**. v. 322, p. 580–582. 2008.
- KRAUSMAN, P. R. Some basic principles of habitat use. *In*: Launchbaugh K L, Sanders K D & Mosley J L (eds.) **Grazing behaviour of livestock and wildlife**, Idaho Forest, Wildlife and Range Exp. Sta. Bull. nº 70, University of Idaho, Moscow. 1999.
- LASSAU, A. S.; HOCHULI, D. F. Wasp community responses to habitat complexity in Sydney sandstone forests. **Austral Ecology**. v. 30, p. 179–180. 2005.
- LOYLA, R. D.; MARTINS, R. P. Habitat structure components are effective predictors of trap-nesting Hymenoptera diversity. **Basic and Applied Ecology**. v. 9, p. 735–742. 2008.
- LOYOLA, R. D.; MARTINS, R. P. Small-scale area effect on species richness and nesting occupancy of cavity-nesting bees and wasps. **Revista Brasileira de Entomologia**. v. 55, n. 1, p. 69–74. 2011.
- LYBRAND, R. A.; FEDENKO, J.; TFAILY, L. RAO, S. Soil properties and biochemical composition of ground-dwelling bee nests in agricultural settings. **Soil Science Society of American Journal**. v. 84, p. 1139–1152. 2020.

- MARTINS, R. P. The biology of *Editha magnifica* (Perty 1834) (Hymenoptera, Sphecidae). **Tropical Zoology**, v. 6, n. 1, p. 109–123. 1993.
- McPEEK, M. A.; RODENHOUSE, N. L.; HOLMES, R. T.; SHERRY, T. W. A general model of site-dependent population regulation: population-level regulation without individual-level interactions. **Oikos**. v. 94, p. 417–424. 2001.
- MONTEFUSCO, M.; GOMES, F. B.; SOMAVILLA, A.; KRUG, C. *Polistes canadenses* (Linnaeus, 1758) (Vespidae: Polistinae) in the Western Amazon: a potential biological control agente. **Sociobiology**. v. 64, n. 4, p. 477–483. 2017.
- MORATO, E. F. Biologia e Ecologia de *Anthodioctes moratoi* Urban (Hymenoptera, Anthidiini) em matas contínuas e fragmentos na Amazônia Central, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**. v. 18, p. 729–736. 2001.
- MORATO, E. F.; MARTINS, R. P. An overview of proximate factors affecting the nesting behavior of solitary wasps and bee (Hymenoptera: Aculeata) in preexisting cavities in wood. **Neotropical Entomology**. v. 35, n. 3, p. 285–298. 2006.
- MORISITA, M. Id index, a measure of dispersion of individuals. **Researches of Population Ecology**. v. 4, p. 1–7. 1962.
- NORRIS, K. Agriculture and biodiversity conservation: opportunity knocks. **Conservation Letters**, v. 1, p. 2–11, 2008.
- O'NEILL, K. M. **Solitary wasps: behavior and natural history**. Ithaca, New York-USA, Cornell University Press. 406p. 2001.
- OLSSON, O.; ROGERS, D. J. Predicting the distribution of a suitable habitat for the white stork in Southern Sweden: identifying priority áreas for reintroduction and habitat restoration. **Animal Conservation**. v. 12, p. 62–70. 2009.
- PEARSON, R. G.; DAWSON, T. P. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? **Global Ecology and Biogeography**, v. 12, p. 361–371. 2003.
- PILIACKAS, J. M.; MEIRA, F. V.; SUHOGUSOFF, V. G.; ROSSI, P. G.; BARBIO, A. A. Estudo sobre a capacidade reprodutiva da população de *Sphex ingens* SMITH (Hymenoptera, Sphecidae) em período reprodutivo no Parque Estadual da Ilha Anchieta, Ubatuba, SP, Brasil. **Publicações Avulsas do Instituto Pau Brasil de História Natural**, v. 10, n. 2, p. 73–80. 2007.
- POWELL, R. Animal home ranges and territories and home range estimators. *In*: Boitani, L & Fuller, T K (eds) **Research Techniques in Animal Ecology: controversies and consequences**. New York, Columbia University Press, 477p. 2000.

- R CORE TEAM 2020. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Disponível em: <<http://www.R-project.org/>>. Acessado em 13 de janeiro de 2021.
- RAVERET-RICHTER. M. Social wasp (Hymenoptera: Vespidae) foraging behavior. **Annual Review of Entomology**. v. 45, p. 121–150.
- RELYEA, R.; RICKLEFS, R. **A economia da natureza**. Ed. 8. Guanabara Koogan Editora, Rio de Janeiro-RJ, 656p. 2021.
- ROCHA, C. F. D.; BERGALLO, H. G.; ALVES, M. A. S.; VAN SLUYS, M. **A biodiversidade nos grandes remanescentes florestais do estado do Rio de Janeiro e nas restingas da Mata Atlântica**. UERJ/Instituto BIOMAS/FBCN. São Carlos-SP, Rima Editora, 134p. 2003.
- RODHOUSE, N. L.; SHERRY, T. W.; HOLMES, R. T. Site-dependent regulation of population size: a new synthesis. **Ecology**. v. 78, n. 7, p. 2025–2042. 1997.
- SAMWAYS, M. J. Insect Conservation for the Twenty-First Century. *In*: Shah M M & Sharif U (orgs). **Insect Science-Diversity, Conservation and Nutrition**. IntechOpen, 2018.
- SANTOS, T. C. C.; CÂMARA, J. B. D. GEO Brasil 2002: **perspectivas do meio ambiente no Brasil**. Brasília-DF: Edições IBAMA, 2002.
- SOUZA, C. A. S.; PREZOTO, F.; LIMA, M. S. C. S.; PEDERASSI, J. Sexual behavior of the digger wasp *Sphex ingens* Smith (Hymenoptera, Sphecidae). **Revista Brasileira Entomologia**, v. 59, n. 2, p. 107–112. 2015.
- SOUZA, C. A. S.; PREZOTO, F.; LIMA, M. S. C. S.; PEDERASSI, J. Antennation and sexual performance of male digger wasps *Sphex ingens* Smith (Hymenoptera: Sphecidae). **Journal of Natural History**, v. 50, n. 41–42, p. 2647–2655. 2016.
- SOUZA, C. A. S.; QUEIROZ, J. M. Climbing high to avoid thieves. **Frontiers in Ecology and the Environment**. v. 18, n. 4, p. 297–297. 2020.
- SOUZA, C. A. S.; QUEIROZ, J. M.; LIMA, M. S. C. S.; PEDERASSI, J. Predatory specialization in the wasp *Sphex ingens* for the capture of katydids. **Acta Ethologica**, v. 21, p. 81–89. 2018.
- SRBA, M.; HENEGER, P. Nesting habitat segregation between closely related terricolous sphecid species (Hymenoptera: Spheciformes): key role of soil physical characteristics. **Journal of Insect Conservation**. v. 16, p. 557–570. 2012.
- STEIN, A.; GERSTNER, K.; KREFT, H. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. **Ecology Letters**. v. 17, p. 866–880. 2014.

- TEWS, J.; BROSE, U.; GRIMM, V.; TIELBÖRGER, K.; WICHMANN, M. C.; SCHWAGER, M.; JELTSCH, F. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. **Journal of Biogeography**. v. 31, p. 79–92. 2004.
- VELOSO, H. P.; RANGEL FILHO, A. L. R.; LIMA, J. C. A. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro, IBGE, 123p. 1991.
- VINATIER, F.; TIXIER, P.; DUYCK, P-F.; LESCOURRET, F. Factors and mechanisms explaining spatial heterogeneity: a review of methods for insect populations. **Methods in Ecology and Evolution**. v. 2, p. 11–22. 2011.
- WYSONG, M. L.; HRADKY, B. A.; LACONA, G. D.; VALENTINE, L. E.; MORRIS, K.; RITCHIE, E. G. Space use and habitat selection of an invasive mesopredator and sympatric, native apex predator. **Movement Ecology**. v. 8, n. 18, p. 2–14. 2020.
- ZANETTE, L. R. S.; MARTINS, R. P.; RIBEIRO, S. R. Effects of urbanization on Neotropical wasp and bee assemblages in a Brazilian metropolis. **Landscape and Urban Planning**. v. 71, p. 105–121, 2005.

7. APÊNDICES

Apêndice Suplementar 4.1. Áreas visitadas no município de Angra dos Reis.

N°	Local	Sigla	Área visitada	Lat (x)	Lon (y)	Campanha				Curso d'água	Elevação (m)	Entorno imediato			Área (ha)	
						2009	2011	2013	2014			Uso e cobertura solo	Fisionomia	Área do transecto	Superfície impermeabilizada	Superfície não impermeabilizada
1	Ilha Grande	Mag	Maguariquessaba	-23,12614	-44,27629	0	0	0	0	presente	8,0	0	0	1,81	0,42	0,62
2	Ilha Grande	Mar	Marinheiros	-23,12999	-44,28045	0	0	0	0	ausente	16,5	1	5	0,41	0,00	0,00
3	Ilha Grande	SiF	Sítio Forte	-23,13665	-44,28237	0	0	0	0	presente	8,5	1	5	2,02	0,22	0,86
4	Ilha Grande	Tap	Tapera	-23,13778	-44,28876	0	0	0	0	presente	9,0	0	0	2,17	0,09	0,90
5	Ilha Grande	Uba	Ubatuba	-23,13237	-44,29660	0	0	0	0	presente	9,5	1	5	3,19	0,07	0,40
7	Ilha Grande	Lon	Longa	-23,13810	-44,31299	0	0	0	0	presente	5,5	0	0	4,00	0,90	0,25
6	Ilha Grande	Cac	Cachoeira	-23,14383	-44,31989	0	0	0	0	ausente	13,5	1	6	0,73	0,03	0,00
8	Ilha Grande	GrA	Grande Araçatiba	-23,15233	-44,32339	0	0	0	0	presente	13,0	0	2	4,81	1,74	0,14
9	Ilha Grande	Ara	Araçatibinha	-23,15654	-44,33423	0	0	0	0	presente	1,0	1	5	1,22	0,10	0,02
10	Ilha Grande	Ita	Itaguaçu	-23,15939	-44,34588	0	0	0	0	ausente	17,0	1	6	1,56	0,05	0,00
11	Ilha Grande	Ver	Vermelha	-23,16155	-44,34969	0	0	0	0	presente	6,5	0	2	2,02	0,76	0,16
12	Ilha Grande	Pro	Proveta	-23,18097	-44,34192	0	0	0	0	presente	1,5	0	2	5,86	2,66	1,20
13	Ilha Grande	Mer	Meros	-23,21860	-44,33923	42	31	34	29	presente	5,5	1	5	0,67	0,02	0,29
14	Ilha Grande	Ave	Aventureiro	-23,18753	-44,31925	69	40	56	58	presente	9,5	0	0	3,79	0,63	0,59
15	Ilha Grande	Dem	Demo	-23,18424	-44,31739	0	0	0	0	presente	14,0	1	5	2,67	0,00	0,25
16	Ilha Grande	Sul	Sul	-23,17706	-44,29879	0	0	0	0	ausente	3,5	1	3	19,52	0,00	1,29
17	Ilha Grande	Les	Leste	-23,17781	-44,27711	0	0	0	0	presente	5,0	1	3	13,69	0,00	0,83
18	Ilha Grande	Par	Parnaióca	-23,19029	-44,25125	133	83	92	86	presente	4,0	1	6	8,75	0,19	1,02
19	Continente	VHM	Vila Histórica de Mambucaba	-23,02543	-44,51495	0	0	0	0	presente	2,5	0	2	5,17	3,75	1,34
20	Continente	Goi	Goiabas	-23,02582	-44,51244	39	21	27	35	ausente	7,5	0	2	2,41	0,99	0,76
21	Continente	PrV	Praia Vermelha	-23,02954	-44,49980	42	59	11	29	presente	9,0	0	2	3,04	0,76	1,36
22	Continente	Bar	Barlavento	-23,02030	-44,49258	0	0	0	0	ausente	14,0	1	5	3,57	0,03	0,05
23	Continente	Bra	Vila Residencial de Praia Brava	-23,00868	-44,48502	53	64	75	37	presente	3,0	0	2	8,02	3,19	2,16
24	Continente	Fma	Fora do Mamede	-23,01623	-44,45156	0	0	0	0	ausente	7,5	1	5	3,24	0,00	0,27
25	Continente	PAr	Ponta do Arame	-23,02020	-44,44112	0	0	0	0	presente	11,0	0	1	1,22	0,08	0,07
26	Continente	PFo	Ponta da Fortaleza	-23,01478	-44,44370	0	0	0	0	ausente	14,0	1	5	1,16	0,03	0,00
27	Continente	Lab	Laboratório	-23,01015	-44,44523	0	0	0	0	presente	4,5	1	5	1,85	0,01	0,09
28	Continente	Cas	Casarão	-23,00734	-44,44385	0	0	0	0	ausente	13,5	1	5	0,57	0,04	0,01
29	Continente	Sec	Secreta	-23,00592	-44,44344	0	0	0	0	ausente	15,5	1	5	1,36	0,07	0,02
30	Continente	Gua	Guariba	-23,00110	-44,43733	0	0	0	0	ausente	17,5	1	5	1,35	0,00	0,07

31	Continente	PiD	Pingo D'Agua	-22,99947	-44,43260	0	0	0	0	ausente	14,5	0	0	2,22	0,46	0,91
32	Continente	PoP	Ponta do Pasto	-22,99597	-44,42817	0	0	0	0	ausente	17,0	0	0	1,22	0,18	0,15
33	Continente	PoA	Ponta do Algodao	-22,99484	-44,42966	0	0	0	0	ausente	20,0	1	5	0,82	0,03	0,03
34	Continente	PDE	Piraquara de Dentro	-22,99532	-44,44046	59	64	43	26	presente	8,5	0	0	4,21	0,44	1,64
35	Continente	PFo	Piraquara de Fora	-22,98917	-44,43868	0	0	0	0	ausente	15,0	0	0	1,12	0,19	0,14
36	Continente	PoC	Ponta do Caioba	-22,98424	-44,43726	0	0	0	0	ausente	6,0	0	0	1,91	0,63	0,50
37	Continente	SaS	Saco do Sítio	-22,97944	-44,43513	0	0	0	0	ausente	16,5	1	5	1,03	0,00	0,07
38	Continente	ICS	Iate Clube de Santos	-22,97656	-44,43228	0	0	0	0	ausente	16,0	0	2	0,66	0,41	0,06
39	Continente	Fra	Frade	-22,96796	-44,43579	0	0	0	0	presente	2,5	0	2	9,10	5,13	1,37
40	Continente	PFr	Prainha do Frade	-22,96183	-44,42827	0	0	0	0	ausente	5,5	0	1	1,17	0,00	0,08
41	Continente	PoQ	Ponta da Quitumba	-22,95865	-44,42774	0	0	0	0	ausente	2,0	0	1	1,14	0,00	0,00
42	Continente	Gra	Gratau	-22,95581	-44,42494	0	0	0	0	presente	1,0	0	1	3,32	0,00	0,00
43	Continente	Rec	Recife	-22,94992	-44,42224	0	0	0	0	presente	1,0	1	4	2,13	0,00	0,00
44	Continente	SaB	Saco do Bracuí	-22,94554	-44,41770	0	0	0	0	presente	2,0	1	4	3,30	0,02	0,65
45	Continente	PrJ	Prainha do Jorge	-22,95375	-44,41371	0	0	0	0	ausente	10,0	0	0	0,48	0,15	0,24
46	Continente	PBq	Ponta do Boqueirão	-21,95139	-44,40454	0	0	0	0	ausente	2,0	1	4	3,04	0,00	0,00
47	Continente	PBr	Prainha do Bracuí	-22,95479	-44,39971	0	0	0	0	presente	1,0	0	1	2,45	0,00	0,14
48	Continente	CBr	Bracuí	-22,95127	-44,39006	0	0	0	0	presente	1,0	0	2	2,46	0,79	0,57
49	Continente	ItB	Itinga do Bracuí	-22,95376	-44,38478	0	0	0	0	presente	2,0	0	2	8,30	1,35	0,37
50	Continente	SaD	Saco do Demo	-22,96894	-44,38564	0	0	0	0	ausente	6,0	0	0	0,59	0,02	0,10
51	Continente	PPM	Prainha da Ponta das Moças	-22,96678	-44,38028	0	0	0	0	ausente	4,0	0	0	1,01	0,19	0,38
52	Continente	SFD	Prainha do Saco Fundo de Dentro	-22,95450	-44,36250	0	0	0	0	ausente	5,0	0	0	1,36	0,07	0,34
53	Continente	PPB	Prainha da Ponta da Baleia	-22,94996	-44,35405	0	0	0	0	ausente	4,0	1	5	0,18	0,00	0,01
54	Continente	PPG	Prainha da Ponta Grande	-22,94489	-44,35008	0	0	0	0	ausente	15,0	0	0	0,18	0,03	0,01
55	Continente	PGM	Prainha da Gisele Mello	-22,94318	-44,35893	0	0	0	0	ausente	15,0	1	5	0,83	0,00	0,02
56	Continente	PPI	Prainha da Ponta da Itanema	-22,93216	-44,36154	0	0	0	0	ausente	2,0	0	1	0,52	0,02	0,00
57	Continente	Ita	Itanema	-22,92683	-44,35166	0	0	0	0	ausente	9,0	0	0	3,05	0,92	0,51
58	Continente	ICA	Iate Clube de Angra dos Reis	-22,94656	-44,33284	0	0	0	0	presente	3,0	0	0	4,35	2,25	0,46
59	Continente	PSI	Prainha do Saco de Itapirapuã	-22,95204	-44,33246	0	0	0	0	presente	8,0	1	4	0,91	0,09	0,05
60	Continente	Ang	Prainha do Condomínio Angrazul	-22,95467	-44,32843	0	0	0	0	ausente	9,0	0	0	2,57	1,06	0,37
61	Continente	HoP	Hotel da Praia	-22,95888	-44,33672	0	0	0	0	ausente	6,0	0	0	1,50	0,30	0,30
62	Continente	Pco	Prainha do Cosme	-22,96058	-44,33620	0	0	0	0	ausente	17,0	0	0	0,46	0,00	0,01
63	Continente	PCF	Prainha do Chico Flávio	-22,96045	-44,32913	0	0	0	0	ausente	8,0	0	0	0,91	0,09	0,06
64	Continente	Mol	Moleque	-22,95641	-44,31854	0	0	0	0	ausente	12,0	0	0	1,29	0,72	0,07
65	Continente	San	Santana	-22,95708	-44,31286	0	0	0	0	ausente	8,0	0	2	1,22	0,02	0,00
66	Continente	Xin	Xindão	-22,95787	-44,30788	0	0	0	0	ausente	15,0	0	2	0,47	0,08	0,00
67	Continente	PoV	Porto Velho	-22,97118	-44,31116	0	0	0	0	presente	2,0	1	4	7,51	0,00	0,20

68	Continente	EnE	Encruzo da Enseada	-22,98405	-44,31615	0	0	0	0	presente	7,0	0	2	1,48	0,89	0,12
69	Continente	PoS	Ponta do Sapê	-22,98557	-44,32939	0	0	0	0	ausente	16,5	0	0	0,48	0,01	0,17
70	Continente	Pin	Ponta do Ingá	-22,98996	-44,32764	0	0	0	0	ausente	14,5	0	0	1,31	0,62	0,06
71	Continente	Ret	Retiro	-22,99464	-44,32705	0	0	0	0	presente	8,5	0	0	5,30	1,44	0,82
72	Continente	Faz	Fazenda	-22,99578	-44,33156	0	0	0	0	presente	2,0	0	0	1,67	0,21	0,39
73	Continente	Pre	Porto Retiro	-22,99423	-44,33498	0	0	0	0	ausente	12,5	0	0	1,40	0,74	0,10
74	Continente	CaA	Casarão Abandonado	-22,99223	-44,33644	0	0	0	0	ausente	13,0	1	5	0,87	0,12	0,00
75	Continente	Pes	Pestana	-22,99099	-44,33977	0	0	0	0	ausente	17,0	0	0	1,09	0,05	0,06
76	Continente	Pri	Ponta da Ribeira	-22,99110	-44,34231	0	0	0	0	ausente	14,5	1	5	2,33	0,00	0,00
77	Continente	FrR	Freguesia da Ribeira	-22,99298	-44,34556	0	0	0	0	ausente	13,5	0	0	1,52	0,13	0,18
78	Continente	Cab	Cabrito	-22,99685	-44,35280	0	0	0	0	ausente	16,0	0	0	0,66	0,09	0,06
79	Continente	PBr	Ponta Brava	-22,00231	-44,35491	0	0	0	0	ausente	13,5	0	2	0,85	0,28	0,11
80	Continente	Tan	Tanguá	-23,00840	-44,35669	0	0	0	0	presente	5,0	0	1	3,90	0,87	0,83
81	Continente	Tag	Tanguazinho	-23,01021	-44,35969	0	0	0	0	ausente	8,0	1	6	0,81	0,06	0,00
82	Continente	Gru	Gruta	-23,01418	-44,36085	0	0	0	0	ausente	17,0	1	6	0,56	0,08	0,00
83	Continente	Bic	Bica	-23,01853	-44,36039	0	0	0	0	ausente	4,5	1	5	0,67	0,00	0,04
84	Continente	Fig	Figueira	-23,02045	-44,35755	0	0	0	0	ausente	11,5	0	2	2,39	0,58	0,27
85	Continente	Vve	Vila Velha	-23,02229	-44,35102	0	0	0	0	presente	8,5	0	2	1,59	0,48	0,09
86	Continente	Pad	Ponta do Adolfo	-23,02475	-44,34952	0	0	0	0	ausente	13,0	0	2	0,87	0,26	0,25
87	Continente	Lte	Leste	-23,02765	-44,34667	0	0	0	0	ausente	10,0	0	1	2,04	0,82	0,23
88	Continente	Gra	Grande	-23,02255	-44,34161	0	0	0	0	ausente	12,5	0	2	3,79	2,25	0,59
89	Continente	Bon	Bonfim	-23,02009	-44,33209	0	0	0	0	ausente	1,0	0	2	2,42	1,57	0,13
90	Continente	CoN	Colégio Naval	-23,01474	-44,32806	0	0	0	0	ausente	3,0	0	2	2,08	0,89	0,93
91	Continente	Ani	Anil	-23,00562	-44,31052	0	0	0	0	ausente	2,0	0	2	2,63	0,34	2,27
92	Continente	Jar	Jardim	-23,00804	-44,29728	0	0	0	0	ausente	1,0	0	2	2,30	1,25	0,86
93	Continente	Mar	Marinas	-23,01620	-44,30035	0	0	0	0	ausente	8,5	0	2	1,10	0,41	0,43

Legendas: Uso e cobertura do solo – (0) antrópico e (1) natural; Fitofisionomia – (0) ecótono-capoeirão; (1) campo agrícola; (2) ecótono-urbano; (3) restinga/mata alagadiça de planície; (4) manguezal; (5) mata de baixada com regeneração inicial e (6) mata de baixada com regeneração avançada.

A topographic map of South America, showing the continent's outline and internal terrain features like mountain ranges and rivers. The map is rendered in shades of gray and white, with the landmass appearing as a light gray relief against a darker gray background.

CAPÍTULO IV

Prevedo a adequação de habitat para a vespa escavadora *Sphex ingens* na América do Sul: subsídios para a conservação no Brasil

RESUMO

O declínio de populações e espécies de insetos têm preocupado a comunidade científica e colocado em dúvidas a eficácia das políticas e ações governamentais voltadas à conservação. Em contrapartida, identificar as áreas de distribuição potencial baseado no reconhecimento dos habitats adequados é imprescindível à gestão e conservação de espécies ameaçadas, endêmicas ou com distribuição desconhecida, especialmente em áreas sensíveis, remotas ou *hotspots*. *Sphex ingens* é uma das 147 espécies de Sphecidae com ocorrência confirmada para algumas áreas na Região Neotropical, mas não há informações que precisem quais requisitos ambientais influenciam a distribuição da espécie. Variáveis bioclimáticas e elevação foram usadas para modelar a distribuição potencial atual de *S. ingens* na América do Sul. Entre as variáveis ambientais que mais contribuíram para as previsões do modelo estão a sazonalidade da temperatura, a elevação e a precipitação. Os modelos revelaram que a espécie se distribui ao longo de uma estreita faixa litorânea do continente inferior a 800 m. No Brasil, os habitats adequados previstos para *S. ingens* compreendem uma área de 50.845,5 km² (*i.e.*, 96,4% dos habitats adequados previstos para a América do Sul). Além disso, o grau de sobreposição das áreas oficialmente protegidas sobre as áreas com maior probabilidade de presença de *S. ingens* (*i.e.*, 20,2%) é insuficiente para proteger as populações da espécie. As previsões de habitats adequados sugerem que a distribuição potencial de *S. ingens* se sobrepõe empiricamente às áreas de distribuição da esperança *Meronicidius* sp., uma das principais espécies de presas capturadas por *S. ingens*. Considerando que a ocorrência de *S. ingens* está associada a terrenos ao longo da Costa Atlântica, a sua conservação requer soluções pró-ativas para a preservação de habitats, especialmente em regiões sob forte pressão antrópica. Estudos futuros em escalas mais finas são de grande relevância para a identificação de locais de alto valor para *S. ingens* e para avaliar ameaças adicionais, incluindo aquelas que podem atuar sinergicamente com a conversão de habitat.

Palavras-chave: Ecologia de Paisagem, MaxEnt, modelo de distribuição de espécies, padrões espaciais, reservas ambientais, vespa solitária

ABSTRACT

The decline in insect populations and species has been a concern for the scientific community and has cast doubt on the effectiveness of government policies and actions aimed at conservation. By contrast, identifying areas of potential distribution based on the recognition of suitable habitats is essential for the management and conservation of threatened, endemic or unknown species, especially in sensitive, remote or hotspots. *Sphex ingens* is one of 147 species of Sphecidae with confirmed occurrence in some areas of the neotropics, but there is no information that specifies which environmental requirements influence the species' distribution. Bioclimatic variables and elevation were used to model the current potential distribution of *S. ingens* in South America. Among the environmental variables that most contributed to the model's predictions were the temperature seasonality, elevation and annual precipitation. The models revealed that the species is distributed along a narrow coastal zones of the continent with an altitude below 800 m. In Brazil, suitable habitats predicted for *S. ingens* comprise an area of 50,845.5 km² (i.e. 96.4% of the suitable habitats predicted for South America). In addition, the degree of overlap of the officially protected areas (over the areas with higher probability of presence for *S. ingens* (i.e. 20.2%) is insufficient to protect populations of the species. Predictions of suitable habitats suggest that the potential distribution of *S. ingens* in Brazil empirically overlaps the areas of distribution of katydid *Meroncidius* sp., one of the main prey species captured by *S. ingens*. Given that the occurrence of *S. ingens* is associated with lands along the Atlantic Coast, its conservation requires proactive solutions for the preservation of habitats, especially in regions under strong anthropic pressure. Future studies at finer scales will be of great relevance for the identification of high-value sites for *S. ingens* and for assessing additional threats, including those that can act synergistically with habitat conversion.

Keywords: environmental reserves, landscape ecology, MaxEnt, solitary wasp, spatial patterns, species distribution models

1. INTRODUÇÃO

Nos últimos anos, inúmeras ameaças à diversidade de insetos foram intensificadas (SAMWAYS 2007; CARDOSO *et al.* 2011; SIEBOLD *et al.* 2019). A agricultura intensiva, o uso de pesticidas e fertilizantes, urbanização, queimadas e desmatamento representam algumas das principais ameaças ao declínio dos insetos (SÁNCHEZ-BAYO & WYCKHUYS 2019, 2021). Estes declínios desafiam a conservação das espécies (SAMWAYS 2007, 2018) afetam uma ampla gama de serviços ecossistêmicos (HOCHKIRCH 2016) e podem causar sérios impactos econômicos (GALLAI *et al.* 2009).

Estimativas sobre o declínio de insetos sugerem que os Hymenoptera estejam entre os táxons mais ameaçados do planeta (GIANNINI *et al.* 2017; SIROIS-DELISLE & KERR 2018; SÁNCHEZ-BAYO & WYCKHUYS 2019, 2021). No entanto, é provável que tais projeções no declínio dos himenópteros estejam fortemente enviesadas para as abelhas, enquanto que informações sobre o declínio das formigas, parasitoides e vespas ainda permanecem praticamente desconhecidas (SÁNCHEZ-BAYO & WYCKHUYS 2019). Logo, a compreensão detalhada da distribuição espacial destes táxons, principalmente em regiões ecologicamente valiosas, atuaria como catalisador de futuras pesquisas para conservação, a fim de mitigar as taxas de declínio de espécies. Além disso, a identificação de esfeciformes (*sensu* MELO 1999) com potencial para *keystone species* representa uma alternativa técnica e financeira à conservação de insetos (e às expectativas aos programas de monitoramento da biodiversidade: MMA 2002), cujos esforços se concentram majoritariamente em abordagens com comunidades (SAMWAYS 2007, 2018).

A família Sphecidae inclui 794 espécies de vespas em todo mundo (PULAWSKI 2021), e seus membros possuem comportamento de nidificação extremamente variado (EVANS 1966). Em geral, os esfecídeos são predadores especializados na captura de diversas ordens de insetos e algumas famílias de aranhas que são aprovisionadas nos ninhos para servirem de alimento às suas larvas (AMARANTE 1999). Os esfecídeos ocorrem em todas as regiões temperadas e tropicais do mundo, mas cada gênero possui centros de diversidade e distribuição específicos (COVILLE 1987). Em *Sphex*, entre as 132 espécies conhecidas (PULAWSKI 2021), apenas um pequeno número de espécies possui ampla distribuição (BOHART & MENKE 1976).

Sphex ingens Smith 1856 é a maior espécie do gênero (BOHART & MENKE 1976), e sua ocorrência foi registrada na Argentina e no Brasil (AMARANTE 2002). A alta especialização predatória de *S. ingens* na captura de certas espécies de esperanças pseudofilíneas (SOUZA *et al.* 2018) sugere importantes restrições na distribuição da espécie. Buys (2009, 2011) sugeriu que a distribuição de *S. ingens* ocorre especialmente em áreas florestadas da Planície Costeira Atlântica próximo a costa. Entretanto, um novo registro de ocorrência para *S. ingens* em Floresta Estacional Semidecidual (SILVESTRE *et al.* 2014), a aproximadamente 1.100 km de distância do ponto mais próximo na costa sugere que o conhecimento da distribuição pode ainda estar incompleto.

Em países tropicais da América do Sul, o desmatamento (WILSON 2002; CARRASCO *et al.* 2017) e a elevação da temperatura ocasionada pelas mudanças climáticas (SÁNCHEZ-BAYO & WYCKHUYS 2019) são responsáveis por substanciais mudanças no habitat de *S. ingens*, ameaçando a conservação da espécie. Estas mudanças podem ocorrer devido ao impacto sobre sua área de vida, através da redução das áreas de forrageamento com declínio nos estoques das presas e destruição dos sítios reprodutivos estabelecidos na faixa costeira (PILIACKAS *et al.* 2007; SOUZA *et al.* 2018) por ressacas marinhas de verão. Assim, mesmo que estas áreas se tornem proibitivas às populações de *S. ingens* no futuro, especular quaisquer mudanças no padrão de distribuição geográfica da espécie é incerto, por não se conhecer os requisitos ambientais que influenciam na adequabilidade de habitat (*i.e.*, localização e extensão).

Neste estudo foi utilizado o modelo de distribuição de espécie (MDS) no algoritmo MaxEnt (PHILLIPS *et al.* 2006) devido à sua ampla aplicação na conservação e biodiversidade (PORTO *et al.* 2013; ROSS & HOWELL 2013) e relevância na previsão de habitats adequados quando a distribuição das espécies não é completamente conhecida (URBANI *et al.* 2017). Com os resultados espera-se direcionar pesquisas para localidades de provável ocorrência e ainda não pesquisadas, assim como identificar habitats prioritários à preservação. Também espera-se preencher lacunas de pesquisa que contribuam para a conservação das espécies de insetos, especialmente para vespas Sphecidae no Brasil.

Os objetivos deste estudo foram os seguintes: 1) modelar a adequação de habitat utilizando registros de ocorrência e variáveis ambientais (*i.e.*, variáveis bioclimáticas e elevação) para prever a distribuição de *S. ingens* na América do Sul; e 2) avaliar o grau de sobreposição das reservas ambientais brasileiras sobre as áreas de provável presença de *S.*

ingens, como parte dos esforços necessários para a conservação da espécie e dos habitats que abrigam e sustentam suas populações.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Ocorrências e ajustes na qualidade dos dados

As pesquisas foram conduzidas junto ao *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF) e o Sistema de Informação Distribuído para Coleções Biológicas (speciesLink) (Apêndice Suplementar 5.1) para buscar registros de ocorrência de *S. ingens* (Figura 5.1).

Revisões adicionais na literatura foram realizadas em bases de dados indexadas (*e.g.*, *Scopus*, *Web of Science* e *SciELO*) e obras especializadas para Sphecidae. O acesso aos bancos de dados indexados foi limitado até janeiro de 2020. Além disso, coleções entomológicas também foram consultadas complementarmente (Apêndice Suplementar 5.1). Os registros de ocorrências ainda não publicados foram verificados, armazenados e incluídos no conjunto de dados.



Figura 5.1. Acasalamento da vespa escavadora *S. ingens* durante o carregamento da presa no chão do sítio de nidificação.

Informações de coleta, como localidade e coordenadas geográficas das amostras foram extraídas. Ocorrências de indivíduos depositados sem informações georreferenciada, mas com descrição de localidade de coleta (preferencialmente em bairros ou cidades) foram georreferenciados através do Google Earth Pro.

Por outro lado, registros históricos ou indivíduos depositados sem identificação de localidade ou descrição genérica de ocorrência para um estado, província e país foram excluídos das análises. Além disso, os registros históricos anteriores à 1950 também foram excluídos das análises, como forma de ajustar o recorte espaço-temporal de distribuição da espécie e reduzir os vieses da mudança na paisagem.

Excetuando, a manutenção de ocorrências extraordinárias, foi excluído do modelo ocorrências próximas para reduzir o viés ocasionado por agregação espacial (*i.e.*, ponto de dados: 0,5° de latitude e 0,5° de longitude) de acordo com Fourcade *et al.* (2014).

Assim, um total de 53 registros de ocorrência foram obtidos, com 5,6% dos dados confirmados para a Argentina e 88,6% para o Brasil. Três registros não informaram o país de coleta (Apêndice Suplementar 5.1). Após a remoção de duplicatas e pseudoregistros (*i.e.*, espécimes registrados e depositados em coleções sem dados de coleta), apenas 26 registros de ocorrência foram selecionados (Figura 5.2).

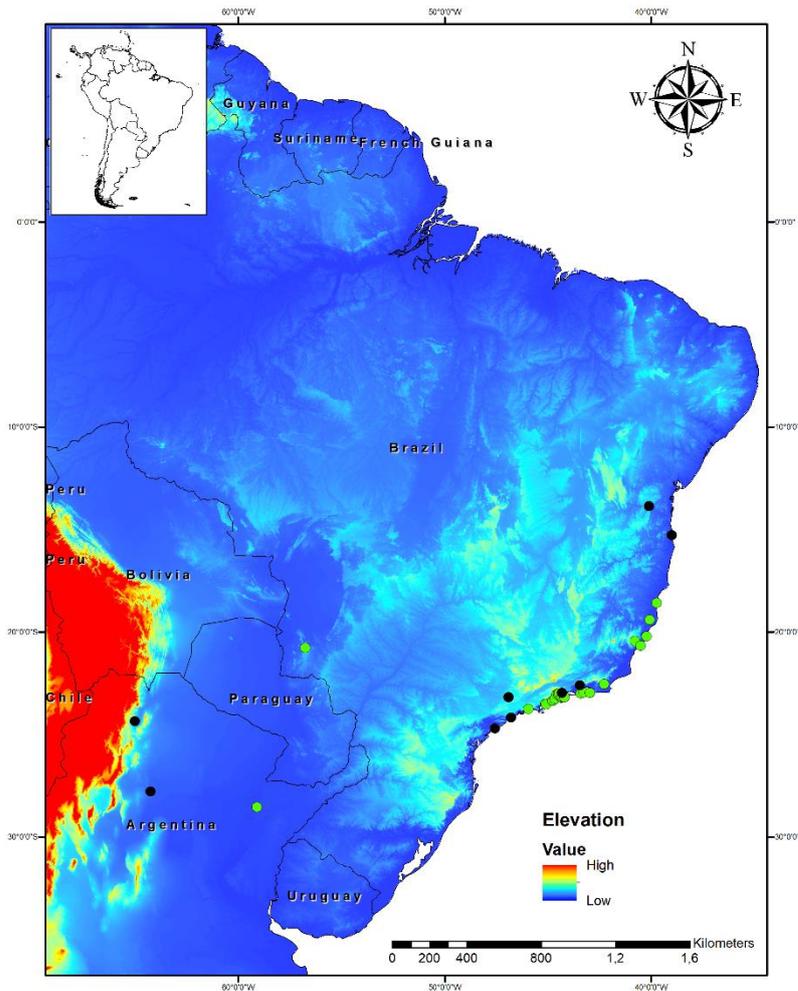


Figura 5.2. Registros de ocorrência de *S. ingens* entre países da América do Sul. Legendas: registros correntes (pontos verdes); registros históricos (pontos pretos).

2.2 Seleção das variáveis ambientais

Variáveis bioclimáticas e de elevação com resolução espacial de 30 arc-segundos (~1 km²) foram extraídas da base de dados do WorldClim 2.1 (FICK & HIJMANS 2017). Todas as variáveis ambientais foram submetidas às análises de multicolinearidade (GRAHAM 2003), sendo removidas as variáveis altamente correlacionadas ($r > 0,75$) e selecionadas apenas aquelas com maior potencial de relevância biológica para a espécie (Tabela 5.1).

Vale ressaltar que, ao contrário das variáveis bioclimáticas predictoras, a elevação é um parâmetro menos sujeito a variação por mudanças climáticas. Além disso, a elevação é um filtro ambiental capaz de influenciar a distribuição de uma espécie em mesoescala (*i.e.*, um raio de

10 a 2.000 km: PEARSON & DAWSON 2003), como comprovado para outros insetos (BOSSO *et al.* 2013; STEPHENSON *et al.* 2017).

Tabela 5.1. Variáveis ambientais extraídas do *Historical climate data* do WorldClim.

Variáveis	Descrição
bio_1	temperatura média anual
bio_2	faixa média diurna [média mensal (max temp - min temp)]
bio_3	isotermalidade [(faixa média diurna / faixa de temperatura anual) * 100]
bio_4	sazonalidade da temperatura (desvio padrão * 100)
bio_12	precipitação anual
bio_15	sazonalidade de precipitação (coeficiente de variação da precipitação anual)
elev	elevação (<i>Shuttle Radar Topography Mission</i> – SRTM)

2.3 Construção dos modelos

As ocorrências válidas foram incorporadas em algoritmo MaxEnt versão 3.4.1 (PHILLIPS *et al.* 2020) devido à alta performance em situações de poucos registros de ocorrência (HEIKKINEN *et al.* 2006; HERNANDEZ *et al.* 2006) e pelo amplo uso na modelagem de distribuição de espécies (ELITH *et al.* 2006, 2011).

Os dados de saída foram interpretados como indicação de adequação de habitat para a espécie-alvo (*i.e.*, variando de 0 a 1: VELOZ 2009), sendo o desempenho do modelo avaliado pela divisão independente dos dados em treino e teste (*i.e.*, subconjunto aleatório de 70,0% dos dados para calibrar todos os modelos e os 30,0% restantes para avaliação) combinado à validação cruzada de 10 vezes (MEROW *et al.* 2013).

Os resultados do modelo foram analisados por curvas características de operação (ROC) através da taxa de verdadeiros/positivos (ausência de erro de omissão) *versus* a especificidade da taxa de falsos/positivos (erro de sobreprevisão) para determinar a área sob a curva (AUC) produzidos pelas réplicas (FIELDING & BELL 1997). Valores de AUC > 0,70 fornecem uma quantidade de informações de discriminação úteis (ELITH *et al.* 2006).

De maneira complementar, a TSS (*True Skill Statistic*) foi calculada como medida de desempenho da modelagem. A TSS é o limiar que maximiza a soma da sensibilidade e da especificidade. Sensibilidade e especificidade são medidas estatísticas da realização de um teste de classificação binária (ALLOUCHE *et al.* 2006). Em geral, a TSS é uma medida confiável de grande capacidade preditiva, pois não depende do tamanho do conjunto de dados para validação. Assim, valores de TSS > 0,40 indicam que os modelos apresentam desempenho

melhor que as previsões aleatórias (SIROIS-DELISLE & KERR 2018). Além disso, o conhecimento biológico da espécie também foi utilizado para auxiliar na validação.

O método Jackknife em MaxEnt foi adotado para avaliar a importância relativa de cada uma das variáveis ambientais preditoras (PHILLIPS *et al.* 2006).

2.4 Pós-processamento: probabilidade de presença e áreas prioritárias para conservação

Após a construção dos mapas de aptidão contínua em MaxEnt, estes foram convertidos em mapas binários. Foi adotada a técnica de limiar de corte (*threshold* 10%) para identificar as áreas com menor ou maior probabilidade de presença de *S. ingens*, ou seja, identificação de *patches* (ver LIU *et al.* 2005). O *threshold* 10% é um limite de corte intermediário por não gerar resultados demasiadamente restritivos ou mais abrangentes e pouco específicos. Este critério foi adotado por não se conhecer o *status* de conservação da espécie.

Para avaliar o grau de proteção concedido a *S. ingens* pelo Sistema Nacional de Unidades de Conservação da Natureza (SNUC) foi sobreposto às áreas das reservas ambientais nos mapas de probabilidade de presença para calcular o percentual da área de probabilidade de presença que está sob proteção. As áreas protegidas fora das zonas de probabilidade de presença foram incluídas apenas para fins de cálculo de área. Os *shapefiles* das áreas protegidas foram obtidos junto à base de dados do MMA (2020), enquanto que informações adicionais foram extraídas do Cadastro Nacional de Unidades de Conservação (CNUC 2020).

3. RESULTADOS

3.1 Desempenho do modelo e contribuição das variáveis ambientais preditoras

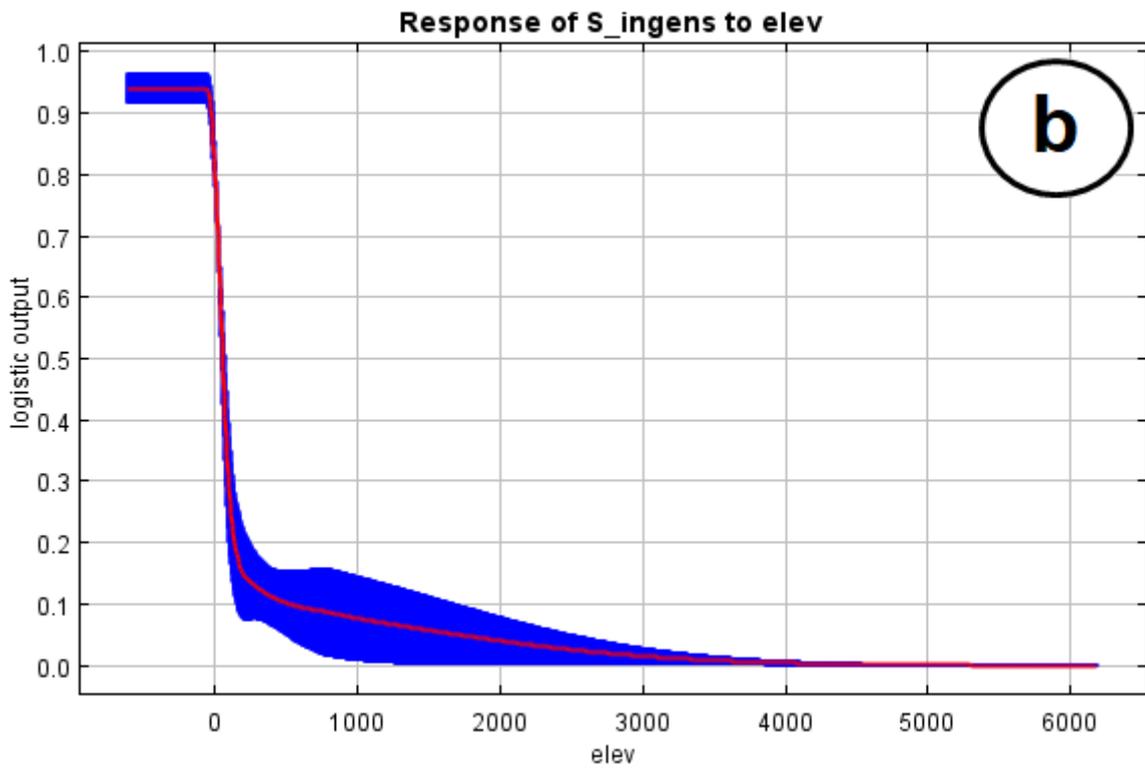
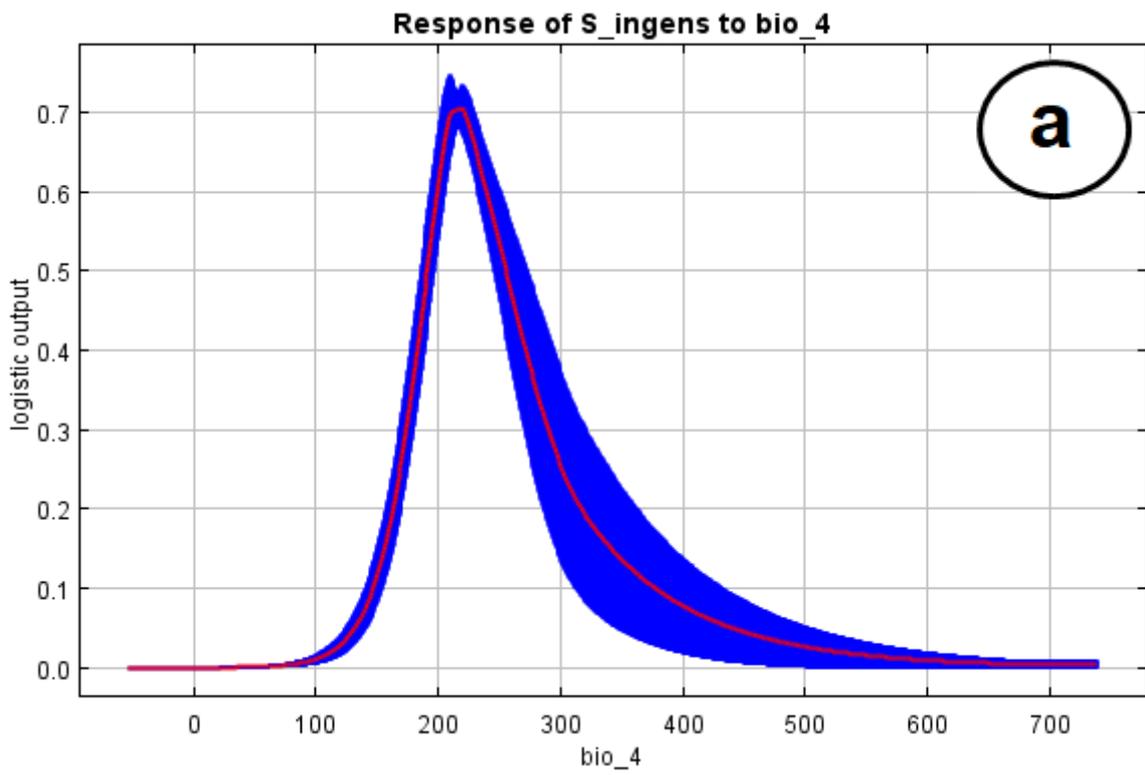
O modelo apresentou AUC_x treinamento de $0,9979 \pm 0,0008$ (0,9967 a 0,9989) e AUC_x teste de $0,9901 \pm 0,0186$ (0,9353 a 0,9986), sendo estes valores altamente significativos ($p^{<0,05} = 0,0000$) nos testes binomiais de omissão. Além disso, os desvios padrões encontrados da AUC demonstraram que não houve ajuste excessivo nos dados de presença. A TSS calculada para validação externa do modelo foi 0,58.

As variáveis ambientais com maior contribuição à performance do modelo (*i.e.*, 76,6%) foram a sazonalidade da temperatura, elevação e precipitação anual (Tabela 5.2). De acordo com o Teste de Jackknife, a precipitação anual não obteve quase nenhum ganho isoladamente, de modo que a variável não foi útil para estimar a distribuição de *S. ingens*. Por outro lado, a sazonalidade da temperatura apresentou maior ganho quando isolada e, portanto, demonstrou possuir informações úteis por si só. Além disso, a variável foi mais eficaz em prever a distribuição dos dados de ocorrência da espécie (AUC = 0,9516) entre os dados reservados para teste. A elevação foi a variável ambiental que mais diminuiu o ganho quando omitida, logo demonstrou ter mais informações que não estão presentes nas outras variáveis.

Tabela 5.2. Percentual de contribuição de cada variável ambiental para o modelo (média de 10 réplicas).

Variável ambiental	Código	%
Sazonalidade da temperatura	bio_4	41,6
Elevação	elev	25,3
Precipitação anual	bio_12	10,6
Faixa média diurna	bio_2	8,7
Sazonalidade da precipitação	bio_15	6,3
Temperatura média anual	bio_1	5,5
Isotermalidade	bio_3	1,6

O valor de sazonalidade da temperatura (bio_4) com alta probabilidade de presença na distribuição de *S. ingens* (50,0%) variou de 19,1 a 26,4 °C (Figura 5.3a). Em termos de elevação (elev), quando a probabilidade de presença na distribuição da espécie foi superior a 50,0% registrou-se aumento contínuo no coeficiente de variação à medida que a elevação decresceu ao nível do mar (Figura 5.3b). Já os valores de precipitação anual (bio_12) com probabilidades de presença acima de 50,0% estiveram na faixa de 1.050 a 2.100 mm (Figura 5.3c).



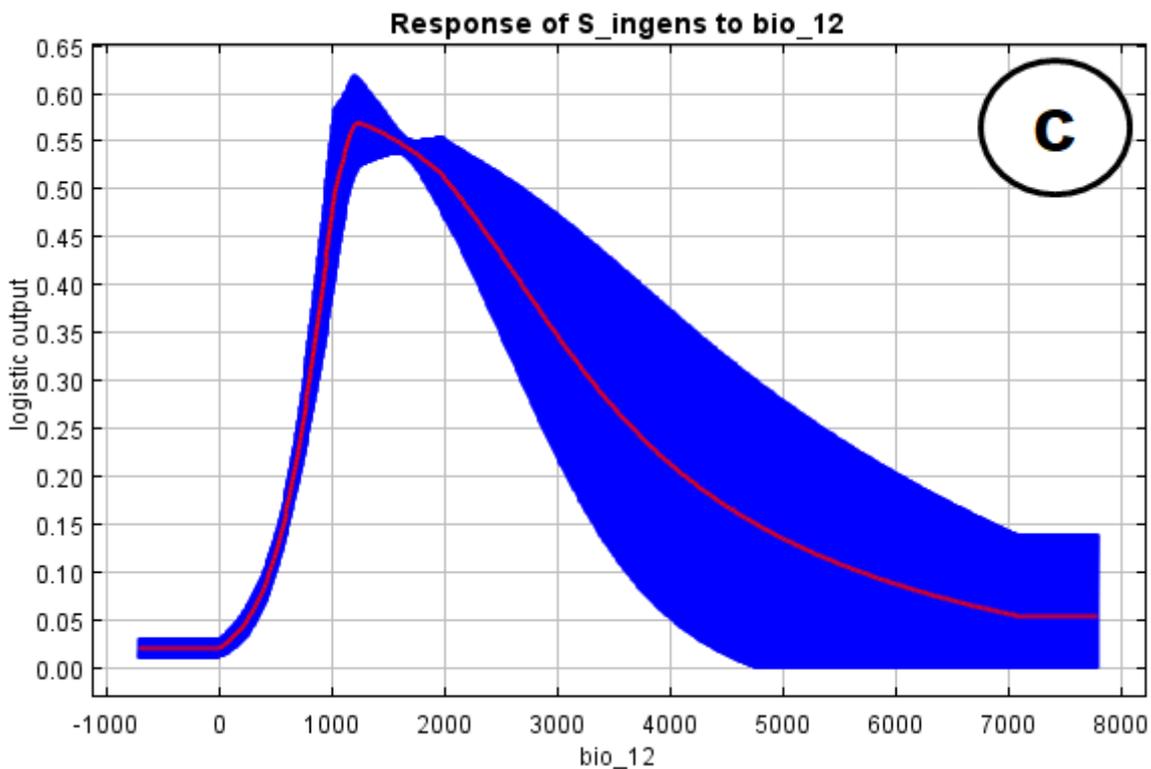


Figura 5.3. Curvas de resposta média (*logistic output probability of presence vs. variable*) dos dez modelos replicados (linha vermelha). Média \pm desvio padrão (azul). Legendas: (a) sazonalidade da temperatura; (b) elevação e (c) precipitação anual.

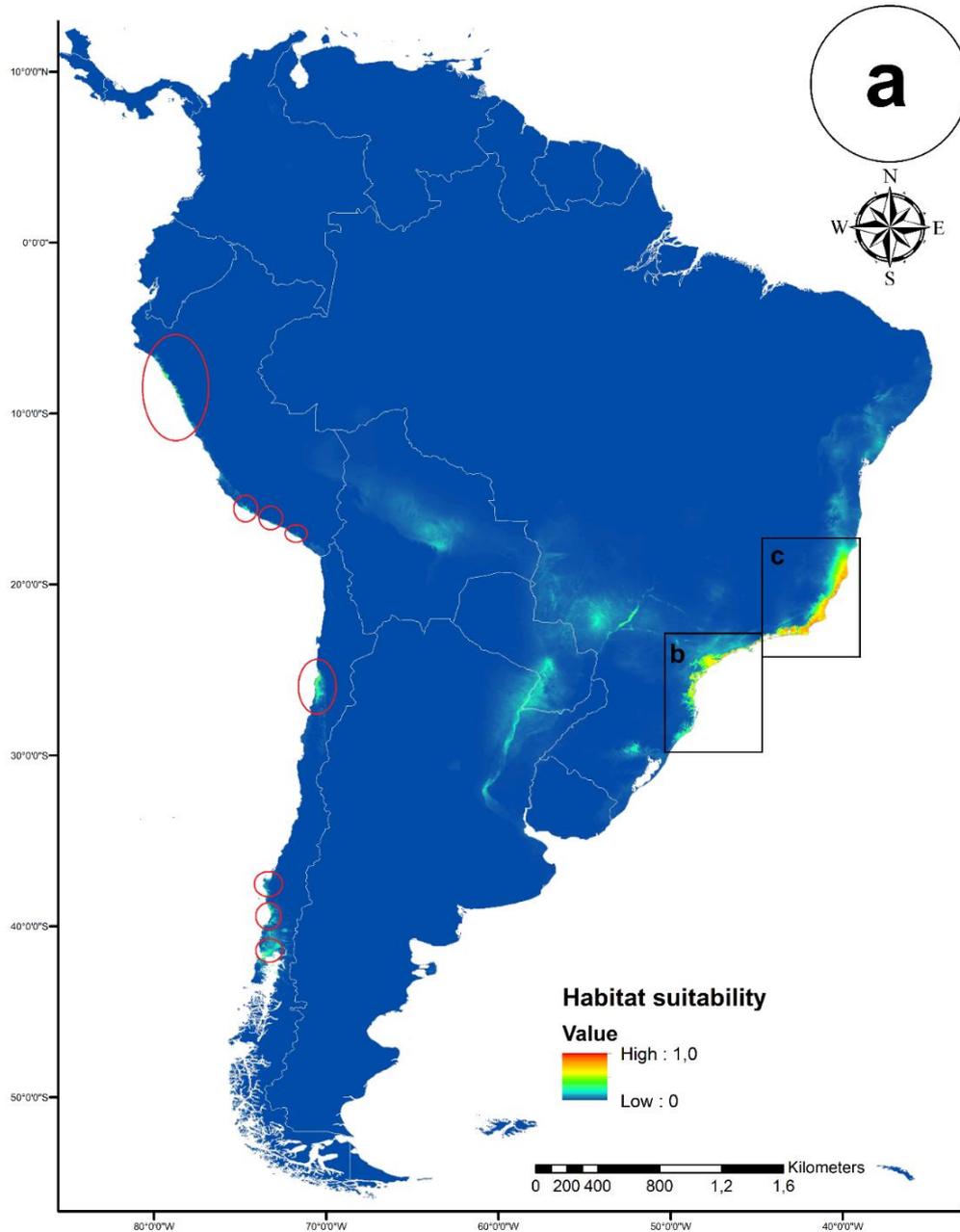
3.2 Avaliação da distribuição de *S. ingens*

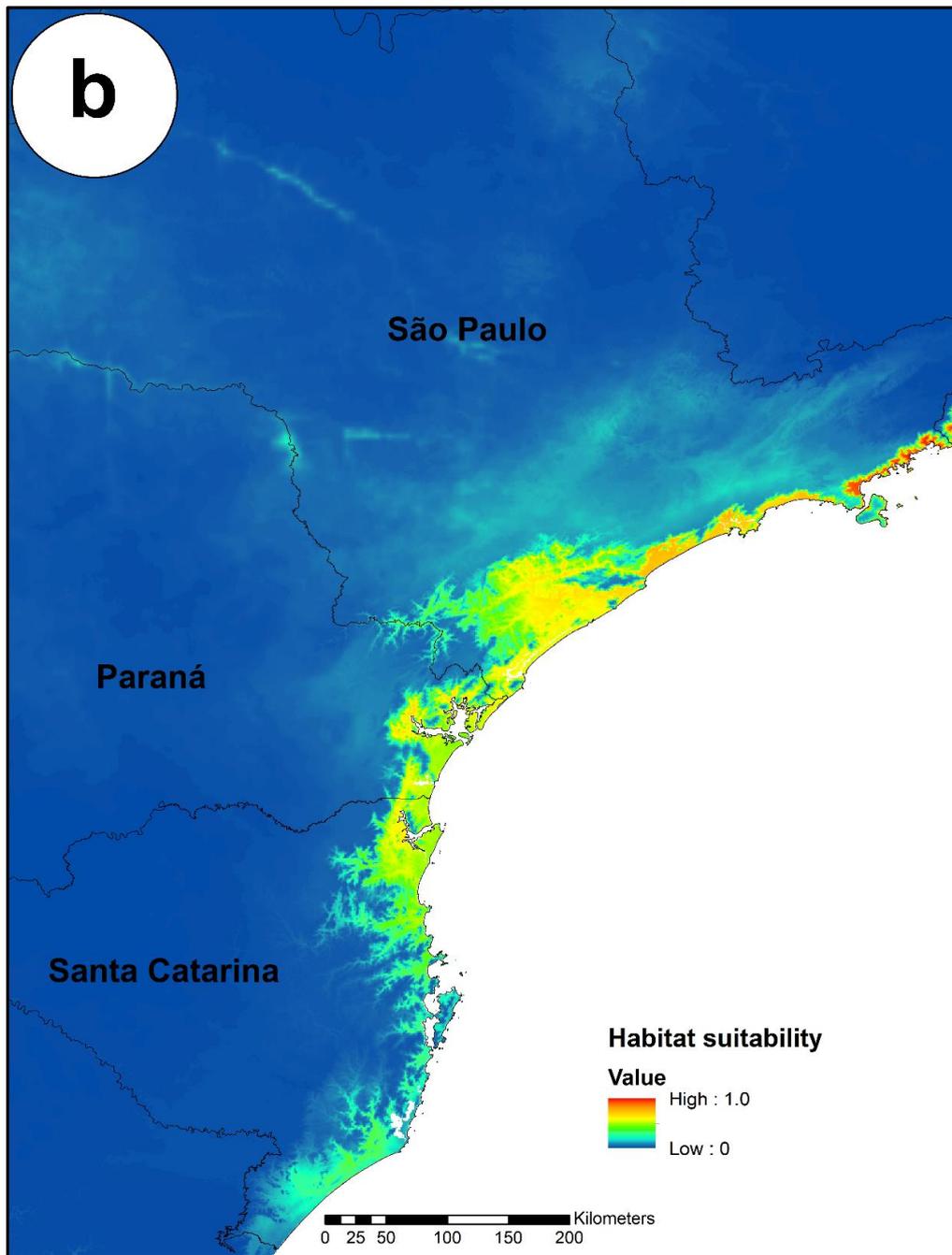
Na América do Sul, áreas com elevados valores de adequabilidade de habitats para *S. ingens* ($> 0,70$) foram previstas para formações litorâneas (*i.e.*, compreendendo área de $52,729,8 \text{ km}^2 = 0,2\%$ da área do continente), principalmente a leste no Brasil, e a oeste no Chile e Peru. Áreas com valores reduzidos de adequabilidade de habitat foram previstos para a Bolívia, Paraguai e Argentina (Figura 5.4a).

Habitats adequados no Chile e no Peru foram previstos por pequenas manchas disjuntas a norte e a sul de ambos os países, em geral distantes entre si a $92,1 \pm 266,5 \text{ km}$ (0,9 a 1.310,1 km) (Figura 5.4a). Além disso, manchas isoladas de habitats adequados em áreas no interior do continente foram previstas apenas ao sul do Chile, distante aproximadamente a 34,0 km do litoral.

No Brasil, habitats adequados previstos para *S. ingens* se estendem por 1.531,9 km compreendendo área de $50.845,5 \text{ km}^2$ (*i.e.*, 96,4% dos habitats adequados previstos para a América do Sul). Excetuando pequenas manchas isoladas ao sul do estado de Santa Catarina,

habitats adequados foram previstos quase ininterruptamente a partir do norte de Santa Catarina ao extremo sul da Bahia (Figura 5.4b e 5.4c), incluindo algumas ilhas costeiras. No entanto, 69,8% dos habitats adequados previstos no Brasil foram identificados para os estados do Rio de Janeiro e Espírito Santo (*i.e.*, 35.532,8 km²). Os estados do Mato Grosso do Sul, Rio Grande do Sul, Sergipe, Alagoas e Pernambuco tiveram baixa adequabilidade de habitat.





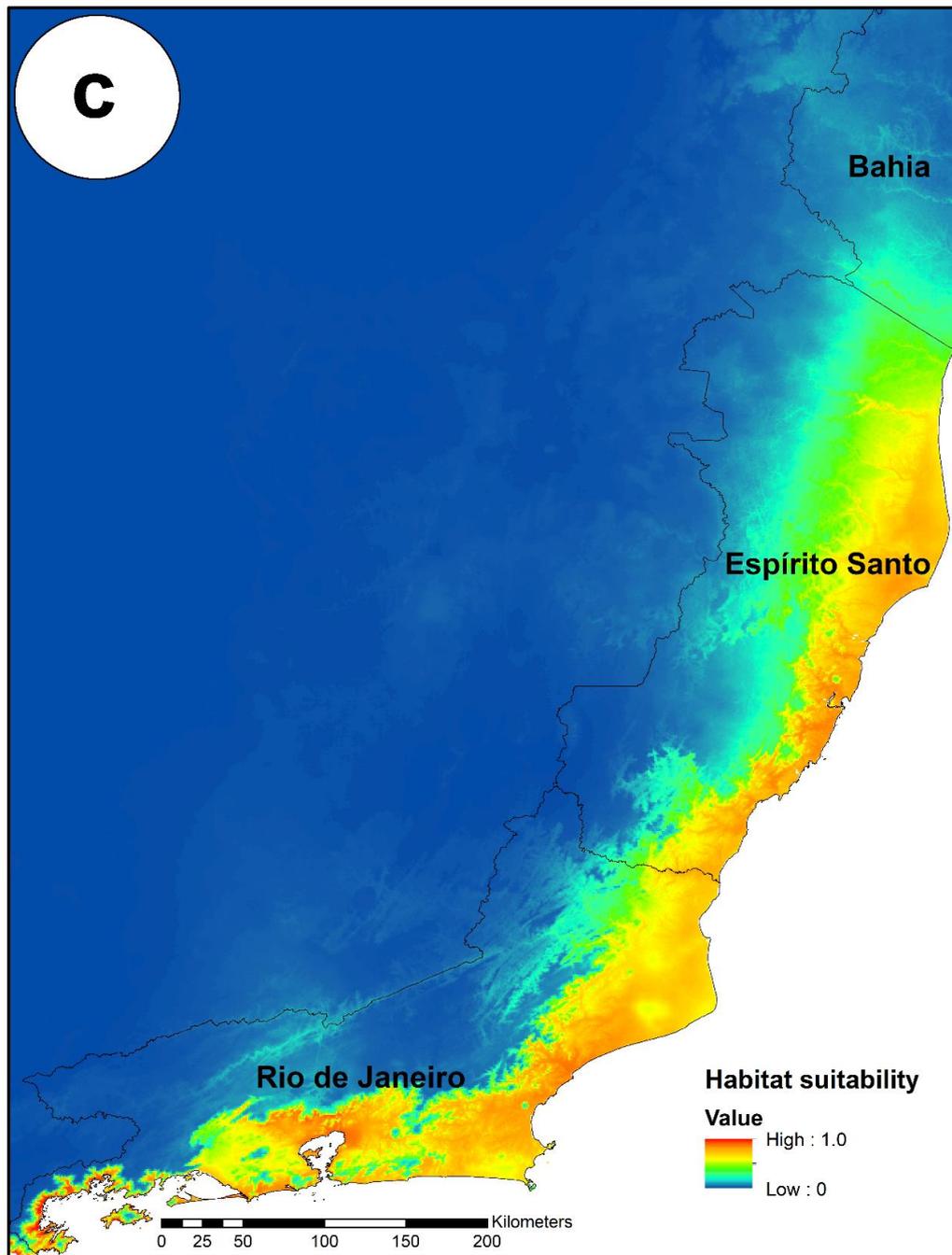


Figura 5.4. Distribuição potencial de *S. ingens* na América do Sul. Legendas: (a) ocorrência de manchas reduzidas e isoladas de habitat adequado no Chile e Peru (Elipses vermelhas), e identificação de corredor de habitat adequado no Brasil (Polígonos pretos); (b) ocorrência de habitats adequados nos Estados de Santa Catarina, Paraná e São Paulo; (c) ocorrência de habitats adequados nos Estados do Rio de Janeiro, Espírito Santo e Bahia.

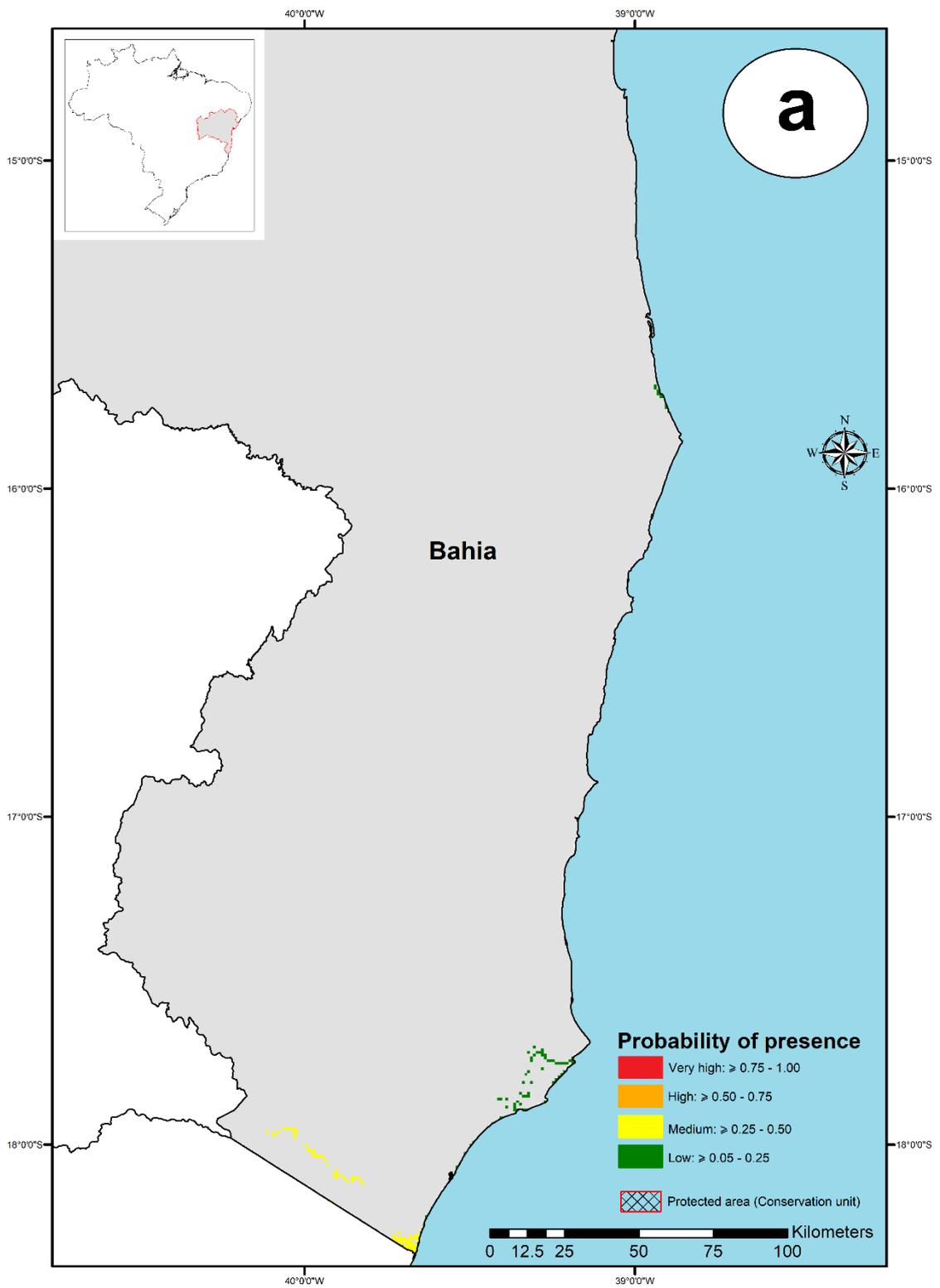
3.3 Avaliação das áreas prioritárias para conservação de *S. ingens* no Brasil

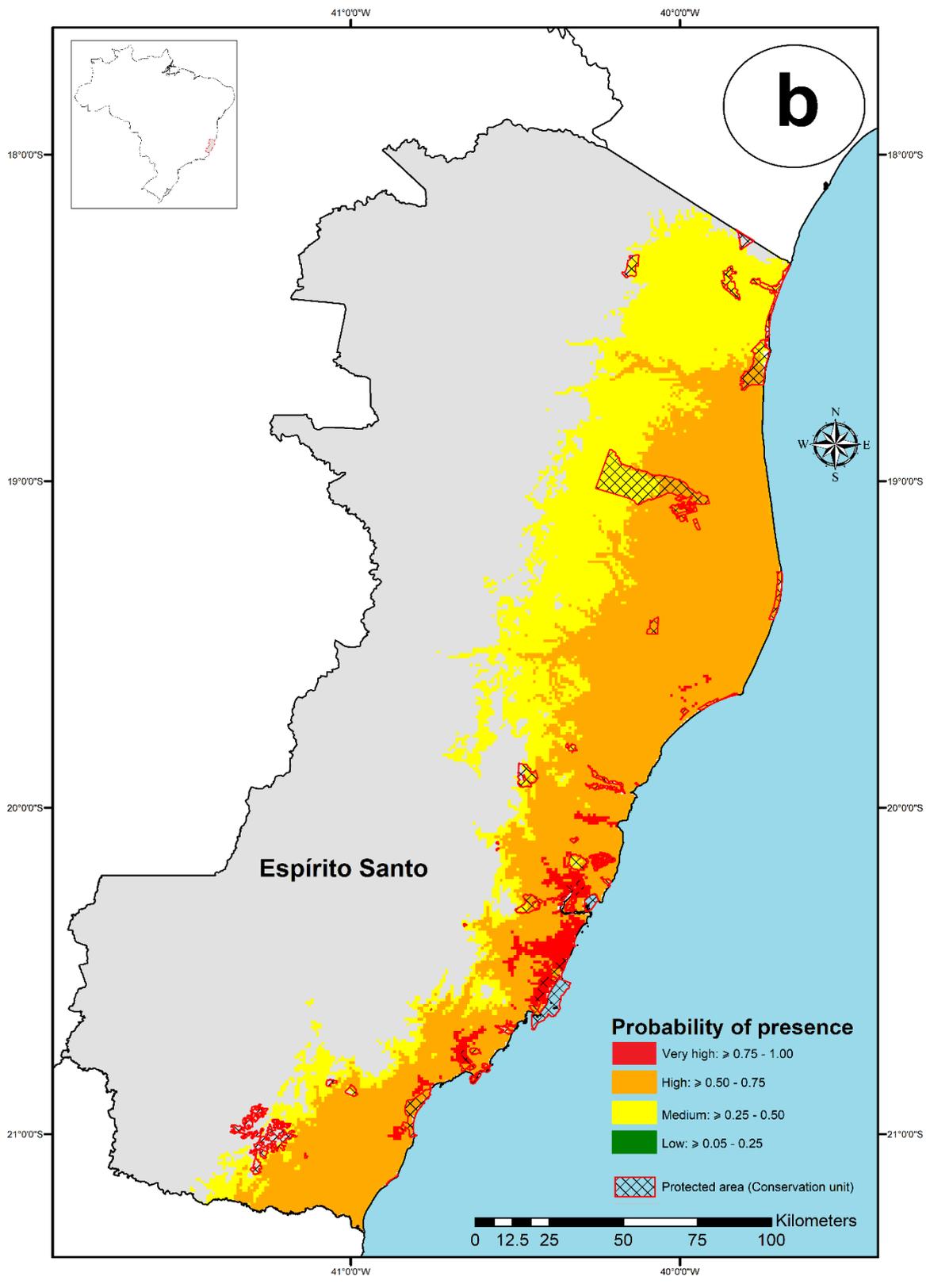
O modelo identificou através do mapa binário (*threshold* 10%) a ocorrência de 363 *patches* com diferentes *scores* de probabilidades de presença para *S. ingens* entre os estados de Santa Catarina, Paraná, São Paulo, Rio de Janeiro, Espírito Santo e Bahia (*i.e.*, sob domínio da Floresta de Mata Atlântica).

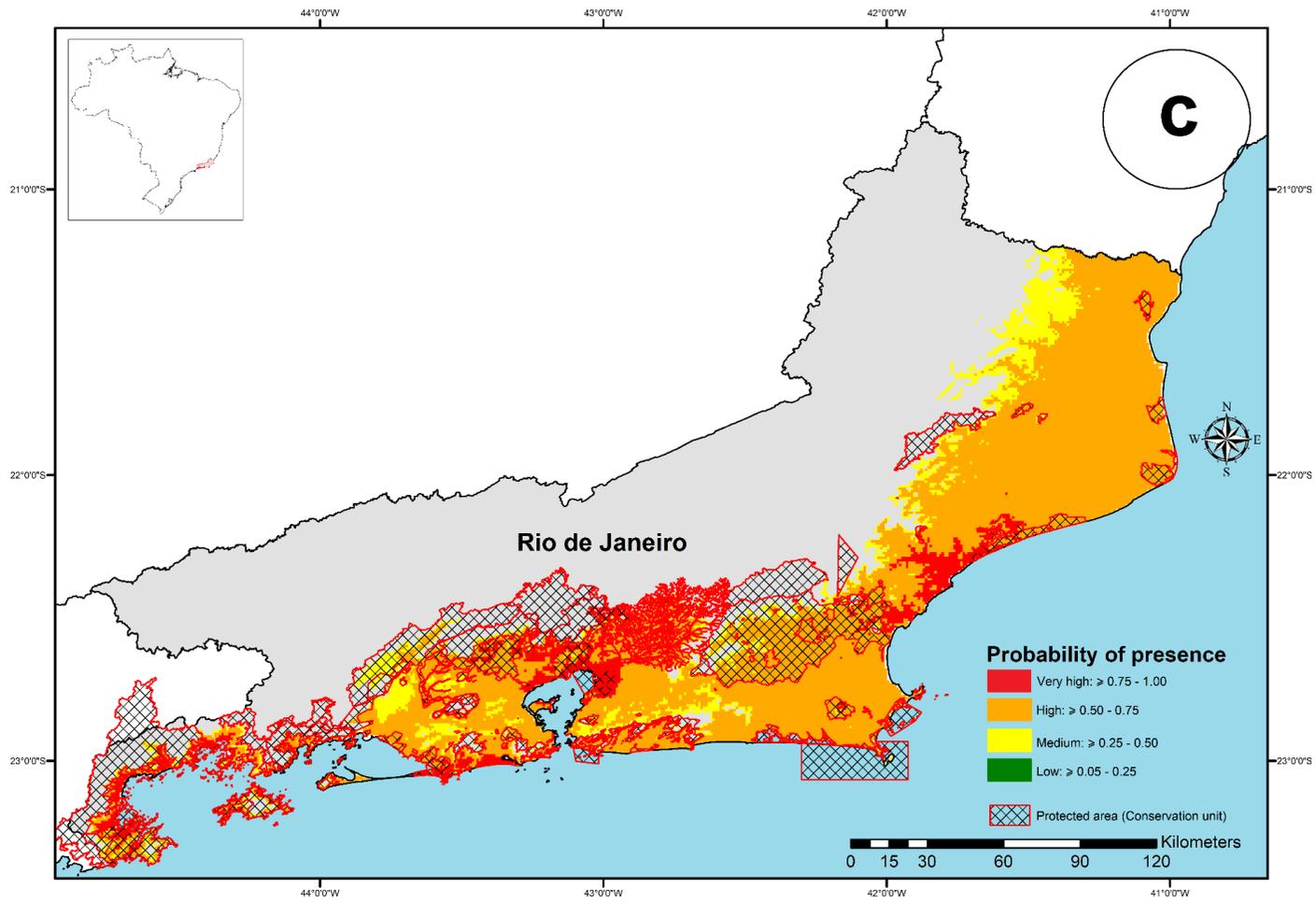
Entre os estados com alta probabilidade de presença, São Paulo e Rio de Janeiro se destacaram por apresentarem as maiores áreas sob proteção, 4.230,7 e 4.036,7 km² respectivamente. Habitats adequados para *S. ingens* na Bahia não apresentaram sobreposição com as áreas protegidas. Por outro lado, Paraná e São Paulo apresentaram as maiores proporções de área com probabilidade de presença sob proteção (Tabela 5.3, Figura 5.5a a 5.5f). O modelo sugeriu que São Paulo, Rio de Janeiro e Espírito Santo possuem áreas classificadas como muito alta probabilidade de presença para a espécie ($\geq 0,75$) (Figura 5.5c a 5.5e).

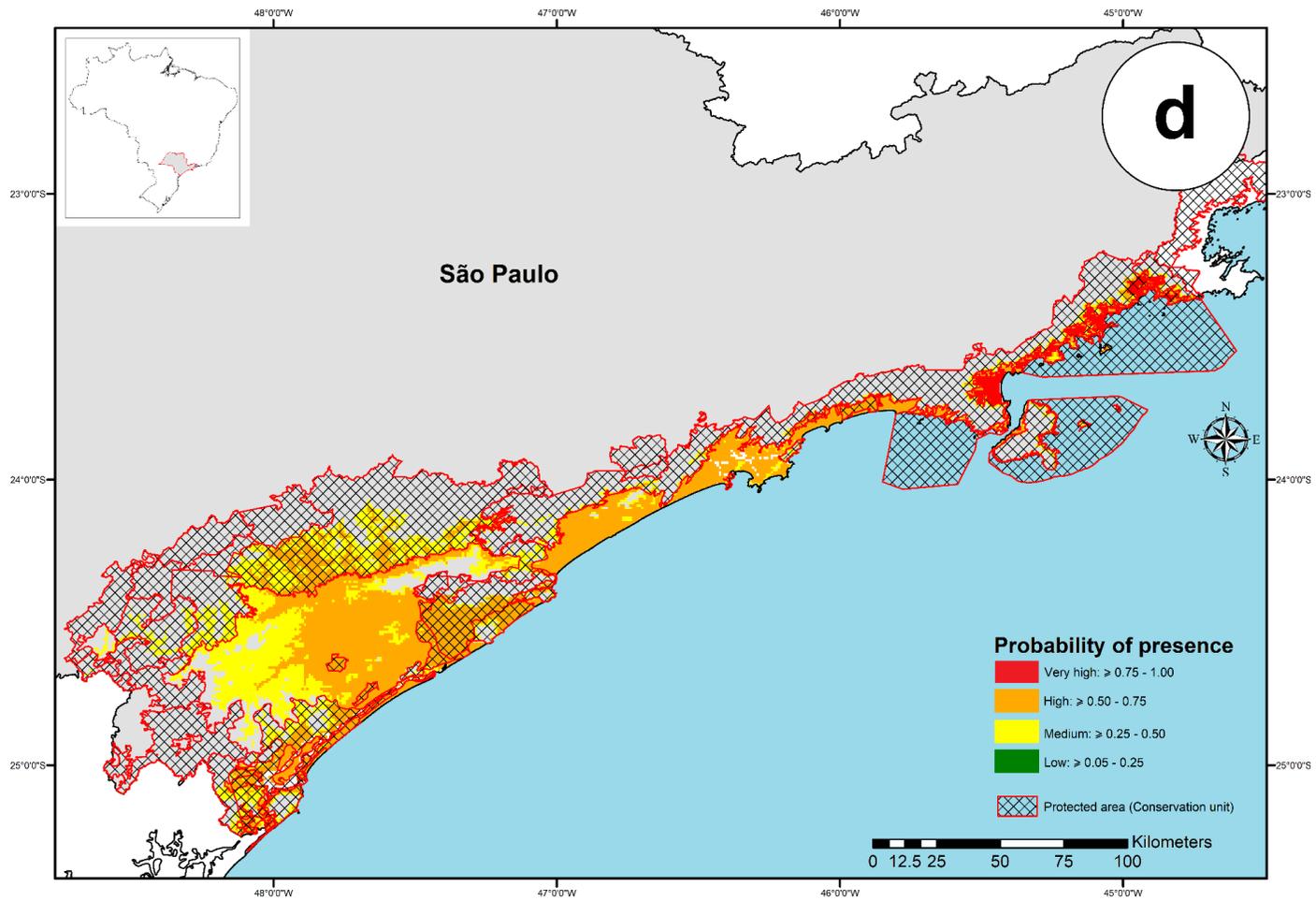
Tabela 5.3. Áreas protegidas (unidades de conservação) e os territórios com probabilidade de presença de *S. ingens*.

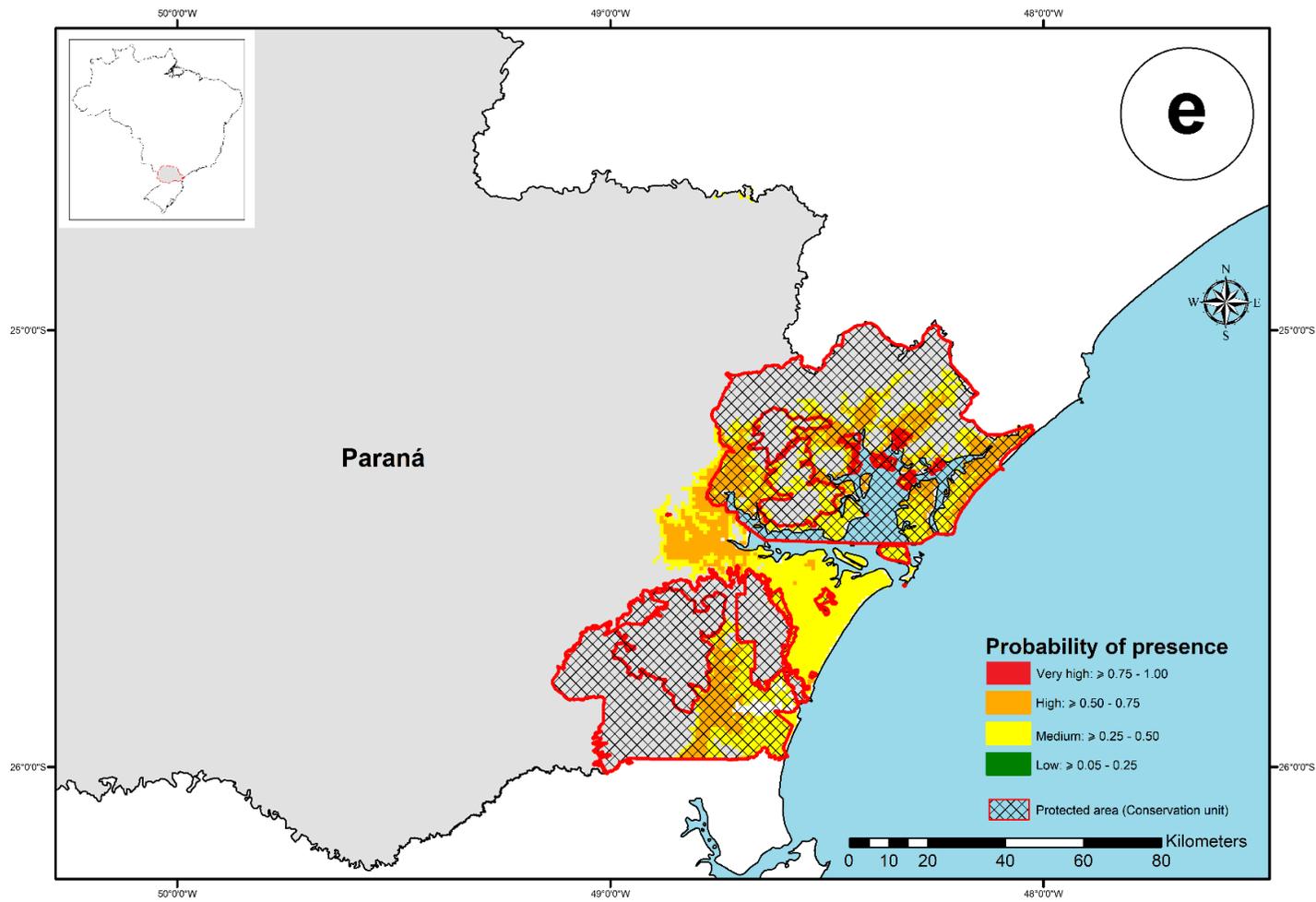
Território		Áreas protegidas			Território com probabilidade de presença		
Estado	Área (km ²)	n	Área (km ²)	%	Área total (km ²)	Área sob proteção	
						km ²	%
Bahia	563.823,0	159	80.718,1	14,3	58,2	0,0	0,0
Espírito Santo	46.063,3	110	2.874,4	6,2	17.498,7	800,4	4,6
Rio de Janeiro	43.737,5	247	10.777,5	24,6	18.034,1	4.036,7	22,4
São Paulo	248.208,0	186	54.370,9	21,9	9.374,3	4.230,7	45,1
Paraná	198.721,0	61	18.080,3	9,1	2.601,3	1.693,4	65,1
Santa Catarina	95.174,1	110	5.263,5	5,5	3.057,4	118,4	3,9











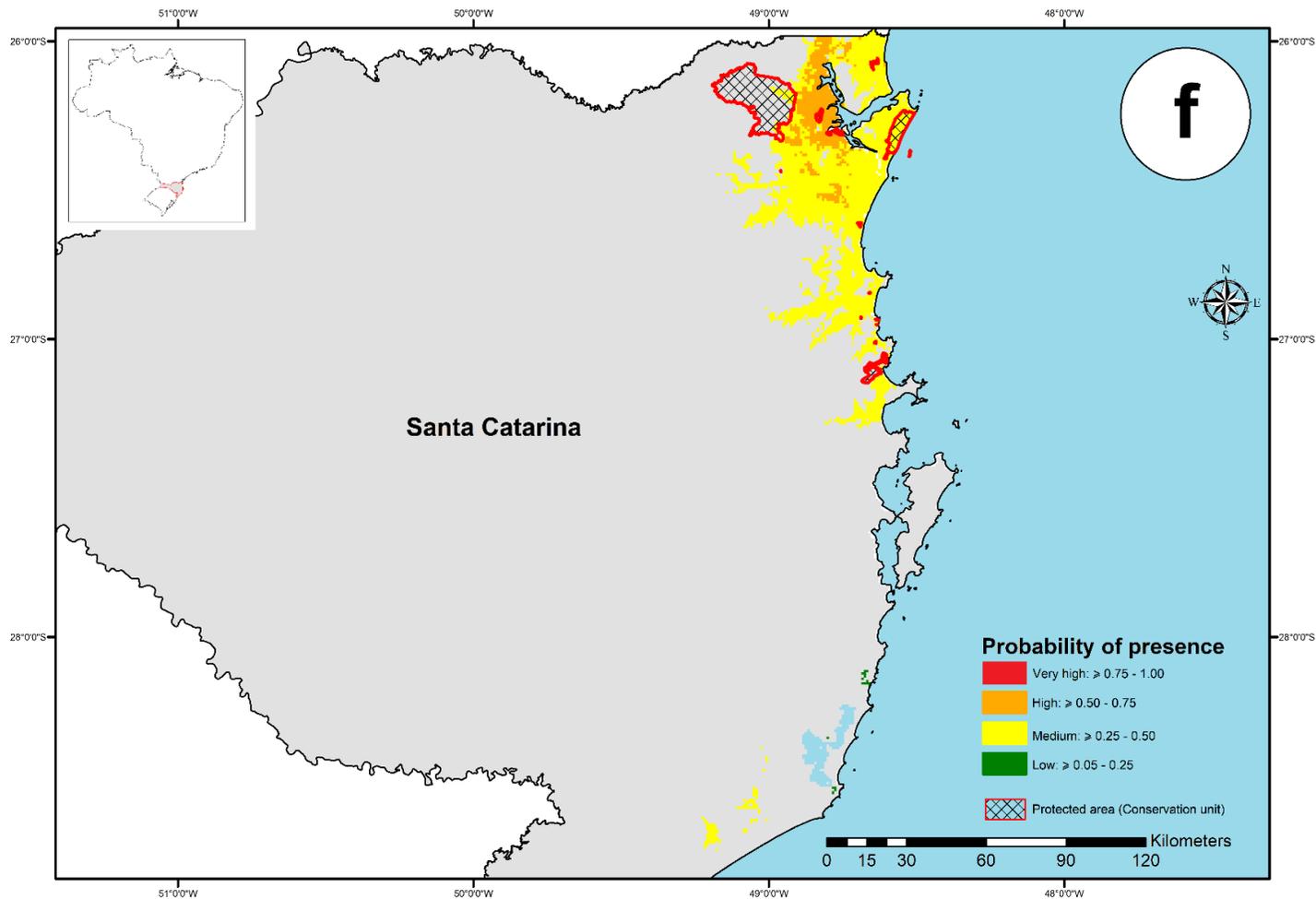


Figura 1.5. Predição das áreas com probabilidade de presença e sobreposição com as áreas protegidas (unidades de conservação) entre os estados brasileiros: Bahia (a), Espírito Santo (b), Rio de Janeiro (c), São Paulo (d), Paraná (e) e Santa Catarina (f). Legendas: Limites das áreas protegidas (polígonos hachurados).

4. DISCUSSÃO

4.1 Distribuição geográfica potencial de *S. ingens* na América do Sul

O modelo foi consistente e apresentou elevada performance entre réplicas (PHILLIPS *et al.* 2006), sendo sua capacidade preditiva 33,0% maior ($AUC^{>0,70} = 0,99$) do que o limite mínimo aceitável para avaliar o nível de precisão (FIELDING & BELL 1997; ELITH *et al.* 2006), enquanto que o valor obtido para a TSS foi 45,0% maior do que o limite mínimo estabelecido (ALLOUCHE *et al.* 2016).

As variáveis ambientais predictoras explicaram o padrão não aleatório de distribuição geográfica para *S. ingens*, além de sugerir um padrão de distribuição restrito e relativamente disjunto quanto às escalas espaciais (*i.e.*, macro e mesoescala: PEARSON & DAWSON 2003). Assim, habitats com alta adequabilidade foram majoritariamente previstos em zonas de clima litorâneo nas baixas altitudes da América do Sul, limitados a latitudes com maior estabilidade térmica e regularidade de precipitação (*e.g.*, 10° a 45°S), condições típicas ocasionadas pela maritimidade.

Biologicamente, a contribuição das variáveis do modelo sugere que *S. ingens* possui um certo grau de termofilia quanto aos aspectos ecológicos e de ocorrência (*i.e.*, aceleração no desenvolvimento larval, atividade de nidificação, forrageamento, etc), já demonstrado para outros himenópteros neotropicais (BESTELMEYER 2008, JACQUES *et al.* 2018). Além disso, apesar do cenário robusto modelado para *S. ingens*, a ausência de variáveis predictoras de “nicho realizado” (*e.g.*, interações bióticas, etc.) dificultam uma representação mais realista da distribuição da espécie.

A previsão de habitats adequados para o Chile e Peru, países sem registros de ocorrência, foram considerados ganhos virtuais, e até o momento indicam apenas extensões potenciais teóricas de habitats modelados para *S. ingens*, uma vez que são inacessíveis à dispersão ou possivelmente não ocupados pela espécie devido à ausência de interações importantes. No entanto, vale ressaltar que as previsões geradas pelo modelo para ambos países sobrepõem às áreas de ocorrência de outros esfecídeos com distribuição restrita ou endêmicos, como *S. brasiliensis*, *S. latreillei* e *S. peruanus* (AMARANTE 2002). Por outro lado, o modelo não previu a existência de habitats altamente adequados na Argentina, mesmo quando incluído registros de ocorrência da espécie para o país. Assim, previsões de baixa adequabilidade ou

perda de habitat devem ser consideradas muito próximas a um “fenômeno real” à medida que as condições climáticas e ecológicas são incompatíveis, e a espécie não demonstra resiliência para sustentar populações viáveis (URBANI *et al.* 2017).

No Brasil, as previsões geradas ratificaram a distribuição de *S. ingens* (*i.e.*, habitat de alta adequabilidade e probabilidade elevada de presença) entre os estados do Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo e Bahia (PILIACKAS *et al.* 2007; BUYS 2009, 2011; BUYS & RODRIGUES 2014; SOUZA *et al.* 2016), principalmente ao longo das faixas com cobertura de Mata Atlântica de Baixada Costeira. Manchas isoladas de habitats adequados previstas no extremo sul da Bahia (município de Mucuri) sugerem que a região representa o limite norte de distribuição da espécie, embora ocorrências históricas de espécimes depositados em coleções tenham sido registradas para os municípios de Jequié e Una (*i.e.*, > 400 km de distância ao norte). Vale ressaltar que, os habitats adequados previstos para os referidos estados, de maneira empírica se sobrepõem integralmente as áreas de distribuição das esperanças *Meroncidius* spp. (*pers. inf.* J. M. S. Ferreira), uma das principais espécies de presas capturadas por *S. ingens* (SOUZA *et al.* 2018), e potencial praga de algumas culturas no Brasil (FERREIRA & LINS 2006; ZANUNCIO-JUNIOR *et al.* 2017).

Apesar da ausência de registros, previsões de habitats adequados para Santa Catarina e Paraná requerem maiores investigações a fim de confirmar a presença da espécie, já que as regiões litorâneas de ambos os estados integram o corredor de habitats adequados sugeridos pelo modelo para o Brasil. Por outro lado, excetuando a ocorrência de um único espécime registrado por Silvestre *et al.* (2014) no estado do Mato Grosso do Sul, *S. ingens* jamais foi amostrada por outras pesquisas de comunidades Apoidea. A infrequência de “novos registros” e a previsão de baixa adequabilidade de habitat para a espécie no estado do Mato Grosso do Sul, até o momento reforçam apenas tendências de expansão por dispersão (*i.e.*, mecanismo natural de invasão para áreas fora de sua ocorrência: ELTON 1960), sendo necessário ampliar a escala espaço-temporal de futuras pesquisas, especialmente durante o período reprodutivo como incremento às probabilidades de presença da espécie.

Além disso, as ocorrências registradas ao longo dos anos e as previsões modeladas pelo referido estudo indicam que *S. ingens* é uma espécie endêmica do bioma de Mata Atlântica.

4.2 Subsídios para a conservação de *S. ingens* no Brasil

O modelo revelou que a sobreposição das áreas de maior probabilidade de presença de *S. ingens* (com ocorrência confirmada) por áreas oficialmente protegidas equivale a 20,2%, ou seja, apenas 9.071,2 km². Estas dimensões são insuficientes para proteger as populações da espécie, cuja a distribuição restrita a determinados habitats (*i.e.*, baixa frequência de sítios de nidificação) e a estreita relação familiar com as áreas de procriação (ver Capítulo III) se contrapõem a velocidade de transformação da paisagem. Além disso, o *status* de conservação da espécie ainda é desconhecido.

Atualmente, *S. ingens* não consta em qualquer categoria de risco de extinção no Brasil (ICMBio 2018), apesar de alguns indicadores biológicos sinalizarem a necessidade para avaliação de prioridade do *status* de conservação da espécie (*e.g.*, baixa fertilidade e prole pouco numerosa: AMARANTE 1999; sazonalidade reprodutiva: SOUZA *et al.* 2015; alta especialização predatória: SOUZA *et al.* 2018; fidelidade às áreas de uso (filopatria de procriação) e baixa frequência de sítios de nidificação, ou seja, distribuição restrita (Capítulo III), mesmo em áreas com alta ou muito alta probabilidade de presença da espécie (Capítulo IV).

De maneira geral, a distribuição da espécie em fragmentos de Mata de Baixada Costeira representa um indicador de vulnerabilidade adicional e um importante desafio à conservação das populações de *S. ingens*, já que historicamente é uma das fitofisionomias de Mata Atlântica mais ameaçadas (ROCHA *et al.* 2003). Portanto, a proteção destes habitats representa parte de um conjunto de estratégias fundamentais à conservação da espécie (SAMWAYS 2018). No Brasil, já houve experiências relativamente bem-sucedidas que envolve a proteção de habitats e consequentemente a conservação de espécies de insetos ameaçados (*e.g.*, proteção das restingas e conservação da borboleta-da-praia *Parides ascanius* e da formiga-cortadeira *Atta robusta*).

Áreas desprotegidas com alta probabilidade de presença requerem incorporação futura junto ao Sistema Nacional de Unidades de Conservação da Natureza (BRASIL 2000). Do ponto de vista prático, a implementação de projetos federais de larga escala, e a consequente demarcação de áreas protegidas de uso sustentável em centros muito populosos têm sido alternativas viáveis de ordenamento espacial das cidades litorâneas (MMA 2006), já que

disciplinaria ainda mais o uso do território sobre as áreas de provável ocorrência de *S. ingens* no Brasil.

Além disso, observações preliminares levam a acreditar que a preservação de *S. ingens* e das áreas utilizadas como sítios reprodutivos são de fundamental importância para a conservação de muitas espécies de aves cleptoparasitas que nidificam nas regiões litorâneas e que durante o período reprodutivo alimentam sua prole com as esperanças furtadas de *S. ingens* (ver SOUZA & QUEIROZ 2020).

5. CONCLUSÃO

Em termos de macroescala, os mapas gerados pelo modelo nesta pesquisa serão úteis na identificação e preservação de habitats potenciais no que diz respeito à implementação de monitoramento de médio e longo prazo ou incorporação de informações com outros planos de conservação multiespécies.

Complementarmente, a replicação dos modelos em menores escalas otimizariam recursos de pesquisa e reduziriam consideravelmente as incertezas de ordenamento espacial urbano sobre os habitats potenciais de *S. ingens*, principalmente nas áreas com maior probabilidade de presença (*e.g.*, Espírito Santo, Rio de Janeiro e São Paulo). Estas ações podem fortalecer as políticas ambientais e a gestão estratégica dos municípios para identificar, intervir e recuperar áreas sujeitas à perdas de habitats (*i.e.*, manutenção da paisagem), principalmente em locais que abrigam populações de menor densidade.

Muito embora, o padrão atual de distribuição de *S. ingens* exija cautela quanto a maiores extrapolações, não se descarta que modelagens para prever habitats adequados no futuro indiquem cenários diferentes daqueles encontrados pelo estudo, como o deslocamento de populações mais ao sul (*i.e.*, em parte já previsto no modelo), redução das áreas dos habitats adequados ou a não identificação de novas áreas de distribuição potencial para a espécie no Brasil.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLOUCHE, O.; TSOAR, A.; KADMON, R. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). **Journal of Applied Ecology**, v. 43, p. 1223–1232. 2006.
- AMARANTE, S. T. P. Sphecidae. *In*: Brandão CR e Cancellato EM (eds). **Invertebrados terrestres. Biodiversidade do Estado de São Paulo. Síntese do conhecimento ao final do século XX**. Joly CA e Bicudo CM (orgs). São Paulo-SP: FAPESP, v. 5, p. 183–192. 1999.
- AMARANTE, S. T. P. A synonymic catalog of the neotropical Crabronidae and Sphecidae (Hymenoptera: Apoidea). Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, **Arquivos de Zoologia de São Paulo**, v. 37, n. 1, p. 1–139. 2002.
- BESTELMEYER, B. T. The trade-off between thermal tolerance and behavioural dominance in a subtropical South American ant community. **Journal of Animal Ecology**, v. 69, p. 998–1009.
- BOHART, R. M.; MENKE, A. S. **Sphecid wasps of the world: a generic revision**. Berkeley: University of California Press, 694p. 1976.
- BOSSO, L.; REBELO, H.; GARONNA, A. P.; RUSSO, D. Modelling geographic distribution and detecting conservation gaps in Italy for the threatened beetle *Rosalia alpina*. **Journal of Natural Conservation**, v. 21, p. 72–80. 2013.
- BRASIL. **Lei Federal nº 9.985, de 18 de julho de 2000**: Regulamenta o art. 225, § 1º, incisos I, II, III e VII da Constituição Federal, institui o Sistema Nacional de Unidades de Conservação da Natureza e dá outras providências. Publicada no DOU em 19 de julho de 2000.
- BUYS, S. C. Sphecidae (Hymenoptera: Apoidea) of Rio de Janeiro State (Southeastern Brazil): inventory of species and notes on biology and distribution. **Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro**, v. 67, n. 3-4, p. 275–282. 2009.
- BUYS, S. C. (Sphecidae (Hymenoptera: Apoidea) of Rio de Janeiro state (southeast Brazil): new geographic records and remarks on faunal distribution. **Biota Neotropica**, v. 11 n. 4, p. 369–372. 2011.

- BUYS, S. C.; RODRIGUES, C. L. Inventory of sphecid wasps (Hymenoptera: Apoidea: Sphecidae) from the Espírito Santo state (Southeast Brazil). **Boletim Museu de Biologia Mello Leitão**, v. 33, p. 35–46. 2014.
- CARDOSO, P.; ERWIN, T. L.; BORGES, P. A. V.; NEW, T. R. The seven impediments in invertebrate conservation and how to overcome them. **Biological Conservation**, v. 144, p. 2647–2655. 2011.
- CARRASCO, L. R.; WEBB, E. L.; SYMES, W. S.; KOH, L. P.; SODHI, N. S. Global economic trade-offs between wild nature and tropical agriculture. **PLoS Biology**, v. 15, n. 7 (e2001657). 2017.
- CNUC (Cadastro Nacional de Unidades de Conservação). **Sistema Nacional de Unidades de Conservação. Ministério do Meio Ambiente.** Disponível em <<http://www.mma.gov.br/areas-protegidas/cadastro-nacional-de-ucs>>. Acessado em 12 de junho de 2020.
- COVILLE, R. E. Spider-hunting sphecid wasps. *In*: Nentwig W (eds). **Ecophysiology of spiders**. Springer, Berlin, Heidelberg. 1987.
- ELITH, J.; GRAHAM, C. H.; ANDERSON, R. P.; DUDÍK, M.; FERRIER, S.; GUISAN, A.; HIJMANS, R. J.; HUETTMANN, F.; LEATHWICK, J. R.; LEHMANN, A.; LI, J.; LOHMANN, L. G.; LOISELLE, B. A.; MANION, G.; MORITZ, C.; NAKAMURA, M.; NAKAZAWA, Y.; OVERTON, J. McC, M.; TOWNSEND PETERSON, A.; PHILLIPS, S. J.; RICHARDSON, K.; SCACHETTI-PEREIRA, R.; SCHAPIRE, R. E.; SOBERÓN, J.; WILLIAMS S.; WISZ, M. S.; ZIMMERMANN, N. E. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. **Ecography**, v. 29, p. 129–151. 2006.
- ELITH, J.; PHILLIPS, S. J.; HASTIE, T.; DUDÍK, M.; CHEE, Y. E.; YATES, C. J. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. **Diversity and Distribution**, v. 17, p. 43–57. 2011.
- ELTON, C. E. The ecology of invasion by animals and plants. **Journal of Range Management**, v. 13, n. 1, p. 45. 1960.
- EVANS, H. E. **The comparative ethology and evolution of the sand wasps**. Cambridge: Harvard Univ Press. 1966.
- FERREIRA, J. M. S.; LINS, P. M. P. Pragas do coqueiro. *In*: Ferreira JMS & Fontes HR (eds.). **Produção integrada de coco: identificação de pragas, doenças e distúrbios nutricionais e fisiológicos**. Embrapa Tabuleiros Costeiros, Aracaju-SE, p. 43–44. 2006.

- FICK, S. E.; HIJMANS, R. J. WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, v. 37, n. 12, p. 4302–4315. 2017.
- FIELDING, A. H.; BELL, J. F. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. **Environmental Conservation**, v. 24, n. 1, p. 38–49. 1997.
- FOURCADE, Y.; ENGLER, J. O.; RÖDDER, D.; SECONDI, J. Mapping species distributions with MAXENT using a geographically biased sample of presence data: a performance assessment of methods for correcting sampling bias. **PLoS ONE**, v. 9, n. 5 (e97122). 2014.
- GALLAI, N.; SALLES, J-M.; SETTELE, J.; VAISSIÈRE, B. E. Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. **Ecological Economics**, v. 68, p. 810–821. 2009.
- GIANINI, T. C.; COSTA, W. F.; CORDEIRO, G. D.; IMPERATRIZ-FONSECA, L.; SARAIVA, A. M.; BIESMEIJER, J.; GARIBALDI, L. A.; Projected climate change threatens pollinators and crop production in Brazil. **PLoS ONE**, v. 12, n. 8 (e0182274). 2017.
- GRAHAM, M. H. Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. **Ecology**, v. 84, n. 11, p. 2809–2815. 2003.
- HEIKKINEN, R. K.; LUOTO, M.; ARAÚJO, M. B.; VIRKKALA, R.; THUILLER, W.; SYKES, M. T. Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. **Progress in Physical Geography**, v. 30, p. 751–777. 2006.
- HERNANDEZ, P. A.; GRAHAM, C. H.; MASTER, L. L.; ALBERT, D. L. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. **Ecography**, v. 29, p. 773–785. 2006.
- HOCHKIRCH, A. The insect crisis we can't ignore. **Nature**, v. 539, p. 141. 2016.
- ICMBio (Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade). **Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção**. Vol. VII. – Invertebrados. Ed. 1. ICMBio/MMA, Brasília-DF. 2018.
- JACQUES, G. C.; PIKART, T. G.; SANTOS, V. S.; VICENTE, L. O.; SILVEIRA, L. C. P. Niche overlap and daily activity pattern of social wasps (Vespidae: Polistinae) in kale crops. **Sociobiology**, v. 65, n. 2, p. 312–319. 2018.

- LIU, C.; BERRY, P. M.; DAWSON, T. P.; PEARSON, R. G. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. **Ecography**, v. 28, n. 3, p. 385–393. 2005.
- MEROW C.; SMITH, M. J.; SILANDER, J. A. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. **Ecography**, v. 36, p. 1058–1069. 2013.
- MMA (Ministério do Meio Ambiente). **Projeto orla: manual de gestão**. Ministério do Meio Ambiente/Ministério do Planejamento, Orçamentário e Gestão. MMA, Brasília-DF. 2006
- MMA (Ministério do Meio Ambiente). **Cadastro Nacional de UC's: dados georreferenciados**. Disponível em: <<https://www.mma.gov.br/areas-protegidas/cadastro-nacional-de-ucs/dados-georreferenciados.html>>. Acessado em 01 de agosto de 2020.
- PEARSON, R. G.; DAWSON, T. P. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? **Global Ecology and Biogeography**, v. 12, p. 361–371. 2003.
- PILIACKAS, J. M.; MEIRA, F. V.; SUHOGUSOFF, V. G.; ROSSI, P. G.; BARBIO, A. A. Estudo sobre a capacidade reprodutiva da população de *Sphex ingens* SMITH (Hymenoptera, Sphecidae) em período reprodutivo no Parque Estadual da Ilha Anchieta, Ubatuba, SP, Brasil. **Publicações Avulsas do Instituto Pau Brasil de História Natural**, v. 10, n. 2, p. 73–80. 2007.
- PHILLIPS, S. J.; ANDERSON, R. P.; SCHAPIRE, R. E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. **Ecological Modelling**, v. 190, n. 231–259. 2006.
- PHILLIPS, S. J.; DUDÍK, M.; SCHAPIRE, R. E. **Maxent software for modeling species niches and distributions (Version 3.4.1)**. Disponível em: <http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/>. Acessado em 12 de agosto de 2020.
- PULAWSKI, W. J. **Catalog of Sphecidae sensu lato**. Disponível em <http://researcharchive.calacademy.org/research/entomology/entomology_resources/hymenoptera/sphecidae/number_of_species.pdf>. Acessado em 29 de Março de 2021.
- ROCHA, C. F. D.; BERGALLO, H. G.; ALVES, M. A. S.; VAN SLUYS, M. **A biodiversidade nos grandes remanescentes florestais do estado do Rio de Janeiro e nas restingas da Mata Atlântica**. UERJ/Instituto BIOMAS/FBCN. Rima Editora, São Carlos-SP. 2003.

- SAMWAYS, M. J. **Insect conservation: a synthetic management approach**. Annual Review of Entomology, v. 52, p. 465–487. 2007.
- SAMWAYS, M. J. **Insect Conservation for the Twenty-First Century**. Insect Science-Diversity, Conservation and Nutrition, Mohammad Manjur Shah and Umar Sharif, IntechOpen, p. 19-39. 2018.
- SÁNCHEZ-BAYO, F.; WYCKHUYS, K. A. G. Worldwide decline of the entomofauna: a review of its drivers. **Biological Conservation**, v. 232, p. 8–27. 2019.
- SEIBOLD, S.; GOSSNER, M. M.; SIMONS, N. K.; BLÜTHGEN, N.; MÜLLER, J.; AMBARLI, D.; AMMER, C.; BAUHHUS, J.; FISCHER, M.; HABEL, J. C.; LINSENMAYER, K. E.; NAUSS, T.; PENONE, C.; PRATI, D.; SCHALL, P.; SCHULZE, E.-D.; VOGT, J.; WÖLLAUER, S.; WEISSER, W. W. Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. **Nature**, v. 574, p. 671–674. 2019.
- SILVESTRE, R.; DEMÉTRIO, M. F.; TRAD, B. M.; LIMA, F. V. O.; AUKO, T. H.; SOUZA, P. R. Diversity and distribution of Hymenoptera Aculeata in Midwestern Brazilian dry forests. In: Greer FE (ed.). **Dry Forests: ecology, species diversity and sustainable management**. Nova Science Publishers Inc. 2014.
- SIROIS-DELISLE, C.; KERR, J. T. Climate change-driven range losses among bumblebee species are poised to accelerate. **Scientific Reports**, v. 8, n. 14464, p. 1–10. 2018.
- SOUZA, C. A. S.; PREZOTO, F.; LIMA, M. S. C. S.; PEDERASSI, J. Sexual behavior of the digger wasp *Sphex ingens* Smith (Hymenoptera, Sphecidae). **Revista Brasileira Entomologia**, v. 59, n. 2, p. 107–112. 2015.
- SOUZA, C. A. S.; PREZOTO, F.; LIMA, M. S. C. S.; PEDERASSI, J. Antennation and sexual performance of male digger wasps *Sphex ingens* Smith (Hymenoptera: Sphecidae). **Journal of Natural History**, v. 50, n. 41–42, p. 2647–2655. 2016.
- SOUZA, C. A. S.; QUEIROZ, J. M. Climbing high to avoid thieves. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 18, n. 5, p. 297. 2020.
- SOUZA, C. A. S.; QUEIROZ, J. M.; LIMA, M. S. C. S.; PEDERASSI, J. Predatory specialization in the wasp *Sphex ingens* for the capture of katydids. **Acta Ethologica**, v. 21, p. 81-89. 2018.
- STEPHENSON, N.; PERROY, R.; EIBEN, J.; KLASNER, F. High resolution habitat suitability modelling for an endemic restricted-range Hawaiian insect (*Nysius wekiuicola*, Hemiptera: Lygaeidae). **Journal of Insect Conservation**, v. 21, n. 87-96. 2017.

- URBANI, F.; D'ALESSANDRO, P.; BIONDI, M. Using maximum entropy modeling (MaxEnt) to predict future trends in the distribution of high altitude endemics insects in response to climate change. **Bulletin Insectology**, v. 70, n. 2, p. 189–200. 2017.
- VELOZ, S. D. Spatially autocorrelated sampling falsely inflates measures of accuracy for presence-only niche models. **Journal of Biogeography**, v. 36, n 12, p. 2290-2299. 2009.
- WILSON, E. O. **The Future of Life**. Abacus, Time Warner Book Group, London, UK. 2002.
- ZANUNCIO-JUNIOR, J. S.; FORNAZIER, M. J.; MARTINS, D. S.; CHAMORRO-RENGIFO, J.; QUEIRÓZ, R. B.; LAZZARINI, A. L.; FERREIRA, P. S. F. *Meroncidius intermedius* (Orthoptera: Tettigoniidae): a threat to Brazilian banana. **Florida Entomologist**, v. 100, n. 3, p. 669–671. 2017.

7. APÊNDICES

Apêndice Suplementar 5.1. Registros de ocorrência de *S. ingens*. Legendas: (SI) sem informação.

Id	Nome da região	Município/Provincia	Estado	País	Latitude	Longitude	Total	Destino	País	Código	Campanha	Referência	Tipo de referência
1	Cachoeirinha	Una	Bahia	BRA	-15,28425	-38,99597	1	California Academy of Science	USA	SI	SI	BM Trad (pers. Inf.)	Unpublished data
2	SI	SI	SI	SI	SI	SI	1	California Academy of Science	USA	SI	SI	BM Trad (pers. Inf.)	Unpublished data
3	SI	SI	SI	SI	SI	SI	7	Naturalis Biodiversity Center Smithsonian Natural Museum of	NED	BE.75979_55734320	SI	Global Biodiversity Information Facility	Museum data (<https://www.gbif.org/>)
4	SI	SI	SI	SI	SI	SI	1	Natural History Museu da Biodiversidade da Universidade Federal da Grande	USA	SI	SI	Global Biodiversity Information Facility	Museum data (<https://www.gbif.org/>)
5	Praia das Sete Fontes	Ubatuba	São Paulo	BRA	-23,51516	-45,11241	1	Dourados Museu da Biodiversidade da Universidade Federal da Grande	BRA	Hym-0676-S	2015	R Silvestre (pers. Inf.)	Unpublished data
6	Praia das Sete Fontes	Ubatuba	São Paulo	BRA	-25,51516	-45,11241	1	Dourados Museu da Biodiversidade da Universidade Federal da Grande	BRA	Hym-0677-S	2015	R Silvestre (pers. Inf.)	Unpublished data
7	Parque Nacional da Serra da Bodoquena	Bodoquena	Mato Grosso do Sul	BRA	-20,78222	-56,74184	1	Dourados	BRA	Hym-0157-S	2008	Silvestre <i>et al.</i> (2014, 2017)	Published not-peer reviewed (book); Published peer reviewed
8	Praia do Aventureiro, Ilha Grande - Reserva Biológica Estadual da Praia do Sul	Angra dos Reis	Rio de Janeiro	BRA	-23,18867	-44,32030	1	Coleção de História Natural da Universidade Federal do Piauí	BRA	Hym-0004	2011	Souza (2012), Souza <i>et al.</i> (2015)	Published not-peer reviewed (Dissertation); Published peer reviewed
9	Praia do Aventureiro, Ilha Grande - Reserva Biológica Estadual da Praia do Sul	Angra dos Reis	Rio de Janeiro	BRA	-23,18867	-44,32030	1	Coleção de História Natural da Universidade Federal do Piauí	BRA	Hym-0005	2011	Souza (2012), Souza <i>et al.</i> (2015)	Published not-peer reviewed (Dissertation); Published peer reviewed
10	Praia dos Meros, Ilha Grande - Reserva Biológica Estadual da Praia do Sul	Angra dos Reis	Rio de Janeiro	BRA	-23,22044	-44,33724	4	Coleção Entomológica do Centro Universitário de Barra Mansa	BRA	SI	2011	Souza (2012)	Published not-peer reviewed (Dissertation)
11	Praia dos Meros, Ilha Grande - Reserva Biológica Estadual da Praia do Sul	Angra dos Reis	Rio de Janeiro	BRA	-23,21860	-44,33922	3	Coleção Entomológica do Centro Universitário de Barra Mansa	BRA	SI	2011	Souza (2012)	Published not-peer reviewed (Dissertation)
12	Praia da Parnaióca, Ilha Grande - Parque Estadual da Ilha Grande Praia das Goiabas, Distrito de	Angra dos Reis	Rio de Janeiro	BRA	-23,18982	-44,25156	1	Coleção Entomológica do Centro Universitário de Barra Mansa	BRA	SI	2011	C. A. S. Souza (pers.Inf.)	Unpublished data
13	Mambucaba - Área de Proteção Ambiental de Tamoios Praia Vermelha, Distrito de	Angra dos Reis	Rio de Janeiro	BRA	-23,02557	-44,51277	1	Coleção Entomológica do Centro Universitário de Barra Mansa	BRA	SI	2012	C. A. S. Souza (pers.Inf.)	Unpublished data
14	Mambucaba - Área de Proteção Ambiental de Tamoios	Angra dos Reis	Rio de Janeiro	BRA	-23,02469	-44,49990	1	Coleção Entomológica do Centro Universitário de Barra Mansa	BRA	SI	2012	C. A. S. Souza (pers.Inf.)	Unpublished data

15	Praia Brava, Distrito de Cunhambebe - Área de Proteção Ambiental de Tamoios	Angra dos Reis	Rio de Janeiro	BRA	-23,00868	-44,48502	1	Coleção Entomológica do Centro Universitário de Barra Mansa	BRA	SI	2012	C. A. S. Souza (pers.Inf.)	Unpublished data
16	Praia Brava, Distrito de Cunhambebe - Área de Proteção Ambiental de Tamoios	Angra dos Reis	Rio de Janeiro	BRA	-23,00868	-44,48502	1	Coleção Entomológica do Centro Universitário de Barra Mansa	BRA	SI	2012	C. A. S. Souza (pers.Inf.)	Unpublished data
17	Praia Piraquara, Distrito de Cunhambebe - Área de Proteção Ambiental de Tamoios	Angra dos Reis	Rio de Janeiro	BRA	-22,99508	-44,44082	1	Coleção Entomológica do Centro Universitário de Barra Mansa	BRA	SI	2012	C. A. S. Souza (pers.Inf.)	Unpublished data
18	Paraty-Mirim, Parque Ecológico de Paraty-Mirim	Paraty	Rio de Janeiro	BRA	-23,26800	-44,65800	1	Coleção Entomológica do Centro Universitário de Barra Mansa	BRA	SI	2012	C. A. S. Souza (pers.Inf.)	Unpublished data
19	Praia do Meio, Vila de Trindade - Área de Proteção Ambiental do Cairuçu	Paraty	Rio de Janeiro	BRA	-23,35360	-44,72459	1	Coleção Entomológica do Centro Universitário de Barra Mansa	BRA	SI	2012	C. A. S. Souza (pers.Inf.)	Unpublished data
20	Prainha	Paraty	Rio de Janeiro	BRA	-23,04756	-44,57199	2	Coleção Entomológica do Centro Universitário de Barra Mansa	BRA	SI	2019	C. A. S. Souza (pers.Inf.)	Unpublished data
21	Praia do Quilombo de Camburi - Parque Estadual da Serra do Mar	Ubatuba	São Paulo	BRA	-23,36861	-44,78546	1	Coleção Entomológica do Centro Universitário de Barra Mansa	BRA	SI	2018	C. A. S. Souza (pers.Inf.)	Unpublished data
22	SI	Angra dos Reis	Rio de Janeiro	BRA	-23,00000	-44,31666	1	Coleção Entomológica do Instituto Oswaldo Cruz	BRA	SI	1932	Buys (2011)	Published peer reviewed
23	SI	Angra dos Reis	Rio de Janeiro	BRA	-23,00000	-44,31666	3	Coleção Entomológica do Instituto Oswaldo Cruz	BRA	SI	1932	Buys (2011)	Published peer reviewed
24	SI	Paraty	Rio de Janeiro	BRA	-23,21666	-44,70000	2	Coleção Entomológica do Instituto Oswaldo Cruz	BRA	SI	1974	Buys (2011)	Published peer reviewed
25	Distrito da Grande Japuiba	Angra dos Reis	Rio de Janeiro	BRA	-22,97927	-44,30953	1	Museu Nacional do Rio de Janeiro	BRA	SI	1935	Buys (2009)	Published peer reviewed
26	Distrito da Grande Japuiba	Angra dos Reis	Rio de Janeiro	BRA	-22,97982	-44,30953	2	Museu Nacional do Rio de Janeiro	BRA	SI	1936	Buys (2009)	Published peer reviewed
27	Tinguá	Nova Iguaçu	Rio de Janeiro	BRA	-22,60406	-43,43591	3	Museu Nacional do Rio de Janeiro	BRA	SI	1947	Buys (2009)	Published peer reviewed
28	Itaipuaçu	Maricá	Rio de Janeiro	BRA	-22,96995	-42,95701	1	Museu Nacional do Rio de Janeiro	BRA	SI	1961	Buys (2009)	Published peer reviewed
29	Barra da Tijuca	Rio de Janeiro	Rio de Janeiro	BRA	-23,01303	-43,39787	1	Museu Nacional do Rio de Janeiro	BRA	SI	1964	Buys (2009)	Published peer reviewed
30	Reserva Biológica de Poços das Antas	Silva Jardim	Rio de Janeiro	BRA	-22,55335	-42,26630	1	Museu Nacional do Rio de Janeiro	BRA	SI	1995	Buys (2009)	Published peer reviewed
31	Praia de Dois Rios, Ilha Grande - Parque Estadual da Ilha Grande	Angra dos Reis	Rio de Janeiro	BRA	-23,18347	-44,19092	1	Museu Nacional do Rio de Janeiro	BRA	SI	2002	Buys (2009)	Published peer reviewed
32	Parque Nacional da Tijuca	Rio de Janeiro	Rio de Janeiro	BRA	-22,95789	-43,26477	1	NI	BRA	SI	2009	Buys (2009)	Published peer reviewed
33	SI	SI	SI	BRA	SI	SI	1	Museum of London	ENG	SI	NI	Bohart and Menke (1976)	Published not-peer reviewed (book)
34	SI	Jequié	Bahia	BRA	-13,86084	-40,08368	1	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	BRA	SI	1932	Amarante (2002)	Published peer reviewed
35	SI	Conceição da Barra	Espírito Santo	BRA	-18,59470	-39,72889	1	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	BRA	SI	1979	Buys and Rodrigues (2014)	Published peer reviewed

36	SI	Guarapari	Espírito Santo	BRA	-20,67234	-40,49698	1	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	BRA	SI	1964	Buys and Rodrigues (2014)	Published peer reviewed
37	SI	Linhães	Espírito Santo	BRA	-19,40853	-40,05249	1	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	BRA	SI	1972	Buys and Rodrigues (2014)	Published peer reviewed
38	SI	Linhães	Espírito Santo	BRA	-19,41668	-40,05446	1	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	BRA	SI	1972	Buys and Rodrigues (2014)	Published peer reviewed
39	Praia de Itaguapé	Bertioga	São Paulo	BRA	-23,77134	-45,93977	6	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	BRA	SI	1961	Amarante (2002)	Published peer reviewed
40	Praia de Itaguapé	Bertioga	São Paulo	BRA	-23,77134	-45,93977	1	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	BRA	SI	1962	Amarante (2002)	Published peer reviewed
41	SI	Iguape	São Paulo	BRA	-24,71304	-47,55601	1	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	BRA	SI	1897	Amarante (2002)	Published peer reviewed
42	SI	Itanhaém	São Paulo	BRA	-24,18458	-46,78422	4	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	BRA	SI	1928	Amarante (2002)	Published peer reviewed
43	SI	Jundiá	São Paulo	BRA	-23,18538	-46,90407	1	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	BRA	SI	SI	Amarante (2002)	Published peer reviewed
44	SI	Ubatuba	São Paulo	BRA	-23,43448	-45,06938	1	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	BRA	SI	1905	Amarante (2002)	Published peer reviewed
45	SI	Marechal Floriano	Espírito Santo	BRA	-20,44138	-40,78035	1	Coleção de Hymenoptera da Universidade Federal do Espírito Santo	BRA	00237	2000	Species Link	Museum data (< http://www.splink.org.br/ >)
46	Praia de Carapebus Praia do Presídio, Parque Estadual da Ilha Anchieta	Serra	Espírito Santo	BRA	-20,22377	-40,20561	1	Coleção de Hymenoptera da Universidade Federal do Espírito Santo	BRA	00209	2001	Species Link	Museum data (< http://www.splink.org.br/ >)
47	Praia do Presídio, Parque Estadual da Ilha Anchieta	Ubatuba	São Paulo	BRA	-23,53911	-45,06769	1	SI	BRA	SI	2005	Piliackas et al. (2007)	Published peer reviewed
48	Praia do Presídio, Parque Estadual da Ilha Anchieta	Ubatuba	São Paulo	BRA	-23,53911	-45,06769	1	SI	BRA	SI	2005	Piliackas et al. (2007)	Published peer reviewed
49	Praia dos Meros, Ilha Grande - Reserva Biológica Estadual da Praia do Sul	Angra dos Reis	Rio de Janeiro	BRA	-23,21860	-44,33922	1	Museu da Biodiversidade da Universidade Federal da Grande Dourados	BRA	SI	2011	Souza (2012)	Published not-peer reviewed (Dissertation)
50	Praia dos Meros, Ilha Grande - Reserva Biológica Estadual da Praia do Sul	Angra dos Reis	Rio de Janeiro	BRA	-23,21860	-44,33922	1	Museu da Biodiversidade da Universidade Federal da Grande Dourados	BRA	SI	2011	Souza (2012)	Published not-peer reviewed (Dissertation)
51	Bella Vista	Gran Chaco	Corrientes	ARG	-28,55745	-59,09146	1	Museu Emilio Goeldi	BRA	HHY 11020334	1981	Global Biodiversity Information Facility	Museum data (< https://www.gbif.org/ >)
52	SI	SI	Jujuy	ARG	-24,17856	-65,30170	1	SI	SI	SI	SI	Amarante (2002)	Published peer reviewed
53	SI	SI	Santiago Del Estero	ARG	-27,78348	-64,23937	1	SI	SI	SI	SI	Amarante (2002)	Published peer reviewed

3. CONSIDERAÇÕES FINAIS E RECOMENDAÇÕES

Do ponto de vista prático, os resultados permitiram chegar às seguintes conclusões:

1. *Sphex ingens* apresentou alta predisposição à especialização predatória na captura de poucas espécies de esperanças pseudofilíneas (*Pleminia vicina* e *Meroncidius* spp.) para alimentação de suas larvas, bem como elevada capacidade de carga para o transporte de presas sob uma condição de aprovisionamento massal em seus ninhos. Os resultados também permitem incluir *S. ingens* entre as cinco espécies de esfecídeos mais especializados em termos de predação; oferece novos registros de ocorrência na distribuição de *P. vicina* e uma nova espécie *Meroncidius* spp. para os catálogos de espécies de insetos no Brasil. As observações de campo quanto aos mecanismos de transporte-aprovisionamento e interações com cleptoparasitas sugerem que *S. ingens* é uma *keystone species*, mas com o valor e impacto ainda pouco compreendido no que se refere a interações importantes com aves incluídas na lista de espécies ameaçadas de extinção para o estado ou para o país;
2. *Sphex ingens* possui capacidade de voo equivalente a outros himenópteros voadores de longas distâncias. Para *S. ingens* a elevada capacidade de voo favorece o comportamento de forrageamento de presas crípticas e supostamente distribuídas de maneira esparsa na paisagem. Da mesma forma, que torna a espécie capaz de alcançar sítios de nidificação distantes e transpor barreiras (e.g., faixas marinhas) para colonizar habitats isolados como ilhas costeiras ou paisagens heterogêneas no continente;
3. Para *S. ingens*, a seleção de habitat em paisagens com menor tamanho é influenciado menos pelo tamanho das áreas de nidificação e mais pelo tamanho das superfícies não impermeabilizadas. A ocorrência de cursos d'água influenciou positivamente, enquanto o entorno antrópico influenciou negativamente a seleção de habitats em paisagens maiores. Ou seja, a influência das variáveis de estrutura do habitat varia conforme o tamanho da escala. O padrão de distribuição espaço-temporal dos sítios de nidificação de *S. ingens* foi marcadamente agregado, tendo como base a filopatria de procriação e fortes tendências a restrição de uso para determinados habitats;
4. Apenas estreitas faixas litorâneas, em geral de paisagens interrompidas de poucos países da América do Sul oferecem habitats com alta adequabilidade de condições bioclimáticas e de elevação similares às áreas de frequente ocorrência das populações

de *S. ingens*, especialmente no Brasil. As previsões do modelo não confirmaram a existência de habitats com alta adequabilidade na Argentina, ao contrário do Brasil. No Brasil, os modelos previram que os habitats adequados ocorrem exclusivamente na Mata Atlântica, suscitando endemidade para a espécie. Além disso, as áreas com alta probabilidade de presença da espécie limitam-se as faixas litorâneas dos Estados de São Paulo, Rio de Janeiro e Espírito Santos, ou seja, em formações de Mata de Baixada Costeira. Os Estados do Paraná e Santa Catarina apresentam habitats com adequabilidade intermediária, apesar da ausência de registros de ocorrência para ambos. Atualmente, as áreas com maior sobreposição de Unidades de Conservação sobre as áreas com alta ou muito alta probabilidade de presença da espécie pertencem aos estados do Paraná, São Paulo e Rio de Janeiro.

Os padrões ecológicos e comportamentais encontrados para *S. ingens* foram consistentes, e em alguns casos compartilham traços filogenéticos com outras espécies do gênero já reportados na literatura, mas diversas outras perguntas sobre a história natural e até evolutiva da espécie, ainda requerem respostas imediatas. Por outro lado, a existência destas lacunas não exclui a necessidade da adoção de medidas preventivas ao manejo da espécie ou seus habitats, como alternativas de conservação à escalada de ameaças (*i.e.*, descaracterização da paisagem natural, forte especulação imobiliária, expansão urbana e entre outros).

Sphex ingens exibiu um conjunto de indicadores de vulnerabilidade que demanda avaliação de prioridade do *status* de conservação da espécie, como: (1) pequena escala de distribuição geográfica no Brasil e provável endemidade ao bioma de Mata Atlântica; (2) seleção e uso de habitat localmente restritos (baixa frequência de sítios de nidificação, mesmo em áreas com alta ou muito alta probabilidade de presença da espécie); (3) sazonalidade reprodutiva; e (4) alta especialização predatória.

Logo, ações para conservação da espécie deverão ser direcionadas para medidas emergenciais e menos onerosas como a:

- Inclusão de *S. ingens* na lista de espécies ameaçadas de extinção a fim de direcionar atenção e impulsionar novas pesquisas para a espécie;
- Gerenciamento das paisagens e manejo dos habitats que detém sítios de nidificação da espécie, mesmo em áreas sob intervenções antrópicas (*i.e.*, combate aos efeitos adversos da matriz transformada na paisagem detentora de sítios de nidificação ativos);

- Ampliação das reservas ambientais existentes (*i.e.*, unidades de conservação) para que incorporem os sítios de nidificação ativos no seu entorno (*i.e.*, fora dos seus limites).

Baseado em experiências com outros táxons de insetos, o direcionamento dos esforços de pesquisa combinado ao planejamento integrado ampliaria as ações de conservação para *S. ingens*, através de:

- Amostragem geográfica extensiva, preferencialmente em áreas classificadas como alta ou muito alta probabilidade de presença de *S. ingens*, mas sem ocorrência confirmada;
- Compreensão da distribuição geográfica das presas, assim como de suas plantas hospedeiras;
- Concentração de pesquisas para detalhar o nível e o impacto das interações bióticas com seus inimigos naturais e presas, a fim de refinar a compreensão da *home range* da espécie;
- Implementação de programas de monitoramento das populações de *S. ingens* para interpretação de variações ambientais ou resultantes de ação antropogênica em ambiente terrestre, assim como a identificação de estressores e seus efeitos sobre as populações, componentes ou funções do sistema, e;
- Desenvolvimento de planos de ação para estabelecimento de políticas específicas para conservação da espécie, seus habitats e presas.

4. ANEXOS

acta ethologica
https://doi.org/10.1007/s10211-018-0283-x

ORIGINAL PAPER



Predatory specialization in the wasp *Sphex ingens* for the capture of katydids

Carlos Alberto dos Santos Souza^{1,2} · Jarbas Marçal Queiroz³ · Mauro Sergio Cruz Souza Lima⁴ · Jonas Pederassi⁵

Received: 20 August 2017 / Revised: 11 January 2018 / Accepted: 17 January 2018
© Springer-Verlag GmbH Germany, part of Springer Nature and ISPA 2018

Abstract

Sphex ingens is one of 30 species in the family Sphecidae that occur in the state of Rio de Janeiro. However, details of the behavior and sexual selection of natural populations of this wasp species have only recently been unveiled. In addition, the knowledge of its ecology is still poor. This is the first study on the feeding behavior interactions between *S. ingens* and prey captured to feed its larvae. Paralyzed prey were collected manually at the sites of wasp nests on Adventureiro Beach, Ilha Grande, Brazil during the provisioning activity of marked female *S. ingens*. All prey were preserved, their sex and sexual maturity were determined, and they were identified to the lowest possible taxonomic level. The body mass and size of the prey and female wasps were measured. *Sphex ingens* females captured only *Pleminia vicina* and *Meroncidius* sp. The body masses of wasps and katydids were positively correlated. The body mass of captured katydids was significantly dependent on the wasp's wing length. Most of the prey were adult females, but the differences did not confirm possible preferences, as those values can be related to differences in the distribution and fluctuation in the population density of prey species and to the individual foraging strategies of female wasps. However, the predisposition to predatory specialization exhibited by *S. ingens* populations in Ilha Grande and elsewhere suggests that this interaction can be an important source of mortality for populations of pseudophylline katydid species.

Keywords Adventureiro Sustainable Development Reserve · Feeding ecology · Tettigoniidae · Solitary digger wasp

Introduction

The spheciform complex in the Hymenoptera (Ampulicidae, Crabronidae, and Sphecidae sensu Melo 1999) includes species with varied and complex behaviors (Evans 1966a, b; Bohart and Menke 1976). Although, there are some

specializations, such as ectoparasitoidism, cleptoparasitism, or necrophagia (Evans 1966b; Evans and West-Eberhard, 1970; Bohart and Menke 1976; Menke 1992), and species with a strong tendency to sociality (Melo 2000), most spheciform species are solitary predators (Evans 1966a, b; Bohart and Menke 1976; Amarante 1999). The process of capturing prey to provision nests is critical for females, as it requires the synchrony of sensory abilities, load capacity, and memory, among other factors, to successfully interact with the environment (Evans 1966b; Martins 1993; Coelho and Ladage 1999; O'Neill 2001; Fontenelle and Martins 2002; Evans and O'Neill 2007). Species in Sphecidae are predators that are specialized for a particular insect or spider family or subfamily, and some are specialized to the level of prey genera or species (Bohart and Menke 1976; Camillo et al. 1996; O'Neill 2001; Ribeiro and Garófalo 2010). However, specialists and generalists can coexist within the same population of sphecids (Powell and Taylor 2017).

Although some information is available on the predatory behavior of some sphecid species (Eberhard 1970; Obin 1982; Brockmann 1985; Landes et al. 1987; Casiraghi et al. 2001), nothing is known about most of the species. Of the 773 known

✉ Carlos Alberto dos Santos Souza
seteorus@yahoo.com.br

¹ Programa de Pós Graduação em Biologia Animal, Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, BR 465, Km 7, Seropédica, RJ CEP 23.890-000, Brazil

² Departamento de Biologia, Campus Barra Mansa, Centro Universitário de Barra Mansa, Barra Mansa, RJ, Brazil

³ Departamento de Ciências Ambientais, Instituto de Florestas, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, Brazil

⁴ Departamento de Biologia, Campus Amílcar Ferreira Sobral, Universidade Federal do Piauí, Floriano, PI, Brazil

⁵ Departamento de Vertebrados, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ, Brazil



Climbing high to avoid thieves

Each year, during the summer, some coastal areas in southeastern Brazil provide favorable environments for the reproduction of a digger wasp species, the giant *Sphex ingens*. However, the wasps face some hazards. While female wasps bring prey (such as the katydids in these photos) to the nests built on sandy beach soil, some bird species (eg the tropical mockingbird, *Mimus gilvus*) may steal the prey.

Animals that steal food from other animals are called kleptoparasites. This behavior is especially common in birds, and tends to become more frequent in areas with a high concentration of hosts capable of providing abundant, high-quality food. In addition, female wasps carrying prey on the ground are often approached by males for copulation (top photo), creating the opportunity for kleptoparasite attacks. Although females are able to capture and carry prey weighing more than twice their own body mass, it is not uncommon for some females to climb shrubs or trees and launch themselves into flight to reach their nests (bottom photo) instead of dragging prey along the ground.

Observations suggest that there are differences in execution time between wasp prey provisioning behaviors. We hypothesized that climbers would reduce prey exposure time against kleptoparasite attacks by gaining downward flight speed and reducing the occurrence of untimely mating on the ground. However, the question remains: can this behavior also simply be explained by greater energy efficiency in prey transportation?

Carlos Alberto dos S Souza and Jarbas M Queiroz
Federal Rural University of Rio de Janeiro, Seropédica, Brazil
doi:10.1002/fee.2211

