

**UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MINAS GERAIS
UNIDADE FRUTAL
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO STRICTO SENSU EM CIÊNCIAS
AMBIENTAIS**

**MACROECOLOGIA DAS INTERAÇÕES ENTRE ARANHAS E
VESPAS-DE-DARWIN: MAPEANDO O EFEITO DE
VARIAÇÕES CLIMÁTICAS SOBRE O FENÓTIPO
ESTENDIDO DOS PARASITOIDES**

**Alexander Gaione Costa
Biólogo**

FRUTAL-MG

2022

ALEXANDER GAIONE COSTA

**MACROECOLOGIA DAS INTERAÇÕES ENTRE ARANHAS E
VESPAS-DE-DARWIN: MAPEANDO O EFEITO DE
VARIAÇÕES CLIMÁTICAS SOBRE O FENÓTIPO
ESTENDIDO DOS PARASITOIDES**

Dissertação apresentada à Universidade do Estado de Minas Gerais, Unidade Frutal, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais, para a obtenção do título de Mestre.

Orientador
Dr. Thiago Gechel Kloss

FRUTAL-MG

2022

C837m Costa, Alexander Gaione
Macroecologia das interações entre aranhas e
vespas-de-darwin : mapeando o efeito de variações
climáticas sobre o fenótipo estendido dos parasitoides /
Alexander Gaione Costa – 2022.
86 f. : il., color., tab., gráf., fotos, quadros, mapas

Orientador: Thiago Gechel Kloss.

Dissertação (mestrado) – Universidade do Estado de
Minas Gerais – UEMG Unidade Frutal, Mestrado
em Ciências Ambientais.

1. Biogeografia. 2. Ichneumonidae. 3. Padrões
macroecológicos. 4. Parasitismo. 5. Polysphincta. I. Kloss,
Thiago Gechel. II. Universidade do Estado de Minas
Gerais, UEMG. Unidade Frutal. III. Título.

CDD 578
CDU 574.9

Catálogo na fonte

Bibliotecária UEMG - Unidade Passos: Gesiane Patrícia de Souza CRB-6/1894



GOVERNO DO ESTADO DE MINAS GERAIS

ALEXANDER GAIONE COSTA

MACROECOLOGIA DAS INTERAÇÕES ENTRE ARANHAS E VESPAS-DE-DARWIN: MAPEANDO O EFEITO DE VARIAÇÕES CLIMÁTICAS SOBRE O FENÓTIPO ESTENDIDO DOS PARASITOIDES

Dissertação apresentada à Universidade do Estado de Minas Gerais, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais, área de concentração Multidisciplinar, Linha de Pesquisa Diagnóstico e Ecologia Ambiental, para à obtenção do título de Mestre.

APROVADA em 23 de fevereiro de 2022.

Prof. Dr. Marcelo de Oliveira Gonzaga	UFU
Profa. Dra. Camila Vieira Curti	USP

Prof. Dr. Thiago Gechel Kloss
Orientador



Documento assinado eletronicamente por **Marcelo de Oliveira Gonzaga, Usuário Externo**, em 23/02/2022, às 16:12, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 47.222, de 26 de julho de 2017](#).



Documento assinado eletronicamente por **Camila Vieira Curti, Usuário Externo**, em 23/02/2022, às 16:13, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 47.222, de 26 de julho de 2017](#).



Documento assinado eletronicamente por **Thiago Gechel Kloss, Usuário Externo**, em 23/02/2022, às 16:13, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 47.222, de 26 de julho de 2017](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site http://sei.mg.gov.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **42605858** e o código CRC **D188C0C1**.

Referência: Processo nº 2350.01.0005637/2021-08

SEI nº 42605858

DEDICATÓRIA

Com o coração, dedico este trabalho aos familiares, amigos e companheiros de vida,
que sempre me apoiam e tornam o peso da existência um pouco mais leve.

Contudo, não posso esquecer também de dedicar este a todos os brasileiros que pagam
seus impostos, tornando a ciência neste país uma causa um pouco mais justa.

EPÍGRAFE

*“A vida, sem nome, sem memória, estava sozinha.
Tinha mãos, mas não tinha em quem tocar.
Tinha boca, mas não tinha com quem falar.
A vida era uma, e sendo uma era nenhuma.*

*Então o desejo disparou sua flecha.
E a flecha do desejo dividiu a vida pela metade, e a vida tornou-se duas.
As duas metades se encontraram e riram.
Ao se ver, riam;
e ao se tocar, também.”*

(Espelhos: Uma Histórica Quase Universal - Eduardo Galeano)

AGRADECIMENTOS

Agradeço inicialmente à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais, pela bolsa concedida e pela oportunidade digna de estudar e me formar neste país. Obrigado por tornar esse sonho e este trabalho possível.

Continuo dizendo que, os agradecimentos é sem dúvida uma das partes mais provocativas de um trabalho. Não só pelo genuíno momento de repensar sobre toda a trajetória que leva a finalização deste, mas também por ser uma brecha para assimilar cada participação inevitável, direta ou indireta, das pessoas durante essa caminhada.

Inevitavelmente, os primeiros agradecimentos vão à minha companheira Talissa e, em seguida, aos meus familiares. Agradeço à Talissa de todo meu coração, por todo o carinho, amor e compreensão, que surgem dos momentos mais singelos e permanecem também nos mais difíceis. É uma dádiva estar do seu lado, onde espero poder aproveitar por muito tempo esse excesso de sorrisos e encontros.

Agradeço aos meus pais por todo suporte emocional e de dedicação que tiveram por nós. Vocês deram tudo de si para que minhas irmãs e eu chegássemos onde chegamos. Sei que agradecimento aos pais é algo muito abstrato, porque não dá para realmente mostrar o tamanho da gratidão que temos por eles. Mas vocês, pais, são incríveis e compõem uma parte muito íntima dessa minha caminhada. O orgulho que vocês dizem ter de nós três, só mostra que de alguma forma, vocês se realizaram como pais. E isso me encanta, sendo um dos filhos de vocês.

Agradeço às minhas irmãs por serem mulheres incríveis que me ensinam muito, e que só podem ser ensinadas por sermos exatamente três. Tenho uma vaga lembrança de vocês chegando na minha vida e, com certeza, desde então, não estive preparado para ver vocês crescerem como estão crescendo. Mas vocês crescem e estão dominando o mundo. Tenho orgulho e sou grato por vocês e a vocês. Repito: vocês duas são duas mulheres incríveis. O mundo precisa saber disso!

E, em especial, agradeço também à minha Avó, Dona Margarida, por todo apoio e assunto trocado. Todo (ou boa parte) do meu coração pertencente à Senhora! Muito obrigado por tudo que passamos juntos, cada hora que você me fez rir e rachou as mexericas com algo que eu disse. Essa mulher é uma graça, gente, vocês deviam conhecer. E tem cabelos lindos. Dona Daisy. Te amo muito, Vó!

Agradeço a todos meus familiares, ancestrais, passados e ainda presentes. Carrego uma genética antiga, que vem tudo do mesmo ponto de partida. Não teria conseguido e nem se quer estaria aqui se cada passo de vocês não tivesse sido dado para a vida. Em especial aos meus falecidos avós, Catarina e Jésus, que me enchiam de Chaves, pasteis, casadinha e ovo frito e arroz sem igual. À vô Antônio, que deu seu caminho a algo mais certo. Espero que estejam bem aonde estejam. Aos meus tios, obrigado por ajudar na infância, nas gargalhadas e nas brincadeiras. Nunca esqueço de vocês, podem apostar.

Em seguida, dou agradecimentos especiais também ao Thiago Gechel Kloss, meu digníssimo orientador, que dessa vez não errei o segundo nome. Agradeço demais não só por acreditar em mim (mesmo eu dando trabalho), mas também sempre tirar um tempo para me (e nos) ensinar as coisas, dar cascudo com carinho, orientar a tropeçar menos. E, o melhor de tudo, obrigado por ser nosso amigo. Eu agradeço demais a todos os momentos contigo, você é incrível, cara!

Agradeço aos meus amigos, de longa e curta data. Pessoas que estão em todos os meus dias, em um lugar muito especial no mundo, naquele: onde bate e bombeia sangue. Estive distante durante alguns de vocês nessa pandemia, mas não importa, através do espaço e tempo algumas coisas são eternizadas. Amo vocês, em especial, Pupupupu, Pirigóticas, Rods, Kael, Márcio, Mari, Flávia, Hyago, Bruna, Leety... Bem, é uma galera ai. É que tem muito espaço.

Agradeço à Thairine, ao prof. Paulinho e também à Amanda Vieira, por toda a ajuda com a programação em R, análises, códigos e ajuda com esse mundo novo que me apareceu durante o Mestrado. Muito complexo! Ao mesmo tempo instigante. Com certeza só foi possível graças à ajuda de vocês.

Agradeço também ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais por toda a oportunidade de seguir no Mestrado Acadêmico, por todas as interações criadas e experiências trocadas com outros alunos e professores. O coronavírus fez o favor de transformar essa experiência bem distante, conturbada e complicada, mas não tira dela sua essência. Muito obrigado aos professores, alguns que pude ter experiências mais próximas do que outros, mas vocês compõem um corpo de ensino único e jamais vou esquecer do que veio disso.

E por fim termino agradecendo à Dádiva da Vida, concedida por meus pais, manifestada e ordenada por Ele. Um evento tão complexo, com tantas e infinitas (mas finitas) possibilidades, de tanta coisa a se entender, de tanta coisa a se ver, como tanta coisa para se VIVER...

Gratidão!

MACROECOLOGIA DAS INTERAÇÕES ENTRE ARANHAS E VESPAS-DE-DARWIN: MAPEANDO O EFEITO DE VARIAÇÕES CLIMÁTICAS SOBRE O FENÓTIPO ESTENDIDO DOS PARASITOIDES

RESUMO

A macroecologia é o campo da pesquisa interessado na elucidação de padrões gerais da diversidade. Por meio de uma revisão sistemática, busquei avaliar padrões macroecológicos relacionados com a diversidade e aspectos ecológicos das interações entre vespas polysphinctines e suas aranhas hospedeiras. Nessas interações, a larva das vespas induz a aranha hospedeira a produzir uma teia modificada, estrutura que aumenta a probabilidade de sobrevivência da pupa parasitoide, que se abriga na teia durante o desenvolvimento. As teias modificadas são altamente variáveis e, em alguns casos, apresentam um abrigo, onde a pupa do parasitoide se desenvolve. A presença de abrigos pode representar uma proteção para as pupas, e sua presença um reflexo ao risco de predação dos ambientes onde as interações ocorrem. Sendo assim, avaliei se: I. a diversidade das interações é maior em baixas latitudes, bem como ambientes quentes e úmidos; II. parasitoides estarão associados a um maior número de hospedeiros em ambientes instáveis climaticamente; III. existe uma maior probabilidade das pupas se desenvolverem dentro de abrigos em ambientes de maior risco de predação. Para a revisão, realizei uma busca por artigos em bases de dados online, onde os critérios de inclusão e as informações extraídas foram baseadas na (1) identidade da vespa parasitoide; (2) identidade das aranhas hospedeiras; e (3) as coordenadas da localidade onde a interação foi registrada. Além disso, extraí também dados sobre a localização da pupa na teia. Para medir a temperatura, precipitação e a instabilidade climática, utilizei variáveis bioclimáticas extraídas no WorldClim. Para todas as análises, utilizei Equações de Estimativas Generalizadas (EEG) com controle das relações filogenéticas das espécies parasitoides. Os resultados demonstraram que a diversidade das interações entre vespas polysphinctines e aranhas foi maior em latitudes mais altas e em ambientes menos quentes e úmidos, evidenciando que essas interações seguem um padrão anômalo à latitude. Além disso, não houve diferença entre o número de aranhas hospedeiras por parasitoide em ambientes mais instáveis climaticamente, indicando que os parasitoides parasitam múltiplos hospedeiros mesmo em ambientes menos instáveis. Ainda, não foi observado uma relação entre a probabilidade de pupas se desenvolverem em abrigos nos ambientes com maior risco de predação. Essas interações excedem ao gradiente latitudinal, o que vai de encontro a padrões previstos para vespas Ichneumonidae, podendo ser um reflexo da distribuição das aranhas hospedeiras. Mesmo nos trópicos, em momentos onde a densidade de hospedeiros é baixa ou que oferece risco as vespas, os parasitas devem ser pressionados a explorar diferentes hospedeiros para se manter no ambiente. Por fim, a ausência de locais abrigados pode não refletir na total vulnerabilidade da pupa, onde outras características da teia podem estar relacionadas a sobrevivência da pupa em locais com alto risco de predação.

Palavras-chave: Biogeografia. Ichneumonidae. Padrões macroecológicos. Parasitismo. *Polysphincta*.

MACROECOLOGY OF INTERACTIONS BETWEEN SPIDERS AND DARWIN'S WASPS: MAPPING THE EFFECT OF CLIMATE VARIATIONS ON THE EXTENDED PHENOTYPE OF PARASITOIDS

ABSTRACT

Through a systematic review, I sought to evaluate macroecological patterns related to the diversity and ecological aspects of interactions between polysphinctine wasps and their host spiders. In these interactions, the wasp larvae induce the host spider to produce a modified web, a structure that increases the survival probability of the parasitoid pupae, which take shelter in the webs during development. The modified webs are highly variable, and in some cases they feature a shelter, where the parasitoid pupa is located. The presence of shelters may represent protection for the pupae, and their presence may reflect the predation risk of the environments where the interactions occur. Therefore, in the present study I evaluated whether (i) the diversity of interactions is higher in low latitudes, as well as in warm and humid environments; (ii) parasitoids will be associated with a greater number of hosts in climatically unstable environments; (iii) pupae are more likely to develop in sheltered sites in environments with higher predation risk. For the review, the search for articles was conducted in online databases. The inclusion criteria and information extracted were based on (1) the identity of the parasitoid wasp; (2) the identity of the host spiders; and (3) the coordinates of the locality where the interaction was recorded. In addition, I also extracted data from the location of the parasitoid pupa on the web. To measure temperature, precipitation, and climate instability, I used bioclimatic variables extracted from WorldClim. For all analyses, I used Generalized Estimating Equations (GEE) with control for phylogenetic relationships of the parasitoid species. Of the 560 articles, 100 were eligible for the review. Contrary to expectations, the diversity of interactions between polysphinctine wasps and spiders was higher at higher latitudes and in less warm and humid environments, highlighting that these interactions follow a pattern that is anomalous considering the latitude. Furthermore, there was no difference between the number of host spiders per parasitoid in more climatically unstable environments, indicating that parasitoids are associated with multiple hosts even in less unstable environments. Also, a relationship was not observed between the probability of pupae developing in shelters in environments with higher predation risk. These interactions exceed the latitudinal gradient, which meets predicted patterns for Ichneumonidae wasps and may be a reflection of the distribution of host spiders. Even in the tropics, at times when host density is low or offers risk to wasps, parasites must be pressured to explore different hosts to maintain themselves in the environment. Finally, the absence of sheltering sites may not reflect in the total vulnerability of the pupa, where other web characteristics may be related to the survival of the pupa in environments with high predation risk.

Keywords: Biogeography. Ichneumonidae. Macroecology patterns. Parasitism. *Polysphincta*.

SUMÁRIO

	Página
RESUMO	vii
ABSTRACT	viii
1. INTRODUÇÃO	14
1.1. Objetivo geral.....	18
1.1.1. Objetivos Específicos.....	18
2. REFERENCIAL TEÓRICO	19
2.1. Macroecologia.....	19
2.2. Padrões macroecológicos.....	21
2.2.1. Padrões macroecológicos das interações.....	23
2.2.2. Macroecologia das interações de parasitismo.....	25
2.3. Parasitismo em aranhas por vespas parasitoides do grupo de gêneros <i>Polysphincta</i>	29
3. MATERIAL E MÉTODOS	37
3.1. Coleta de Dados.....	37
3.2. Critérios de inclusão e extração de dados.....	37
3.3. Revisão do nome científico das espécies.....	39
3.4. Extração de dados latitudinais e bioclimáticos.....	39
3.5. Diversidade das interações pela latitude, temperatura e precipitação.....	40
4. RESULTADOS	42
5. DISCUSSÃO	48
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS	53
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	54
APÊNDICES	71
ANEXOS	84

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Ciclo de vida de uma vespa do grupo de gêneros *Polysphincta* (*Hymenoepimecis bicolor* (Brulle, 1846)) sobre a aranha hospedeira *Triconephila clavipes* (Linnaeus, 1767). **A.** Indivíduo não parasitado em sua teia. **B.** Ataque e oviposição do parasitoide sobre a aranha hospedeira. **C.** Larva em estágio inicial se desenvolvendo sobre o abdome da aranha hospedeira. **D.** Larva no último estágio de desenvolvimento sobre o abdome da aranha. **E.** Aranha morta pela larva durante o estágio final do desenvolvimento. **F.** Casulo do parasitoide suspenso na teia na teia modificada, de onde emerge a vespa adulta 29

Figura 2 - Exemplos de teias normais construídas por aranhas parasitadas e não parasitadas. **A.** Teia construída por indivíduo não parasitado da aranha *Cyclosa fililineata* Hingston, 1932. **B.** Teia construída por um indivíduo parasitado por larva de segundo estágio de desenvolvimento, com a presença de uma alta densidade de raios e espiras pegajosas. **C.** Teia-casulo construída por um indivíduo da aranha *C. fililineata* parasitado pela vespa *Polysphincta sp. nr. purcelli* (Ichneumonidae), com a presença do casulo no centro da estrutura (seta). **D.** Teia construída por indivíduo não parasitado da aranha *Cyclosa morretes* Levi, 1999. **E.** Teia construída por um indivíduo parasitado por larva de segundo estágio de desenvolvimento, com a presença de uma alta densidade de raios e espiras pegajosas. **F.** Teia-casulo construída por um indivíduo da aranha *C. morretes* parasitado pela vespa *Polysphincta janzeni* Gauld, 1991 com a presença do casulo no centro da estrutura (seta) (FONTE: KLOSS et al., 2017) 30

Figura 3 - Distribuição das interações entre vespas do grupo de gêneros *Polysphincta* (Ichneumonidae) e aranhas hospedeiras. Cada cor representa um gênero de vespa do grupo de gêneros *Polysphincta* 40

Figura 4 - Número de interações entre vespas do grupo de gêneros *Polysphincta* (Ichneumonidae) e suas aranhas hospedeiras. **A.** Relação entre o número de interações de acordo com a latitude. **B.** Relação entre o número de interações de acordo com a temperatura média anual. **C.** Relação entre o número de interações e a pluviosidade média anual 41

Figura 5 - Número de hospedeiros por vespa parasitoide em relação a instabilidade climática. **A.** Relação entre o número de hospedeiros por vespa parasitoide e a média da temperatura sazonal dos diferentes locais de ocorrência. **B.** Relação entre o número de hospedeiros por vespa parasitoide e a média da precipitação sazonal dos diferentes locais de ocorrência 42

Figura 6 - Probabilidade de ocorrência de pupas de vespas do grupo de gêneros *Polysphincta* em locais abrigados de acordo com um gradiente latitudinal 43

Figura 7 - Distribuição global das teia-casulo que possuem a presença de um local abrigado para a pupa do parasitoide..... 44

Figura 8 - Distribuição global de *cocoon webs* que não possuem a presença de um local abrigado para a pupa do parasitoide..... 44

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Relação entre o número de interações entre vespas do grupo de gêneros <i>Polysphincta</i> e aranhas, latitude e variáveis climáticas	39
Tabela 2 - Relação entre o número de aranhas hospedeiras por espécie de parasitoide e a temperatura e precipitação sazonais	41
Tabela 3 - Relação entre a probabilidade de ocorrência das pupas dos parasitoides em locais abrigados de acordo com a latitude de ocorrência da interação	42

1. INTRODUÇÃO

O gradiente latitudinal de diversidade (GLD) prevê um aumento na riqueza de espécies dos polos em direção aos trópicos (WILLIG; KAUFMAN; STEVENS, 2003; HILLEBRAND, 2004). No entanto, evidências tem sustentado que as interações bióticas também parecem responder ao GLD, apresentando um aumento na diversidade em baixas latitudes (SCHEMSKE et al., 2009). Por exemplo, interações de predação ocorrem com mais frequência em decorrência da redução da latitude e da elevação, o que provavelmente está associado a uma maior atividade de predadores ectotérmicos nos trópicos e em baixas altitudes (ROSLIN et al., 2017). Outras evidências sugerem que interações de herbivoria também seguem um padrão semelhante, visto que as plantas tropicais mais jovens sofrem maior dano de herbívoros, quando comparadas com plantas que crescem em ambientes temperados (COLEY; BARONE, 1996; MENDES et al., 2021).

O padrão latitudinal associado às interações parece ser melhor explicado quando observado pela ótica de fatores climáticos (ver MACHADO et al., 2016; LEAL; PEIXOTO, 2017; MARTINS; POULIN; GONÇALVES-DIAS, 2020). As condições climáticas (como temperatura e precipitação) são significativamente mais elevadas e ambientalmente estáveis nos trópicos durante o ano e mudanças de estações, o que favorece a produtividade e permite populações mais persistentes ao longo do tempo (MACARTHUR, 1955; BROWN, 2013), bem como tempos geracionais mais curtos e acelerados (ROHDE, 1992). Em conjunto, esses fatores devem contribuir para a maior atividade das espécies em ambientes tropicais, resultando em maiores taxas de encontros entre as espécies, o que provavelmente favorece que um maior número de interações ocorra nos trópicos (MOYA-LARAÑO, 2010).

O parasitismo é uma das interações que são influenciadas por condições climáticas e que dependem das taxas de encontro entre os parceiros (FRIESEN; POULIN; LAGRUE, 2021; SILVA; POULIN; FERREIRA, 2021; POULIN, 2021). Evidências sugerem que essas interações são mais prevalentes nos trópicos do que nas regiões temperadas (MØLLER, 1998; SCHEMSKE et al., 2009; KAMIYA et al. 2014). Além disso, alguns poucos indícios apontam que em interações de parasitismo, a especificidade ao hospedeiro aparentemente é influenciada pela variação climática (MACARTHUR, 1972; POULIN, 2021). Por exemplo, espécies de trematódeos digenéticos são associados a um menor número de peixes hospedeiros em oceanos mais quentes do que em oceanos frios, sugerindo que esses parasitas aumentam sua

especialização aos hospedeiros em oceanos com temperaturas mais elevadas (ROHDE, 1978). Entretanto, no mesmo estudo, esse padrão não foi observado para trematódeos monogenéticos, provavelmente porque a especialização dos parasitas pelos hospedeiros pode ter relação com as estratégias do parasita de obter recurso, bem como ter forte relação com traços filogenéticos dos hospedeiros (KRASNOV et al., 2007). Contudo, uma das explicações para a influência do clima sobre a especificidade dos hospedeiros tem relação com a diferença na variabilidade climática das regiões tropicais e temperadas (MACARTHUR, 1972). Como nos trópicos o clima é menos variável durante o ano, essas condições favorecem a permanência das populações no ambiente por longos períodos e devem permitir que parasitas e hospedeiros se mantenham coexistindo e interagindo por mais tempo (MØLLER, 1998; YOM-TOV; GEFFEN, 2005; BROWN, 2013). Isso provavelmente deve favorecer os parasitas a se especializarem por seus hospedeiros, já que seus hospedeiros deverão estar mais constantemente disponíveis, evitando a necessidade de colonizar novos hospedeiros (POULIN, 2021). Em contraste, o clima é mais variável durante o ano nas regiões temperadas, devido a grande amplitude climática gerada pela alta sazonalidade das estações durante o ano. Dessa forma, durante os períodos onde condições climáticas severas e adversas estão presentes, como um inverno rigoroso, a população hospedeira deve sofrer uma redução e estar menos disponível (MACARTHUR, 1955). Esse processo pode atuar como uma pressão seletiva para os parasitas reduzirem a especificidade por determinados hospedeiros em ambientes temperados, que devem necessitar irradiar sobre hospedeiros alternativos (POULIN, 2021).

Outro aspecto da vida de determinados grupos de organismos parasíticos, que possui relação com condições ambientais é o fenótipo estendido (LORETO et al., 2018; ANDRIOLLI et al., 2019; CARDOSO NETO; LEAL; BACCARO, 2019). O fenótipo estendido é a capacidade que alguns parasitas possuem de manifestar o seu genótipo por meio da indução de alterações no fenótipo do hospedeiro (DAWKINS, 1982). Esse processo é associado a modificações comportamentais que o parasita induz no hospedeiro, que contribuem para que ele tenha um aumento na probabilidade de completar o ciclo de vida (POULIN, 2010). As raras evidências da influência de condições climáticas sobre o fenótipo estendido estão relacionadas a fungos do complexo *Ophiocordyceps* (LORETO et al., 2018; ANDRIOLLI et al., 2019; CARDOSO NETO; LEAL; BACCARO, 2019). Após infectar as formigas hospedeiras, os fungos induzem alterações comportamentais que são caracterizadas pelo deslocamento das formigas parasitadas até locais altos da vegetação, o que resulta na morte dos indivíduos

parasitados em folhas e galhos, geralmente em locais com maior incidência de luz e umidade (ANDRIOLLI et al., 2019; CARDOSO NETO; LEAL; BACCARO, 2019). Nesses locais, os indivíduos parasitados morrem fixados no substrato pela mandíbula, o que garante o desenvolvimento do fungo parasita, que passa a liberar esporos sobre outras formigas que forrageiam no solo (PONTOPPIDAN et al., 2009). No entanto, nas regiões temperadas, as formigas são induzidas a subirem na vegetação e se fixarem em galhos, e não com as mandíbulas presas nas folhas, como ocorre nas regiões tropicais (LORETO et al., 2018). Dessa forma, morrendo presas aos galhos em regiões onde a sazonalidade é alta, é possível que o fungo tenha maior chance de se manter no alto da vegetação e infectar um maior número de formigas, até mesmo em momentos onde as folhas caem durante o inverno (PRESTON; SADVNE, 2013). Essa diferença no local de morte provavelmente é uma adaptação do fenótipo estendido do fungo, relacionada com a sazonalidade da região temperada, que consequentemente resultaria na morte do fungo (ANDRIOLLI et al., 2019; CARDOSO NETO; LEAL; BACCARO, 2019).

Em algumas interações parasíticas, o fenótipo estendido consiste na indução de alterações comportamentais que levam o hospedeiro a produzir um micro-habitat, que posteriormente é utilizado pelo parasita (THOMAS; ADAMO; MOORE, 2005). O micro-habitat produzido pelo hospedeiro parasitado, proporciona maiores chances de o parasita completar o seu desenvolvimento. Vespas do grupo de gêneros *Polysphincta* (Hymenoptera: Ichneumonidae) (ou polysphinctines) são bons exemplos de parasitoides que induzem as aranhas hospedeiras a produzirem uma espécie de micro-hábitat (EBERHARD; GONZAGA, 2019). Essas vespas são exclusivamente ectoparasitoides de aranhas construtoras de teias, que desenvolvem a larva sobre a aranha hospedeira (TAKASUKA, 2018). A maioria das espécies desses parasitoides são conhecidas pela capacidade que as larvas possuem em induzir alterações comportamentais nas aranhas, o que resulta na construção de uma teia modificada (teia-casulo daqui em diante), caracterizado por ser o fenótipo estendido dos parasitoides, o qual é formado por uma estrutura de fios mais resistente e ineficazes para reter insetos (EBERARD, 2001; 2013; KLOSS, 2016a; KORENKO, 2016; KORENKO; KYSILKOVÁ; CERNCKA, 2017; GONZAGA; KLOSS; SOBCZAK, 2017). As larvas dos parasitoides utilizam as estruturas modificadas durante o estágio de pupa, o que aumenta a probabilidade de sobrevivência dos indivíduos, especialmente por meio da redução das chances de colapso da teia e de predação das pupas (MATSUMOTO, 2009; KLOSS et al., 2016a).

Do ponto de vista do fenótipo estendido dos parasitoides, o *design* da teia-casulo é bem variável no grupo, constituindo uma grande diversidade de padrões de teias (EBERHARD; GONZAGA, 2019). Por exemplo, o local de fixação do casulo durante a fase de pupa apresenta grande variação entre as espécies (EBERHARD, 2000a; GONZAGA; SOBCZAK, 2007; MATSUMOTO, 2009; KLOSS et al., 2016; SOBCZAK et al., 2019a). Há registro de casulos fixados no centro das teias, suspensos por um fio conectado ao centro da estrutura ou ainda fixados no interior de abrigos foliares e estruturas de detritos (estabilimentos), os quais geralmente são presentes na teia após a produção da teia-casulo (GONZAGA; KLOSS; SOBCZAK, 2017; EBERHARD; GONZAGA, 2019). Esses abrigos podem estar ou não presentes, além de que em alguns casos, podem ser removidos como resultado da modificação e característica da teia (TAKASUKA et al. 2011; EBERHARD; GONZAGA, 2019). Nas teias das aranhas não parasitadas, os abrigos geralmente estão associados com a proteção das aranhas contra predadores visualmente orientados, proteção das ootecas e sinais de advertimento para organismos voadores, que podem provocar danos na estrutura (GONZAGA; VASCONCELLOS-NETO, 2005; EBERHARD, 2005; 2006). Entretanto, existem também casos onde as aranhas são induzidas a construir uma estrutura atípica de seda no interior da teia, em forma de cúpula, que oferece proteção contra predação, especialmente por formigas (KORENKO; PÉKAR, 2011)

As interações entre vespas do grupo de gêneros *Polysphincta* e aranhas ocorrem em latitudes que variam de 60° N a 27° S (EBERHARD; GONZAGA, 2019), o que demonstra que são distribuídas em grandes escalas espaciais e estão sujeitas a uma ampla diversidade de condições ambientais. Por conta disso, neste estudo busquei avaliar como a variabilidade de fatores espaciais e climáticos pode influenciar as interações entre vespas polysphinctines e aranhas. Minhas hipóteses para esse estudo são que: (i) a diversidade das interações entre vespas do grupo de gêneros *Polysphincta* e suas aranhas hospedeiras será maior em regiões quentes e úmidas do globo; (ii) parasitoides em ambientes mais instáveis climaticamente estarão associados a um maior número de parasitoides em ambientes menos instáveis; (iii) a probabilidade da presença de pupas se desenvolvendo dentro de locais abrigados será maior em ambientes que oferecem maior risco de predação. Para a primeira hipótese, como vespas e aranhas são animais ectotérmicos, é provável que esses organismos tenham maior atividade, assim como ciclos reprodutivos mais rápidos e contínuos em ambientes mais quentes e úmidos (KORENKO et al., 2016). Por conta disso, é razoável esperar que essas interações sejam mais

diversificadas nas latitudes mais baixas, bem como em ambientes com temperaturas e umidade mais elevadas. Já para a segunda hipótese, como uma maior especificidade aos hospedeiros é esperada em ambientes com baixa instabilidade climática, é razoável que parasitoides de ambientes com instabilidade climática mais acentuada deverão possuir maior número de hospedeiros, comparado aos parasitoides que ocorrem em ambientes com climas menos instáveis (POULIN, 2021). Além do mais, como o *design* da teia-casulo dos parasitoides é altamente variável e sua arquitetura está associada a sobrevivência da pupa contra inimigos naturais (MATSUMOTO, 2009; KLOSS et al., 2016a), espero que a probabilidade de as pupas estarem fixadas em locais abrigados aumente em direção aos trópicos, que é o ambiente que oferece maior risco de predação (ROSLIN et al., 2017).

1.1. Objetivo Geral

Avaliar padrões macroecológicos das interações de parasitoidismo entre vespas do grupo de gêneros *Polysphincta* e suas aranhas hospedeiras.

1.1.1. Objetivos Específicos

Avaliar a distribuição das interações entre vespas parasitoides do grupo de gêneros *Polysphincta* e aranhas hospedeiras descritas pelo globo;

Avaliar se a distribuição das interações entre vespas parasitoides do grupo de gêneros *Polysphincta* é maior em latitudes mais baixas e em ambientes de temperaturas mais elevadas;

Verificar se as espécies de parasitoides encontradas em ambientes com maior variação climática possuem um maior número de hospedeiros do que às espécies de parasitoides que habitam ambientes com menor variação climática;

Analisar se a presença de abrigos nas teias modificadas induzidas pelos parasitoides está associada a traços que conferem maior defesa em ambientes com alto risco de predação e condições bióticas mais severas.

2. REFERENCIAL TEÓRICO

2.1. Macroecologia

A macroecologia é uma das maiores abordagens da ecologia e vem crescendo rapidamente nos últimos anos (MCGILL, 2018). Diferentemente das abordagens dos estudos locais, voltados para a descrição empírica de processos ecológicos e no fornecimento de informações sobre a biologia das espécies, os estudos macroecológicos estão focados na investigação desses processos através de largas escalas espaciais e temporais (BROWN, 1995; GASTON; BLACKBURN, 2000). E, para alcançar uma visão mais ampla sobre tais processos, esses estudos se fundamentam em diversas áreas do conhecimento das ciências biológicas, como a biogeografia, macro e microevolução, biodiversidade, etologia, estatística e até da paleontologia (KEITH et al., 2012; MCGILL, 2018).

Apesar de trabalhos macroecológicos terem sido feitos desde muito antes da origem do termo (VON HUMBOLDT, 1852), essa abordagem somente passou a ser reconhecida como um subcampo próprio da pesquisa a partir de 1989, através do reconhecimento da necessidade de estudos mais amplos sobre padrões nas comunidades (BROWN, 1999; MCGILL, 2018). Esse reconhecimento veio por meio de evidências baseadas nas diferentes comunidades de aves e mamíferos do Hemisfério Norte, as quais, embora estivessem distantes e separadas por longos intervalos geográficos, curiosamente compartilhavam atributos ecológicos muito similares na composição da riqueza e no tamanho das espécies (BROWN; MAURER, 1987; 1989).

Na época da observação desse padrão, ecologistas buscaram explicá-lo por meio de estudos locais na área de vida das comunidades, mas falharam por ignorar contextos mais amplos (GASTON; BLACKBURN, 2000). Entretanto, Brown e Maurer (1989) buscaram observar a presença desses padrões através de escalas continentais. Para isso, usaram dados publicados sobre assembleias de aves e mamíferos norte americanos e utilizaram análises multivariadas, junto a modelos lineares, para realizar previsões sobre padrões da biodiversidade, como a riqueza, tamanho das espécies e a densidade das populações. Através dessas análises, conseguiram observar que os dados da biodiversidade apresentavam uma forte relação com a variabilidade ambiental de escalas mais largas (BROWN; MAURER, 1989). Desse modo, puderam concluir que através de observações em grandes escalas espaciais, é possível inferir sobre o surgimento desses padrões e também dos mecanismos que os geram.

Entretanto, no início da macroecologia, houveram algumas postulações ecológicas sobre esses processos. Por exemplo, que o padrão na comunidade de aves poderia ser resultado da distribuição de recurso alimentares. Como os recursos são necessários para a sobrevivência das espécies, suas distribuições aparentemente similares em diferentes áreas geram, portanto, pressões evolutivas específicas entre espécies taxonomicamente semelhantes (BROWN; MAURER, 1986; 1989). Isso explica o porquê, mesmo estando separadas geograficamente, o tamanho e a distribuição das espécies são similares entre si. Outra conclusão foi que as espécies geralmente apresentavam menor tamanho nos trópicos, onde coexistem com um maior número de espécies, justamente por compartilharem uma alta divisão e especialização pelo recurso (GASTON; BLACKBURN, 2000; MITTELBAACH et al., 2007). Atualmente, se sabe através de estudos macroecológicos até mesmo como tais atributos podem mudar em grandes escalas temporais, como é o caso de animais endotérmicos, que parecem apresentar uma redução de tamanho conforme as mudanças climáticas se tornam cada vez mais emergentes. Esse padrão foi observado para aves migratórias, que tem apresentado uma redução no tamanho do corpo e das asas durante as últimas quatro décadas (JIRINEC et al. 2021).

Contudo, a perspectiva final para o surgimento da macroecologia como um campo de pesquisa, foi que muitos processos ecológicos e evolutivos das espécies podem ser melhor compreendidos através de observações em macroescalas (BROWN; MAURER, 1989). Sendo assim, os padrões gerais das comunidades ficaram reconhecidos como padrões macroecológicos, sendo a macroecologia um subcampo da ecologia que investiga esses padrões (MCGILL, 2018). E evidentemente, após o marco do surgimento da macroecologia, houve muito a ser feito na avaliação da generalidade de padrões e na testagem de hipóteses válidas (BROWN, 1995). Os primeiros passos se basearam em encontrar padrões a partir de dados ecologicamente relevantes, buscar métodos estatísticos e operacionais para ampliar a capacidade de avaliar hipóteses, bem como solucionar as métricas das escalas (BROWN, 1999; GASTON; BLACKBURN, 1999). De qualquer modo, o entendimento sobre os processos ecológicos em largas escalas levou ao amadurecimento dessa abordagem, que se estabeleceu como uma subdisciplina da ecologia, interessada na descrição de processos ecológicos e evolutivos intrínsecos nas comunidades, na busca pela generalidade e no estabelecimento dos padrões macroecológicos.

2.2. Padrões macroecológicos

Os padrões macroecológicos são amplos e vastos, o que reflete os mecanismos que os formam e as suas possíveis explicações (GASTON, 2000; GASTON; BLACKBURN, 2000; WILLIG; KAUFMAN; STEVENS, 2003; HILLEBRAND, 2004; BROWN, 2013; WILLIG; PRESLEY, 2018; PONTARP et al., 2019). Estes são estabelecidos a partir das observações em macroescalas das comunidades e compõem um importante conjunto de informações, as quais, se tornam necessárias para entender relações gerais entre a variação desuniforme das espécies e de seus atributos ecológicos pelo globo (BROWN, 1995). Gaston e Blackburn (1999) criaram uma definição que abrange essas características, a qual diz que “os padrões macroecológicos constituem uma descrição básica das facetas da distribuição da vida na Terra e, entender o funcionamento dos processos nos quais eles se baseiam, é fundamental para entender os aspectos gerais e evolutivos da dinâmica da natureza”.

As primeiras investigações dos padrões macroecológicos foram baseadas em padrões de riqueza, diversidade, abundância, tamanho e distribuição das espécies em escalas continentais e globais (GASTON; BLACKBURN, 2000). Isso porque naquele momento, existia uma grande densidade de dados disponíveis relacionados aos traços populacionais e morfológicos das espécies (BROWN; MAURER, 1987; 1989; BROWN, 1995). A partir disso, foi possível traçar características gerais das comunidades biológicas e criar relações importantes a compressão do surgimento dessas características (GASTON; BLACKBURN, 2000). Um exemplo é a relação entre o tamanho corporal dos indivíduos, a riqueza de espécies e a capacidade de sustentar diferentes nichos, que estão positivamente correlacionados ao tamanho da área e a produtividade (BROWN; MAURER; RUSLER, 1992). Para esse padrão, a explicação prevista é que com o aumento da área, há também o aumento da disponibilidade de energia e a capacidade de sustentação da cadeia trófica, o que provavelmente permite que um maior número espécies e populações de maior tamanho sobrevivam e se relacionem nessas áreas.

Em síntese, a presença desses padrões nas comunidades sugere que aspectos da diversidade variam por fatores abióticos e bióticos da área em que as espécies estão inseridas (MACARTHUR, 1972). Esses fatores influenciam diretamente e indiretamente na estrutura, a estabilidade e o fluxo de energia das comunidades de plantas e animais, o que consequentemente altera a história evolutiva das espécies e também seus atributos (GASTON; BLACKBURN, 2000; BROWN, 2013). Por conta disso, por meio de visualizações em largas

escalas, é possível perceber uma configuração padronizada de atributos ecológicos das espécies em termos mais gerais, como por exemplo, a distribuição da vida na terra pelo gradiente latitudinal (BROWN; MAURER, 1989).

Um dos padrões mais altamente aceitos e fortemente difundidos nos estudos macroecológicos é o Gradiente Latitudinal da Diversidade (GASTON, 2000). Esse padrão prevê que a riqueza de espécies é maior nas baixas latitudes e reduz significativamente com o aumento da latitude. Em outras palavras, o número de espécies tem uma tendência de aumentar conforme a latitude vai se aproximando do centro do planeta, na linha do equador. Este é um padrão reconhecido para vários táxons, como plantas, animais e micróbios, mas que também está relacionado a uma amplitude de ambientes, seja terrestre, aquático ou marinho (WILLIG; KAUFMAN; STEVENS, 2003). Porém, apesar de uma certa generalidade, esse gradiente não é universal. Por exemplo, alguns táxons como coníferas, anfípodes, lagostins, vespas ichneumonídeos, ratazanas, formigas de savana e pinguins aparentemente apresentam uma maior diversidade em latitudes médias ou altas (WILLIG; KAUFMAN; STEVENS, 2003; BROWN, 2013; VASCONCELOS et al., 2017).

No entanto, quanto aos fatores que podem contribuir para a existência do gradiente latitudinal, parecem existir uma ampla variedade, apesar de um consenso sobre uma explicação única ainda não existir (JABLONSKI; ROY; VALENTINE, 2006; WIENS et al., 2010; WILLIG; PRESLEY, 2018). Brown (2013) destaca que os motivos que desencadeiam uma maior diversidade nas baixas latitudes, em comparação a diversidade das regiões temperadas, estão associados a processos históricos e ecológicos divergentes entre essas regiões. Por exemplo, as explicações mais conhecidas sobre processos ecológicos são voltadas para a alta produtividade nos trópicos, mediada por condições abióticas favoráveis para a cadeia fotossintética (HILLEBRAND, 2004). Como essa cadeia aumenta a capacidade de energia para as espécies, uma maior divisão e uso dessa energia resulta numa mais alta capacidade do ambiente de sustentar múltiplas espécies. Porém, esse padrão é previsto principalmente para região tropical, pois a incidência solar e a umidade são mais elevadas nessas regiões, favorecendo a fotossíntese, em contraste com a região temperada em que essas condições são menos elevadas. Outro padrão também reconhecido para as regiões tropicais são que nessas regiões, as taxas de especiação são mais elevadas, as taxas de extinção mais reduzidas, o que faz com que taxas de diversificação sejam razoavelmente mais elevadas nas baixas latitudes do que em altas latitudes (ROHDE, 1992). Isso porque temperaturas mais elevadas, baseadas na

radiação solar, resultam numa aceleração do metabolismo das espécies (ROHDE, 1992). Tal fato resulta em tempos de geração mais curtos, taxas de mutação mais rápidas, seleção mais rápida em temperaturas elevadas, assim como aumento nas taxas de encontro e interações entre organismos nessas regiões (MOYA-LARAÑO, 2010).

2.2.1. Padrões macroecológicos das interações

Embora uma síntese teórica sobre os mecanismos que desencadeiam uma maior diversidade nos trópicos ainda não tenha sido proposta, várias evidências vêm demonstrando que esse padrão se estende também para as interações bióticas (MØLLER, 1998; SCHEMSKE, 2002; MITTELBAACH et al., 2007; MOYA-LARAÑO, 2010; ROSLIN et al., 2017). As interações bióticas aparentemente são mais prevalentes e frequentes nas baixas latitudes, onde exercem uma importante força de especiação e manutenção da diversidade (SCHEMSKE et al., 2009). Além disso, os raros estudos existentes sobre padrões macroecológicos das interações bióticas, associados ao GLD, suportam evidências de uma visão generalizada de que as interações se tornam cada vez mais frequentes em latitudes mais baixas (MØLLER, 1998; SCHEMSKE et al., 2009; ROSLIN et al., 2017; MENDES et al. 2021).

Møller (1998) verificou que espécies de aves das regiões tropicais apresentaram maiores concentrações de anticorpos no sangue e maior tamanho do baço, em comparação com espécies de aves taxonomicamente correspondentes da região temperada. Tal fato só poderia ser explicado pela presença de uma maior intensidade ou diversidade de interações, no caso parasitárias, nas regiões tropicais (MØLLER, 1998). Evidências também sugere que as interações de herbivoria são mais intensas em latitudes, onde as plantas parecem sofrer maior pressão por ataque de herbívoros nos trópicos do que nas regiões temperadas (MENDES et al., 2021). Outro estudo recentemente demonstrou empiricamente que a predação é mais frequente na região equatorial e em altitudes baixas e diminui significativamente em direção aos polos e com o aumento da altitude (ROSLIN et al., 2017).

Nesse estudo, os autores utilizaram um método simples e generalizado, que consistiu em inserir em regiões de diferentes intervalos latitudinais e de altitude, modelos de lagartas feitos de massinha representando um herbívoro (ROSLIN et al., 2017). Através dessa modelagem, eles quantificaram através do tempo a frequência em que essas lagartas eram

atacadas. Foi verificado que em latitudes e altitudes mais baixas as lagartas eram atacadas com mais frequência e mais rápido. Esse padrão sugeriu uma maior intensidade de predação nesses ambientes, que esteve principalmente relacionado ao ataque de artrópodes predadores e não teve relação com aves e mamíferos (ROSLIN et al., 2017). Esse padrão parece estar relacionado com temperaturas mais elevadas na região tropical, o que aumenta a atividade de artrópodes, que são ectotérmicos, mas não influencia a atividade de predadores endotérmicos (ROSLIN et al., 2017).

Entretanto, outros padrões para as interações não estão associados especificamente ao gradiente de latitude, mas sim às condições e índices climáticos influenciando na estrutura das interações. A latitude reflete numa maior diversidade nos trópicos e muitos estudos a utilizam a seu favor por essa ser uma medida que serve proxy para índices de temperatura, onde geralmente são mais elevados nos trópicos. Nesse caso, o proxy serve como uma representação para uma determinada medida, onde nesse caso, a latitude executada é usada como uma representação para os índices de temperatura, visto que elas têm uma certa correlação evidente (WILLIG; PRESLEY, 2018; PONTARP et al., 2019). Porém, alguns estudos têm focado em avaliar a influência direta da variabilidade climática e das condições geográficas sobre a vida dos organismos (MOYA-LARAÑO, 2010; MACHADO et al., 2016; LEAL; PEIXOTO, 2017; MARTINS, POULIN; GONÇALVES-SOUZA, 2020; SILVA; POULIN; GUILHERMO-FERREIRA, 2021). Para isso, existem boas evidências associando condições abióticas sobre as interações. Por exemplo, existem evidências dos índices de precipitação e temperatura agindo sobre interações interespecíficas de mutualismo e interações intraespecíficas de acasalamento e cuidado parental (MACHADO et al., 2016; LEAL; PEIXOTO, 2017).

Sistemas de acasalamento de Opiliões demonstram que a reprodução desses animais é influenciada por índices de temperatura anual e precipitação. Foi constatado que em anos onde as temporadas mais quentes se estendem por períodos mais longos, o período de acasalamento desses animais é prolongado. Além disso, esse mesmo fator parece afetar fortemente o comportamento de cuidado parental dos Opiliões, que tende a ser mais duradouro em anos onde a temporada de acasalamento é mais longa (MACHADO et al., 2016). Já para as interações mutualísticas, um estudo de meta-análise demonstrou que índices pluviométricos fornecem grande influência sobre a força da interação mutualística entre formigas protetoras e plantas com nectários extraflorais (LEAL; PEIXOTO, 2017). Locais onde a precipitação média anual é mais baixa (indicando pouca disponibilidade de água) geralmente as espécies de formigas que

estão presentes sobre essas plantas são espécies com comportamentos mais dominantes e agressivos. Isso porque os nectários extraflorais disponíveis nas plantas, especificadamente nessas regiões, compõem o pouco recurso hídrico e alimentar para as formigas. Provavelmente, isso causou uma força seletiva sobre as espécies, em que provavelmente as espécies de formigas dominantes se estabeleceram melhor sobre as plantas nesses ambientes, já que precisam competir mais por esse recurso (LEAL; PEIXOTO, 2017). Tais indícios sobre padrões macroecológicos das interações reforçam, portanto, que as interações estão fortemente associadas a gradientes globais da diversidade e, consequentemente, a fatores climáticos (SCHEMSKE et al., 2009; MOYA-LARAÑO, 2010).

3.2.2. Macroecologia das interações de parasitismo

Interações de parasitismo estão entre as mais difundidas nos ecossistemas. Estudos recentes têm demonstrado que essas também são afetadas por variações climáticas em escalas globais (MØLLER, 1998; SCHEMSKE et al., 2009; POULIN, 2021). Parasitas são diversos, participam ativamente em inúmeros processos ecossistêmicos e atuam fortemente desencadeando processos evolutivos nas comunidades, além de ser uma proporção considerável da biodiversidade (HOLT; BOULINIER, 2005). Eles não apenas impactam humanos e outros animais de maneiras fundamentais, mas recentemente, esses organismos também se tornaram um poderoso sistema modelo para os estudos ecológicos e evolutivos (POULIN, 2021).

Quanto aos conhecimentos em macroescalas associados às interações parasíticas, existem indícios de que elas são mais intensas nas regiões tropicais (MØLLER, 1998; SCHEMSKE et al., 2009); apresentam maiores taxas de coevolução com seus hospedeiros em locais com maior produtividade e disponibilidade de energia (LOPEZ-PASCUA; BUCKLING, 2008); apresentam a diversidade afetada pela disponibilidade e distribuição de hospedeiros (MARTINS, POULIN; GONÇALVES-SOUZA, 2020); e mantém um balanço entre comportamentos mais generalistas ou mais especialistas com os hospedeiros, relacionados a fatores climáticos e tamanho da população hospedeira pelo globo (FRIESEN; POULIN; LAGRUE, 2021; DUTRA, FÉLIX; POULIN, 2021).

Entretanto, a maioria desses dados estão limitados a uma pequena diversidade de táxons de parasitas e hospedeiros. A grande maioria do conhecimento sobre as interações parasíticas em macroescalas são relacionados à modelos experimentais usando bactérias e vírus

bacteriófagos (LOPEZ-PASCUA; BUCKLING, 2008), haemosporidia parasitas de aves (DUTRA, FÉLIX; POULIN, 2021), helmintos parasitas de anfíbios e peixes (ROHDE, 1972; 1992; 1999; MARTINS, POULIN; GONÇALVES-SOUZA, 2020; FRIESEN; POULIN; LAGRUE, 2021) e à fungos do complexo *Ophiocordyceps* e suas formigas hospedeiras (LORETO et al., 2017). Só recentemente que outro grupo vem recebendo atenção para avaliações em grandes escalas, como é o caso de ecto e endoparasitas de grilos e moscas parasitas de morcegos (ERIKSON et al., 2019; SILVA; POULIN; GUILHERMO-FERREIRA, 2021).

No entanto, uma das relações do parasitismo que vem sendo discutida nas últimas décadas na área da biogeografia e macroecologia é a especificidade dos parasitas sobre seus hospedeiros (FRIESEN; POULIN; LAGRUE, 2021). A ideia central para essa discussão vem da hipótese de que a amplitude do nicho de uma espécie reduz com a latitude (MACARTHUR, 1972). Nesse aspecto, o nicho de uma espécie pode ser definido como a amplitude de recursos utilizados por uma espécie (VÁZQUEZ; STEVENS, 2004). No caso de parasitas, o nicho poderia ser associado ao número de espécies hospedeiras ou a amplitude da diversidade taxonomica de hospedeiros utilizados por uma única espécie de parasita (KRASNOV et al., 2007; POULIN, 2021). Looftveet et al. (2013) argumenta que o encontro de múltiplos hospedeiros pode ter relação com duas hipóteses principais: a densidade da população do parasita e a do hospedeiro. Em casos da densidade da população de parasitas, uma alta densidade pode resultar nos parasitas encontrando acidentalmente com hospedeiros alternativos, ou pela necessidade de encontrar novos hospedeiros para sustentar uma população densa. Outro aspecto pode estar relacionado a densidade da população hospedeira, que em casos onde a população hospedeira é muito reduzida ou escassa, os parasitas devem buscar se irradiar sobre múltiplos hospedeiros para manter a população viável e também evitar uma co-extinção (LOOTVEET et al. 2013).

Dentro da hipótese de restrição de nichos (MACARTHUR, 1972), é previsto que em determinados momentos do ano, ambientes muito sazonais, ou seja, que apresentam uma grande amplitude de variação no clima durante o ano, podem gerar condições muito adversas para as populações de hospedeiros, como por exemplo, durante um inverno rigoroso. Tal circunstância deve levar a uma redução dessas populações em determinadas épocas do ano e forçar os parasitas a necessitarem de buscar novos hospedeiros em momentos onde a população do seu principal hospedeiro é muito baixa (MACARTHUR, 1955). Em contraste, como nos trópicos a

produtividade é alta e o clima é menos sazonal e, portanto, apresenta uma menor amplitude de variação climática durante o tempo, as populações de hospedeiros devem ser mais constantes e permitirem que os parasitas interajam mais tempo com seus hospedeiros, o que deve refletir numa especialização pelo hospedeiro (POULIN, 2021). Entretanto, apesar dessa argumentação existir a mais de décadas, até onde sei, poucos estudos buscaram relacionar os aspectos da amplitude da variação climática com relação a especificidade dos hospedeiros.

Esse aspecto foi recentemente discutido por Poulin (2021), que abrangeu alguns dos aspectos da vida dos parasitas a regras definidas da biogeografia. Nesse estudo, ele discutiu a regra de MacArthur (1972) sobre a ecologia de parasitas e apontou que ambientes com maior previsibilidade climática, ou seja, ambientes menos sazonais e mais estáveis climaticamente, os parasitas deveriam ser mais especializados sobre os hospedeiros, em relação aos seus do que homólogos das regiões temperadas. No entanto, como o próprio Poulin (2021) aponta, as únicas evidências que sustentam essa relação são baseadas em apenas dois estudos (ROHDE, 1978; KRASNOV et al., 2007), os quais se basearam em gradientes latitudinais e temperatura. No estudo com helmintos, Rohde (1978) observou que helmintos trematódeos digenéticos possuem menos hospedeiros em oceanos quentes do que oceanos mais frios, demonstrando que de certa forma, a especificidade do parasita está brevemente associada ao gradiente latitudinal. Entretanto, no mesmo estudo não foi encontrada uma relação de variação na especificidade para helmintos monogênicos (ROHDE, 1978). O autor argumenta a diferença do padrão para os dois parasitas pode ter relação com diferentes estratégias ecológicas utilizadas por esses parasitas, mas que o padrão do aumento na especificidade em mares quentes pode estar associado a nichos mais estreitos. Em outro estudo, buscando avaliar a regra de estreitamento de nicho em diferentes latitudes, Krasnov et al. (2007) observaram que a especificidade de pulgas a seus hospedeiros aumenta com a redução da latitude. Entretanto, nesse mesmo estudo os autores observaram que esse padrão não está relacionado a utilização de um maior número de hospedeiros por pulgas em latitudes mais altas, mas sim que a amplitude taxonômica utilizada pelos hospedeiros reduz com a latitude (KRASNOV et al., 2007). Através dessas poucas evidências, pode se sugerir que a amplitude de nicho pode, de alguma forma, influenciar na especificidade individuais das espécies parasitas aos seus hospedeiros. Porém, mais investigações se fazem necessárias, principalmente aplicando condições abióticas sobre esse padrão para entender melhor essa relação.

No entanto, outro aspecto da vida dos parasitas ainda pouco explorada é a macroecologia de interações parasíticas que manipulam adaptativamente o fenótipo de seus hospedeiros. Esse atributo de alguns parasitas é conhecido como fenótipo estendido (DAWKINS, 1982). O fenótipo estendido é a capacidade que alguns parasitas possuem em alterar o comportamento de seus hospedeiros. Essas alterações comportamentais geralmente levam ao aumento do *fitness* do parasita, por resultarem no aumento das chances de sobrevivência e transmissão do parasita (POULIN, 2010). As alterações mais comuns envolvem, o aumento nas taxas de transmissão de hospedeiros vetores, o que aumenta a capacidade de transmissão do parasita na população hospedeira (ROGERS; BATES, 2007); deslocamento espacial do hospedeiro, que resulta no deslocamento do hospedeiro parasitado para ambientes mais favoráveis para o desenvolvimento de determinado estágio da vida do parasita (THOMAS; ADAMO; MOORE, 2005); favorecimento da transmissão trófica, onde há um aumento na frequência de comportamentos do hospedeiro que o expõe a predação, geralmente por animais que são hospedeiros definitivos do parasita (BETHEL; HOLMES, 1977); mudanças comportamentais dos hospedeiros que levam o hospedeiro a produzir microhabitats que servem de abrigo para uma determinada fase da vida do parasita (EBERHARD, 2000a).

Entretanto, evidências da variabilidade do fenótipo do parasita em grandes escalas ainda são escassas. Provavelmente, a única evidência existente está relacionada à fungos do complexo *Ophiocordyceps* e suas formigas “zumbis”, e sugerem que o fenótipo estendido é influenciado por condições sazonais das zonas temperadas e divergem de acordo com as latitudes e fatores climáticos (LORETO et al., 2017). As interações entre os fungos desse complexo e os grupos de formigas hospedeiras são conhecidas pelo fato desses fungos induzirem formigas operárias a saírem de suas trilhas, subirem na vegetação e morrerem presas a galhos ou folhas em extratos mais altos da vegetação (PONTOPPIDAN et al., 2009). Após a morte da formiga hospedeira, o fungo desenvolve uma estrutura reprodutiva, por onde passa a liberar esporos e infectar novas formigas. A evidência está relacionada ao fato de que nas florestas temperadas, onde plantas tendem a perder a folhagem devido à forte sazonalidade, as formigas geralmente são induzidas a morrerem presas aos galhos (LORETO et al., 2017). Enquanto que as espécies de formigas parasitadas presentes nas florestas tropicais, geralmente morrem presas e aderidas abaixo de folhas. Isso sugere que durante o processo de coevolução com as formigas hospedeiras, a manipulação de comportamento causada por esse fungo foi selecionada de acordo com as condições sazonais do ambiente (LORETO et al., 2017). Não apenas isso, mas o fenótipo

estendido desses parasitas também é influenciado por fatores climáticos de luminosidade e umidade, onde as formigas parecem percorrerem maiores distâncias e alturas em busca de locais mais úmidos e luminosos, favoráveis ao fungo (PONTOPPIDAN et al., 2009; ANDRIOLLI et al., 2019; CARDOSO NETO; LEAL; BACCARO, 2019).

Através dessas constatações, é possível indicar que: (1) a biologia das interações, de um modo geral, é influenciada por fatores climáticos; (2) a diversidade e a intensidade das interações são maiores nas baixas latitudes e regiões tropicais; (3) interações parasíticas envolvendo manipulação de comportamento de hospedeiros, baseadas no fenótipo estendido dos parasitas, parecem convergir adaptativamente em resposta ao ambiente.

3.3. Parasitismo em aranhas por vespas parasitoides do grupo de gêneros *Polysphincta*

O grupo de gêneros *Polysphincta*, também denominado recentemente de Vespas-de-Darwin (KLOPFSTEIN et al. 2019), é um conhecido grupo de vespas parasitoides, no qual todos os seus representantes são ectoparasitoides exclusivos de aranhas vivas construtoras de teias. Todos os 25 gêneros que compõem esse grupo fazem parte de uma linhagem monofilética da tribo Ephialtini, a qual, em última instância, é uma das muitas que compõe a grande e diversa família Ichneumonidae (Hymenoptera) (MATSUMOTO, 2016; PÁDUA, 2018). O grupo de gêneros *Polysphincta* possui uma grande diversidade de espécies descritas, com 298 espécies válidas, incluindo sete espécies fósseis, que são distribuídas em uma variedade de ambientes (MATSUMOTO, 2016; KLOSS et al. 2018; VARGA et al., 2018; VARGA; RESHCHIKOV, 2018; SOBCZAK et al., 2018; 2019; CHOI et al., 2019; HIGA; PENTEADO-DIAS, 2020; PÁDUA; KLOSS, 2020; PÁDUA et al., 2020a; 2020b; 2021; YU et al., 2022). Essas espécies estão associadas a uma diversidade de aranhas hospedeiras, sendo registradas em aranhas orbitelas (Araneidae, Nephilidae e Tetragnathidae), construtoras de teias de lençol (Linyphiidae) e de teias irregulares (Theridiidae) (GAULD; DUBOIS, 2006; MATSUMOTO, 2016).

As vespas polysphinctines são bons exemplos de organismos parasitas que apresentam uma ampla distribuição geográfica com os seus hospedeiros. As interações entre esses organismos ocorrem em latitudes que variam de 60° N a 27° S (EBERHARD; GONZAGA, 2019), o que demonstra que ocorrem em amplas faixas geográficas e, portanto, estão sujeitas a

uma ampla variedade de condições ambientais. Embora os Ichneumonidae representem uma das poucas exceções ao conhecido aumento da diversidade de espécies nas baixas latitudes (OWEN, JANZEN, 1981; TIMMS; SCHWARZFELD; SÄÄKSJÄRVI, 2016), ainda existem poucas informações sobre a distribuição global das vespas que compõe a família e sobre esse padrão (OWEN; CHANTER, 1970; VEIJALAINEN et al., 2012a; 2012b; QUICKLE, 2012; PÁDUA et al., 2020).

No entanto, o que torna as vespas polysphinctines conhecidas não é unicamente sua distribuição geográfica ou sua ampla diversidade de espécies. Elas são principalmente conhecidas pelas peculiaridades da sua biologia. Essas vespas são ectoparasitoides cenobiontes exclusivos de aranhas construtoras de teias, que são mantidas vivas até o final do desenvolvimento larval (FITTON; SHAW; GAULD, 1988; GAULD DUBOIS, 2006; MATSUMOTO 2016). Por conta disso, elas desenvolveram diversas estratégias para conseguir atacar e suprimir as aranhas ativas em suas teias (TAKASUKA et al., 2021). Essas estratégias estão associadas com: conseguir atacar a aranha na teia de diferentes formas; produzir e inocular substâncias paralisantes para manter a aranha imóvel durante o ataque; adaptações morfológicas e fisiológicas que garantem a deposição e fixação do ovo sobre a aranha; comportamentos que consistem em encontrar e remover ovos previamente depositados sobre a aranha por outras vespas, de forma a reduzir a competição entre larvas e garantir o desenvolvimento da própria prole (EBERHARD, 2000; GONZAGA SOBCZAK, 2007; WENG; BARRANTES, 2007; MATSUMOTO, 2009; TAKASUKA et al., 2009; TAKASUKA ; MATSUMOTO, 2011a; 2011b; KLOSS et al., 2016; EBERHARD, 2019; TAKASUKA et al., 2019).

Por conta de sua estratégia de parasitoidismo cenobionte, esses parasitoides permitem que durante o parasitismo, a aranha ainda mantenha seu desenvolvimento, alimentação e construção das teias normalmente até ser totalmente consumida pela larva parasitoide (EBERHARD, 2000b; 2010a). O que ocorre é que após o ataque, a vespa deposita um único ovo sobre o abdome ou cefalotórax da aranha hospedeira, a qual dará origem a uma larva. Essa larva se desenvolve sobre a aranha hospedeira succionando sua hemolinfa, através de perfurações causadas no seu exoesqueleto (EBERHARD, 2000b). Em seguida, a larva mantém o crescimento até os instares finais do seu desenvolvimento, até o momento em que irá terminar de consumir completamente a aranha, deixando apenas a carcaça da aranha morta (Figura 1).

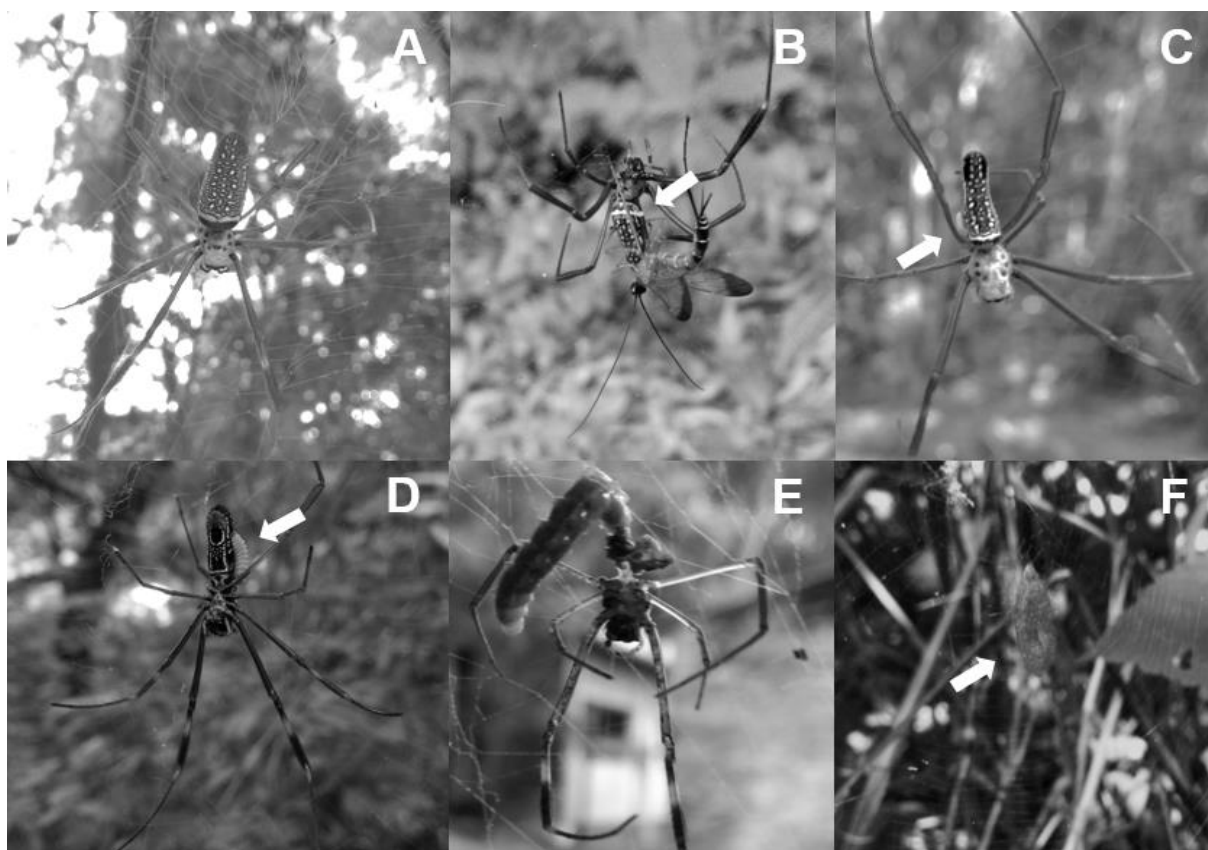


Figura 1 – Ciclo de vida de uma vespa do grupo de gêneros *Polysphincta* (*Hymenoepimecis bicolor* (Brulle, 1846)) sobre a aranha hospedeira *Triconephila clavipes* (Linnaeus, 1767). **A.** Indivíduo não parasitado em sua teia. **B.** Ataque e oviposição do parasitoide sobre a aranha hospedeira. **C.** Larva em estágio inicial se desenvolvendo sobre o abdome da aranha hospedeira. **D.** Larva no último estágio de desenvolvimento sobre o abdome da aranha. **E.** Aranha morta pela larva durante o estágio final do desenvolvimento. **F.** Casulo do parasitoide suspenso na teia na teia modificada, de onde emerge a vespa adulta.

Além das estratégias para conseguir imobilizar e se desenvolver sobre a aranha hospedeira, as larvas dessas vespas causam alterações no comportamento de construção das teias das aranhas hospedeiras, o que resulta no aumento da adaptabilidade do parasitoide (EBERHARD, 2000a; KLOSS et al., 2016a). Essa alteração comportamental da aranha ocorre ao fim do desenvolvimento larval e é mediada pela inoculação de substâncias químicas ainda desconhecidas no corpo da aranha (EBERHARD, 2001; EBERHARD, 2010), mas que sugere-se que seja relacionada ao hormônio ecdisona (KLOSS et al. 2017; EBERHARD; GONZAGA, 2019). O que ocorre é que durante os momentos finais do último ínstar larval, a aranha passa a ser induzida a construir uma teia que geralmente segue uma arquitetura reduzida, mais resistente e duradoura, e que recebe o nome de “teia-casulo” (EBERHARD, 2000a). Essa teia é

caracterizada por, na maioria dos casos, conter menos elementos que a teia “natural” da aranha, geralmente relacionados aos elementos de captura da teia (espiras) e número de raios. Por fim, após a produção dessa teia, a larva parasitoide mata a aranha e, em seguida, tece um casulo aderido à essa teia, onde entra em fase de pupa e permanece durante alguns dias, até emergir como um novo adulto.

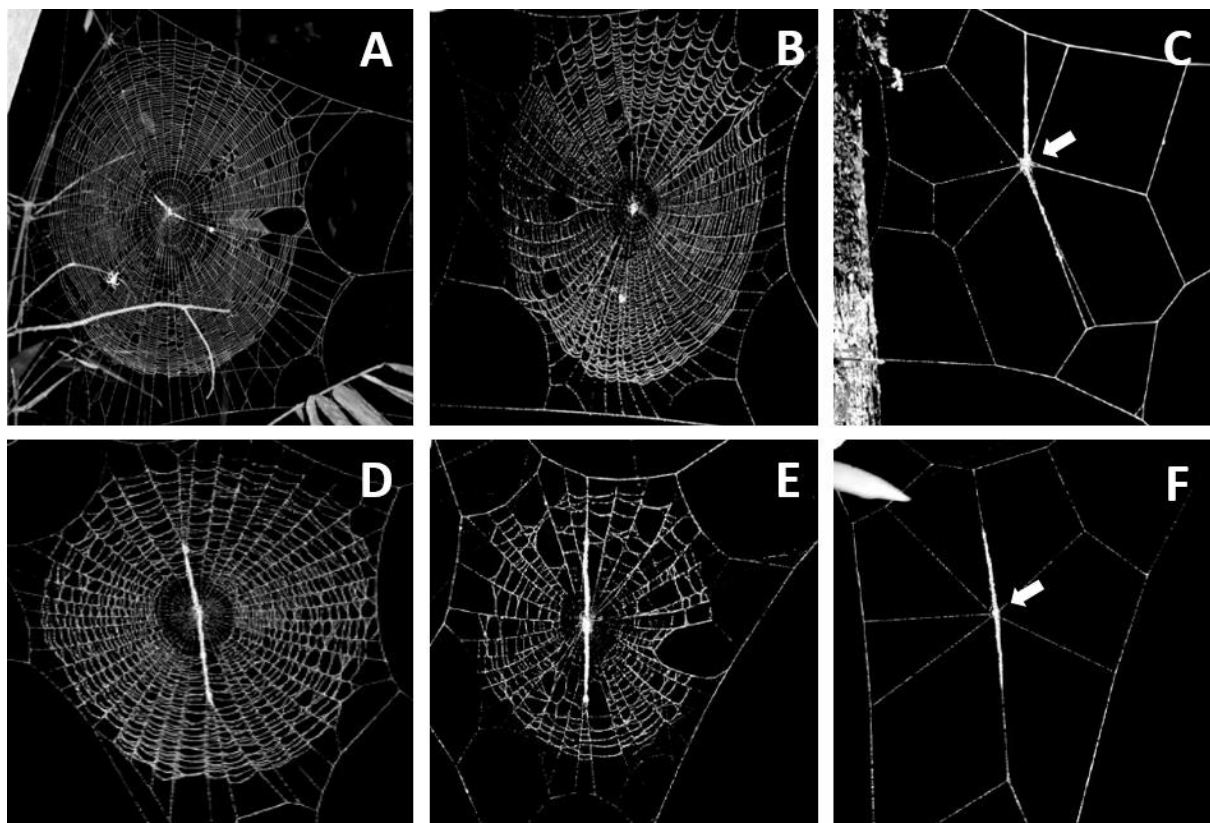


Figura 2 – Exemplos de teias normais construídas por aranhas parasitadas e não parasitadas. **A.** Teia construída por indivíduo não parasitado da aranha *Cyclosa fililineata* Hingston, 1932. **B.** Teia construída por um indivíduo parasitado por larva de segundo estágio de desenvolvimento, com a presença de uma alta densidade de raios e espiras pegajosas. **C.** Teia-casulo construída por um indivíduo da aranha *C. fililineata* parasitado pela vespa *Polysphincta sp. nr. purcelli* (Ichneumonidae), com a presença do casulo no centro da estrutura (seta). **D.** Teia construída por indivíduo não parasitado da aranha *Cyclosa morretes* Levi, 1999. **E.** Teia construída por um indivíduo parasitado por larva de segundo estágio de desenvolvimento, com a presença de uma alta densidade de raios e espiras pegajosas. **F.** Teia-casulo construída por um indivíduo da aranha *C. morretes* parasitado pela vespa *Polysphincta janzeni* Gauld, 1991 com a presença do casulo no centro da estrutura (seta) (FONTE: KLOSS et al., 2017)

Apesar dos estudos acerca da biologia dessas interações só terem se intensificado a partir dos anos 2000, com os registros e avaliações de Eberhard (2000a), os primeiros registros de

uma teia modificada foram baseados na observação de um casulo por De Geer (1771), pendurada em uma teia de aranha altamente reduzida e de poucos fios (GONZAGA; KLOSS; SOBCZAK, 2017). Mas também, Nielsen (1923; 1935) fez grandes contribuições acerca da biologia desses parasitoides. Ele realizou diversos registros de aranhas parasitadas na Diversidade, o que permitiu descrever algumas características dos parasitoides como o ciclo de vida, cor e estrutura dos casulos e sobre a estrutura da teia e local onde o casulo foi construído, constatando esses aspectos como fases naturais do ciclo de vida e reprodutivos dessas vespas.

Atualmente, sabe-se que a modificação comportamental confere adaptabilidade e aumenta as chances de sobrevivência do parasitoide durante sua fase de pupa. Em um estudo, Eberhard (2001) observou o comportamento de construção da teia-casulo da aranha *Leucauge argyra* (Walckenaer, 1841) enquanto submetida à modificação comportamental pela larva da vespa *Hymenopimecis argyraphaga* Gauld, 2000, e verificou que durante a manipulação do comportamento a aranha aparentemente se mantém presa nas rotinas iniciais da construção da teia. Essa “prisão de rotina” mantém a aranha produzindo constantemente novos fios sobre os raios que já foram construídos, o que acaba conferindo um reforço para a *cocoon web* e um aumento na sua resistência, o que não é uma característica da teia normal da aranha. Além disso, por conta desse comportamento, estruturas de captura não são construídas nas teias e o reforço dos raios mantém a dimensão da teia reduzida. Por conta disso, Eberhard (2001) sugeriu que essa teia deveria aumentar as chances de sobrevivência do parasitoide, por correr menos risco de ser quebrada por interceptação de insetos alados e detritos que pudessem cair e colidir com a teia.

Entretanto, a primeira confirmação sobre os benefícios das teias modificadas para os parasitoides foi obtida em teias-casulo construídas pelas aranhas *Agelena limbata* Thorell, 1897, que são parasitadas pela vespa *Brachyzapus nikkoensis* (Uchida, 1928) (MATSUMOTO, 2009). A aranha *A. limbata* constroi teias funil na vegetação e, normalmente, fica próxima à abertura da teia, esperando suas presas. No entanto, quando parasitada pela larva de *B. nikkoensis*, a aranha é manipulada a produzir uma espécie de véu de seda na abertura da teia, que fica bloqueada (MATSUMOTO, 2009). Após construir esse véu, a aranha é morta pela larva, que por sua vez, constrói seu casulo dentro da teia fechada. Em situações onde a estrutura do véu foi removida manualmente, a maior parte das pupas observadas no estudo foram mortas por ataque de formigas predadoras. Mais tarde, Kloss et al. (2016a) realizaram um estudo de manipulação comportamental, utilizando duas espécies de aranhas *Cyclosas* parasitadas por

larvas de *Polysphincta purcelli* Gauld, 1991 e *Polysphincta janzeni* Gauld, 1991. Nesse estudo, eles removeram aranhas parasitadas que tiveram o comportamento manipulado de suas teia-casulo e, posteriormente, as inseriram em teias normais construídas por aranhas não-parasitadas. Enquanto isso, para efeito de comparação, os autores utilizaram um outro grupo de aranhas parasitadas, que após construírem a teia modificada, foram removidas da sua teia normal e depois reinseridas na mesma. Por fim, foi observado que as pupas fixadas em teias normais são mais suscetíveis à morte do que as pupas fixadas nas teias-casulos. O maior risco de morte observado esteve principalmente associado a predação por formigas e colapso da teia provocado por queda de folhas e galhos (KLOSS et al., 2016a).

Além da estrutura das teias-casulos estarem associadas à sobrevivência dos parasitoides, os mecanismos de ativação da manipulação parecem estar relacionados à sobrevivência a diferentes ambientes e condições. Por exemplo, existem casos em que a arquitetura das teias-casulos se assemelha às teias de ecdise da aranha hospedeira, a qual apresenta uma arquitetura reduzida e que somente é construída por algumas espécies de aranhas no momento em que realiza a troca do exoesqueleto (TAKASUKA et al., 2015). A redução da arquitetura das teias de ecdise é categorizada por reduzir as chances de ser quebrada por colisão de outros animais no momento da muda da aranha, já que nesse momento a aranha fica vulnerável ao ambiente. Por conta disso, o comportamento alterado parece ser uma sub-ativação de comportamentos inatos da aranha hospedeira, a qual é ativada por indução do parasitoide para se aproveitar desses comportamentos. Nesse caso, os autores sugerem como uma sub-ativação pois aranhas com o comportamento alterado geralmente não seguem todas as rotinas de construção dessas teias. Pelo contrário, elas aparentemente permanecem presas nas primeiras rotinas da construção da teia (EBERHARD, 2001; 2010a). Outros exemplos são teias modificadas de algumas aranhas da região Paleártica, as quais são semelhantes apenas às teias construídas durante a hibernação (KORENKO; PEKAR, 2011). As aranhas dessa região constroem uma estrutura de cúpula feita de fios no centro das teias, de forma que as ajudam a sobreviver ao inverno. Os parasitoides parecem se aproveitar desse mecanismo da aranha, induzindo às aranhas hospedeiras a construírem uma cúpula semelhante às teias modificadas, onde empupam (KORENKO; PEKAR, 2011). Dessa forma, a manipulação comportamental das aranhas pode ser baseada na exploração de mecanismos associados a variações comportamentais que asseguram maiores chances de proteção e sobrevivência nos diferentes ambientes.

Existe uma variedade de padrões nas arquiteturas de teias-casulos induzidas pelos parasitoides. Variações estruturais do padrão, em geral, incluem: adição de fios de barreira (EBERHARD, 2013; GONZAGA et al., 2015); a produção de uma estrutura em formato de cúpula, formada por vários fios entrelaçados em forma de um véu, onde a larva parasitoide produz o casulo para empupar no interior da estrutura e fica protegido contra predadores (MATSUMOTO, 2009); teias com fios reforçados; número reduzido de raios e a despadroneização da disposição dos fios centrais da teia (GONZAGA; SOBCZAK, 2007; GONZAGA et al., 2010; TAKASUKA, 2021). Além disso, as teias-casulos podem variar de *desing* com base na presença ou ausência de abrigos. Os abrigos podem ser constituídos por: (1) uma folha seca e enrolada onde o parasitoide produz a pupa (GONZAGA; SOBCZAK, 2007; SOBCZAK et al., 2012b; 2014; GONZAGA et al., 2016); (2) permanência do estabelecimento da aranha na teia-casulo, a qual é uma estrutura de detritos que a aranha dispõe no centro da teia e que confere proteção visual contra predadores. Nessas situações, a larva mata a aranha e constrói seu casulo entre os detritos, no centro da estrutura do estabelecimento (EBERHARD, 2010a; KLOSS et al., 2016a); (3) abrigos relacionados à produção de uma estrutura de cúpula, a qual é produzida geralmente por espécies da região Paleártica (KORENKO; PEKAR, 2011).

Sabendo disso, como existe nesse grupo de parasitoides uma ampla gama de variações no fenótipo estendido, pode ser que essas variações sejam decorrentes de relações com o clima. Nas regiões tropicais, por exemplo, as teias modificadas mais prevalentes podem ser aquelas que possuem abrigos, pois devem estar associadas à proteção contra predadores e hiperparasitoides, os quais são mais ativos nas baixas latitudes (ROSLIN et al., 2017). Além disso, como nas regiões mais frias do globo, as teias modificadas devem estar mais relacionadas à proteção contra adversidades climáticas (KORENKO; PEKAR, 2011).

Por fim, como vespas e aranhas são animais ectotérmicos, é provável também que esses organismos tenham maior atividade, assim como ciclos reprodutivos mais rápidos e contínuos, em ambientes quentes e úmidos (GONZAGA, KLOSS, SOBCZAK, 2017). Isso pode resultar em maior diversidade de interações em ambientes tropicais. Ainda, o fato dos ambientes quentes e úmidos (tropicais) possuírem menor variação climática ao longo do ano, resulta na manutenção de populações hospedeiras mais estáveis, quando comparado com ambientes com maior sazonalidade. Esse fato pode resultar em maiores níveis de especialização em ambientes tropicais, o que não deve ocorrer em ambientes com severas variações climáticas, onde os

parasitoides convivem com grandes flutuações nas populações hospedeiras ao longo das estações.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1. Coleta de Dados

A busca por artigos referentes às interações entre vespas polysphinctineas e aranhas foi realizada no mês de junho de 2021, nas bases de dados ISI Web of Knowledge, Scopus e Google Scholar. Dentro das três bases de dados, utilizei como palavras-chave: “cocoon web”, “Polysphinctine”, “Ephialtini” e também a palavra chave “behavioral manipulation” & “spider?” na Scopus e ISI Web of Knowledge. Não houve qualquer especificação do ano da publicação. Durante a busca, artigos ilegíveis ou não traduzíveis foram excluídos automaticamente da revisão. Além disso, também foram analisadas as listas de referências dos artigos encontrados nas bases de dados online, com o objetivo de aumentar o alcance na busca por artigos. No total, foram obtidas para a triagem de artigos 528 publicações provenientes das bases de dados e mais 32 publicações que foram selecionados por meio das listas de referências dos artigos revisados (ver Fluxograma PRISMA – Apêndice 1).

4.2. Critérios de inclusão e extração de dados

As publicações encontradas nas bases de dados tiveram seu resumo examinado. Os artigos elegíveis para a revisão foram aqueles que citaram a interação entre vespas parasitoides, que exclusivamente pertencem ao grupo de gêneros *Polysphincta*, associados a suas aranhas hospedeiras. Contudo, a descrição das interações somente foi incluída em nossa base de dados nos casos em que a localidade de ocorrência da interação foi citada. Sendo assim, as informações extraídas dos artigos foram referentes a: (1) identidade das espécies de parasitoides polysphinctines; (2) identidade das aranhas hospedeiras dos parasitoides descritas em cada artigo; (3) localidade em que a interação foi registrada. Para essa revisão, dados sobre as interações provenientes de teses e dissertações foram evitados. No entanto, as teses e dissertações selecionadas para a revisão tiveram as informações verificadas, e somente foram consideradas quando os registros não foram publicados em artigos (somente um caso: MESSAS, 2014).

Para a extração de dados das localidades da interação, levei em consideração as coordenadas geográficas onde o estudo foi conduzido e também informações adicionais

disponibilizadas pelo autor sobre o local de ocorrência da interação. Dessa forma, as coordenadas geográficas do local de ocorrência foram obtidas pela: (1) descrição do autor; (2) busca no Google Earth do local descrito pelo autor, procedimento que foi aplicado em situações onde o autor não descreveu as coordenadas, mas citou o local em que a interação foi registrada; (3) nas situações onde o autor citou apenas a cidade ou região em que a interação foi registrada, utilizei as coordenadas do centro da cidade ou da região citada pelo autor, que também foram obtidas no Google Earth. Embora através desses meios de obtenção das coordenadas possa haver uma certa variação sobre o ponto exato onde cada interação foi registrada, essa variação certamente ocorre numa extensão muito reduzida comparada a escala do estudo. Por conta disso, é uma variação que dificilmente afeta os resultados.

Em artigos da taxonomia de vespas do grupo de gêneros *Polysphincta*, informações sobre as interações somente foram extraídas quando houve o registro da vespa e o hospedeiro, bem como o local onde foram observados. Para isso, segui as subseções de espécimes examinados e material-tipo, o que permitiu obter as informações. Além disso, nesses artigos, o registro da interação somente foi considerado quando o autor ou o coletor registrou a larva parasitoide se desenvolvendo sobre a aranha hospedeira, antes da aranha ser morta. Segui esse critério para evitar as chances de erro na identificação da espécie da aranha hospedeira. Esse erro pode ocorrer nas situações em que a aranha já havia sido morta e, por isso, a identificação da espécie da aranha foi feita pela teia-casulo.

Os dados referentes ao local de fixação do casulo da pupa na teia-casulo foram extraídos com base na descrição do autor, junto com as imagens das teias descritas no artigo. Duas categorias de pupa foram estabelecidas para a avaliação ao risco de predação: pupas sem abrigo, sendo aquelas fixadas à teia através de um único fio ou vários fios, onde o casulo se mantém visualmente exposto ao ambiente (Anexo 1A,B); e pupas abrigadas, sendo aquelas onde os casulos estão visualmente abrigados, estando no estabilimento, dentro de um abrigo foliar e em estruturas de seda em formato de cúpula (Anexo 1C-E). No caso das pupas que se desenvolvem em estabilimentos, consideramos que o estabilimento atua como uma proteção críptica para o casulo da pupa e, por isso, deve ser eficiente contra predadores visualmente orientados (EBERHARD, 2005; 2006; GONZAGA; VASCONCELLOS-NETO, 2005).

4.3. Revisão do nome científico das espécies

Após a extração da informação das espécies envolvidas nas interações, todos os nomes científicos das espécies de vespas e também aranhas foram revisados e atualizados quando necessário. Para a revisão dos nomes das espécies de vespas polysphinctines, segui a base de dados online *Taxapad* (<https://www.catalogueoflife.org>) (YU et al., 2022), a qual consta o nome e atualizações do nome mais recente das espécies de parasitoides. Já as espécies de aranhas foram revisadas por meio do *World Spider Catalog* (<https://wsc.nmbe.ch>), a qual é uma base de dados online, atualizada diariamente, que consta o nome científico de todas as espécies de aranhas descritas no mundo.

4.4. Extração de dados latitudinais e bioclimáticos

Para avaliar as relações da diversidade das interações pelo globo, utilizei dados de latitude e de variáveis bioclimáticas do local de ocorrência das interações. Utilizei como medida para determinar a faixa latitudinal de ocorrência, o valor da mediana da latitude dos locais de ocorrência de cada parasitoide e seus hospedeiros, os quais foram obtidos por meio dos artigos revisados. Além disso, usei essa medida como uma forma de estabelecer a faixa latitudinal de ocorrência do parasitoide e seus hospedeiros associados. Isso foi feito como uma forma de evitar o efeito gerado por diferenças na quantidade de trabalhos por cada espécie de parasitoide, bem como evitar o efeito causado pela quantidade de localidades diferentes em que cada parasitoide foi citado sobre um hospedeiro.

As variáveis bioclimáticas foram obtidas por meio do WorldClim (BIO 1, 4, 12 e 15; www.worldclim.org/) e extraídas por meio do pacote *Raster* (HIJMANS, 2021) no programa R (R CORE TEAM, 2021), utilizando uma resolução de 10 minutos. Utilizei como variáveis operacionais para medir calor e umidade, as médias da temperatura média anual e da precipitação média anual dos locais de ocorrência de cada parasitoide, com o objetivo de verificar se essas interações são mais diversas em latitudes mais baixas. Já como medida para a variabilidade climática, utilizei dados da sazonalidade da temperatura e sazonalidade da precipitação. Os dados da sazonalidade da temperatura são bons indicativos para a variabilidade climática, por esses serem baseados no desvio padrão da temperatura média anual (expressos por *100 no WorldClim). Já dados da precipitação sazonal, são fornecidos pelo coeficiente de

variação das médias da precipitação anual. Dessa forma, para avaliar o efeito da instabilidade climática sobre os locais de ocorrência das interações, consideramos que os dados da temperatura sazonal e precipitação sazonal servem como bons representantes da variabilidade climática. Além disso, eles surgem efeito na nossa análise pois esses animais respondem fortemente à sazonalidade ambiental (OWEN; CHANTER, 1970; OWEN, 1981; LUBIN, 1978).

4.5. Diversidade das interações pela latitude, temperatura e precipitação

Todas as análises foram realizadas no programa R (R CORE TEAM, 2021), usando o pacote *phylolm*. Para realizar as análises, foram utilizadas Equações de Estimativas Generalizadas (EEG). Utilizei como medida para a diversidade das interações, o número de interações baseados no número de hospedeiros de cada parasitoide. Para verificar se a diversidade das interações é maior em latitudes mais baixas e em locais mais quentes e úmidos, utilizei como variável resposta o número de espécies hospedeiras associadas a cada espécie de parasitoide e a variável preditora foram, separadamente, os dados da mediana da latitude, a média da temperatura média anual e a média da precipitação média anual dos locais de ocorrência dos parasitoides junto a seus hospedeiros. Para avaliar se parasitoides estarão associados a um maior número de hospedeiros em ambientes com maior variabilidade climática, também utilizei como variável preditora, o número de espécies hospedeiras por espécie de parasitoide e como variável resposta, os valores da média da sazonalidade de temperatura e precipitação dos locais de ocorrência de cada parasitoide junto a seus hospedeiros. Nesse sentido, o número de interações e a especificidade dos hospedeiros foi medido pelo número de hospedeiros aos quais cada espécie de parasitoide é associado (LIMBERY, 1989). Em ambas as análises de EEG foram usadas distribuições de erros Poisson. Além disso, utilizei o número de artigos publicados em que cada espécie de parasitoide foi citado, como covariável. O objetivo do uso do número de artigos como covariável foi o controle do viés de artigos em uma determinada faixa latitudinal, o que pode refletir um viés do coletor.

Para avaliar se existe uma relação entre casulos de pupas produzidos dentro de locais abrigados, em ambientes que oferecem maior risco de predação, utilizei a latitude do local de ocorrência da interação como *proxy* para o risco de predação. O uso da latitude como *proxy* para o risco de predação é algo bem estabelecido, sendo que o risco de predação aumenta

conforme se reduz a latitude (ROSLIN et al., 2017). Nessas análises, utilizei EEG com distribuição de erros binomial, onde a variável resposta foi a ocorrência de casulos em abrigos por espécie de aranha e a variável preditora foi a latitude.

Além disso, realizei em todas as análises um outro controle, baseado nas relações filogenéticas das espécies de parasitoides. Para isso, foi construída uma matriz de covariância filogenética entre as espécies de vespas consideradas em cada análise. Para montar essas matrizes, foram utilizados os pacotes *ape*, *rotl* e *scales* no programa R. As árvores das relações filogenéticas foram construídas usando informações taxônicas das espécies disponíveis na base de dados do Open Tree Taxonomy (OTT - <https://tree.opentreeoflife.org/about/taxonomy-version/ott3.3>). Dessa forma, foi possível montar uma árvore ultramétrica a partir das espécies de vespas descritas. No entanto, através da base de dados somente foi possível obter o controle filogenético pela distância das relações entre os gêneros das vespas, pois a distância entre as espécies para o grupo ainda não consta na OTT (Apêndices 3 e 4). Além disso, houveram algumas espécies que foram inseridas em nossa base de dados, mas que ainda não estavam incluídas no OTT (ex. *Acrotaphus wagnerianae*, *Eruga unilabiana*, *Flacopimpla parva*, *Hymenoepimecis silvanae*, *Hymenoepimecis japi*, *Hymenoepimecis veranii*, *Hymenoepimecis sooretama*, *Piogaster* sp., *Polysphincta sinearanae*, *Zabrachypus* sp., *Zatypota flamma* e *Zatypota* sp. nr. *solanoi*). Para essas espécies, foi realizada uma substituição por espécies do mesmo gênero que constavam na OTT. Apesar dessa substituição de espécies poder afetar as distâncias filogenéticas calculadas entre as espécies de um mesmo ramo monofilético, ela tem um efeito muito pequeno nas distâncias entre espécies de ramos distintos. Além disso, a proporção de espécies que necessitou de substituição para construção da filogenia foi muito baixa (~14%). Portanto, dificilmente a substituição realizada aqui tem um efeito significativo sobre os padrões encontrados em nossas análises.

5. RESULTADOS

Foram obtidos 560 artigos, dos quais 100 foram elegíveis para a extração de dados após a aplicação dos critérios de exclusão (Apêndice 1). Com base nos artigos selecionados, foram obtidas informações sobre 175 interações, referentes a 88 espécies de vespas do clado *Polysphincta*. As espécies de vespas parasitoides registradas, pertencem a 18 dos 25 gêneros que integram o grupo de gêneros *Polysphincta* (MATSUMOTO, 2016; EBERHARD; GONZAGA, 2019). Foi possível observar que essas interações estão distribuídas em uma ampla extensão geográfica, abrangendo todos os continentes, exceto Antártica, entre latitudes de 27°S e 66°N (Figura 3). Além disso, foi possível observar que as interações ocorrem ao longo de um grande gradiente de variabilidade climática, estando presentes em ambientes que variam de temperaturas médias anuais de 0°C à 27°C e precipitações médias entre 10 à 100mm.

Foi observado uma relação entre a diversidade das interações com a latitude, assim como com a temperatura média anual e precipitação média anual (Tabela 1). No entanto, ao contrário do esperado, a diversidade das interações entre vespas polysphinctineas e suas aranhas hospedeiras apresentou uma relação positiva com a latitude ($z = 4.57$, $p < 0.001$). O número de interações foi relativamente maior nas latitudes médias e altas, compreendida na faixa latitudinal entre 40°N e 60°N (Figura 4A). Além disso, uma forte relação negativa foi encontrada entre a diversidade de interações e as médias de temperatura e precipitação (temperatura média: $z = -4.41$, $p < 0.001$; precipitação média: $z = -4.39$, $p < 0.001$) (Figura 4B,C).

Tabela 1 – Relação entre o número de interações entre vespas do grupo de gêneros *Polysphincta* e aranhas, latitude e variáveis climáticas

Efeito	Estimador	Erro Padrão	Z	P
Mediana da latitude de ocorrência	0.006	0.001	4.57	<0.001
Temperatura média anual	-0.016	0.003	-4.41	<0.001
Precipitação média anual	-1.583	<0.01	-4.39	<0.001

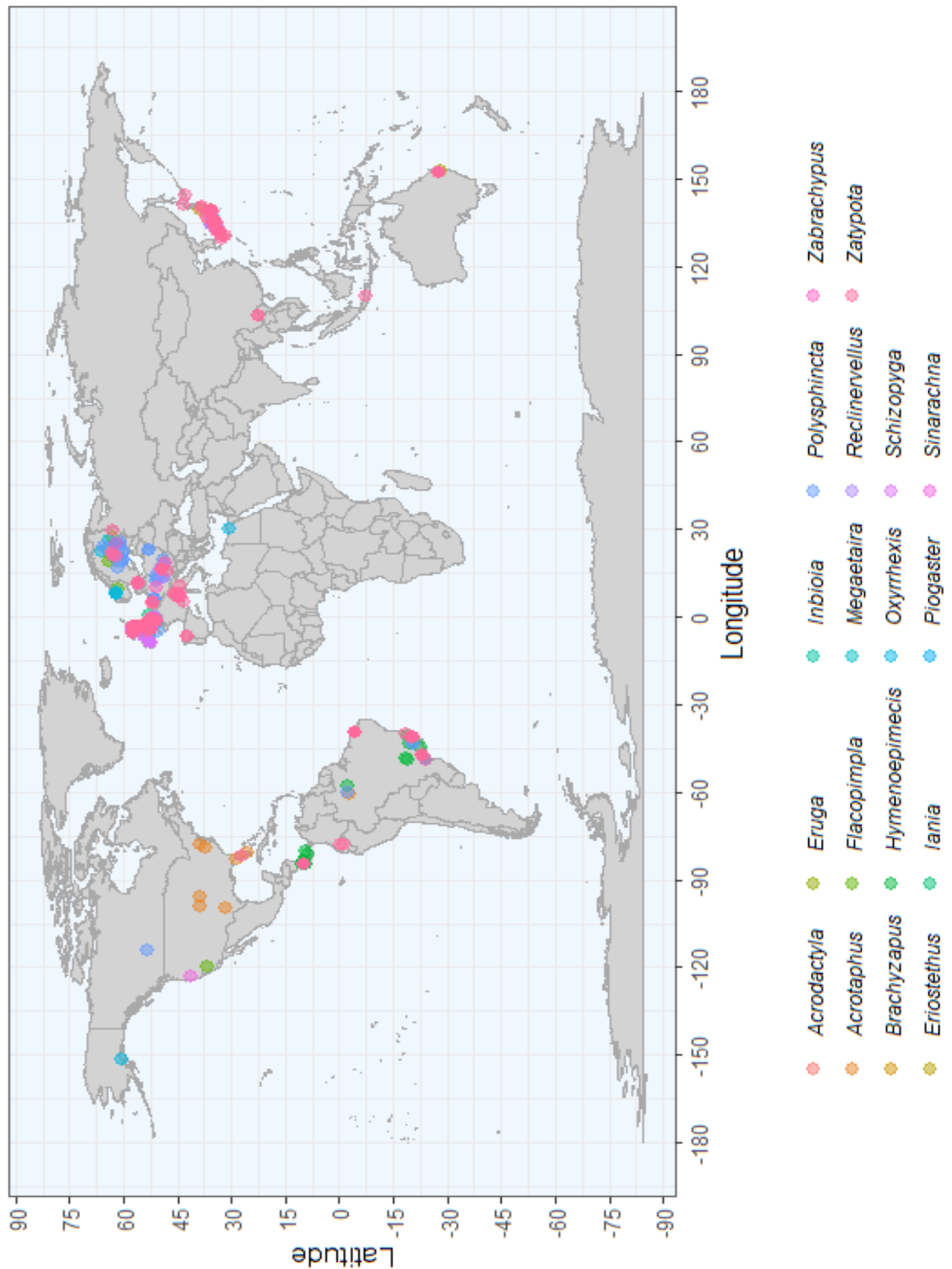


Figura 3 – Distribuição das interações entre vespas do grupo de gêneros *Polysphincta* (Ichneumonidae) e aranhas hospedeiras. Cada cor representa um gênero de vespa do grupo de gêneros *Polysphincta*.

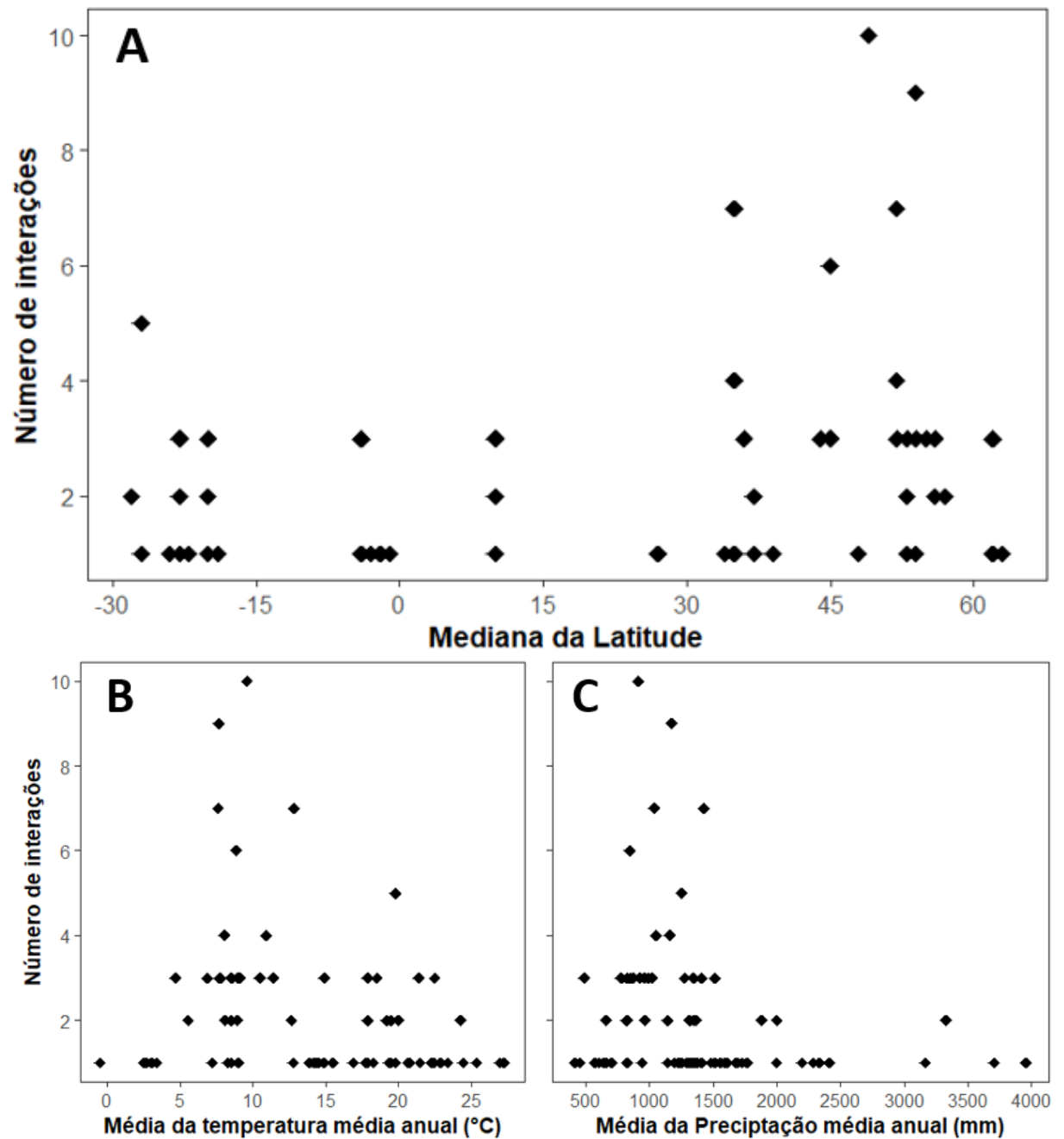


Figura 4 – Número de interações entre vespas do grupo de gêneros *Polysphincta* (Ichneumonidae) e suas aranhas hospedeiras. **A.** Relação entre o número de interações de acordo com a latitude. **B.** Relação entre o número de interações de acordo com a temperatura média anual. **C.** Relação entre o número de interações e a pluviosidade média anual.

Os parasitoides que ocorrem em ambientes com maior variabilidade climática não estão associados a um maior número de aranhas hospedeiras (média da temperatura sazonal: $z = -1.13$, $p = 0.25$; média da precipitação sazonal: $z = 1.45$, $p = 0.14$) (Tabela 2; Figura 5A,B). Esse resultado sugere que a característica de utilizar múltiplos hospedeiros não está restrita a ambientes climaticamente instáveis.

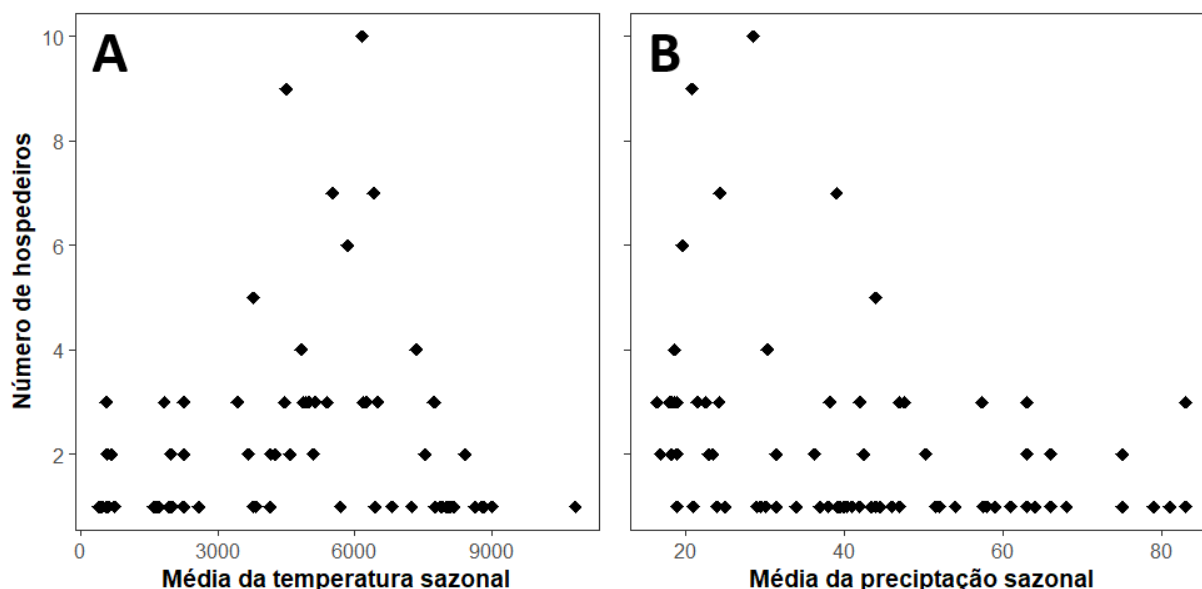


Figura 5 – Número de hospedeiros por vespa parasitoide em relação a instabilidade climática. **A.** Relação entre o número de hospedeiros por vespa parasitoide e a média da temperatura sazonal dos diferentes locais de ocorrência. **B.** Relação entre o número de hospedeiros por vespa parasitoide e a média da precipitação sazonal dos diferentes locais de ocorrência.

Tabela 2 – Relação entre o número de hospedeiros e a média sazonalidade de temperatura e precipitação sazonais

Efeito	Estimador	Erro Padrão	Z	P
Média de temperatura sazonal	<0.001	<0.001	-1.13	0.25
Média de precipitação sazonal	0.157	0.011	-1.45	0.14

Não foi observado qualquer relação entre a probabilidade de pupas se desenvolvem em locais abrigados em ambientes que oferecem maior risco de predação ($z = -0.11$, $p = 0.91$) (Figura 6). Tal fato sugere que o fenótipo estendido dos parasitoides, em relação a variação na presença ou ausência de abrigos, aparentemente não tem relação com a proteção da pupa em locais onde o risco de predação é maior. A distribuição global dos parasitoides que controem os casulos dentro e fora dos abrigos de teia podem ser observadas nas Figuras 7 e 8.

Tabela 3 – Relação entre a probabilidade de ocorrência das pupas dos parasitoides em locais abrigados de acordo com a latitude de ocorrência da interação

Efeito	Estimador	Erro Padrão	Z	P
Latitude	-0,002	0,02	-0,11	0,91

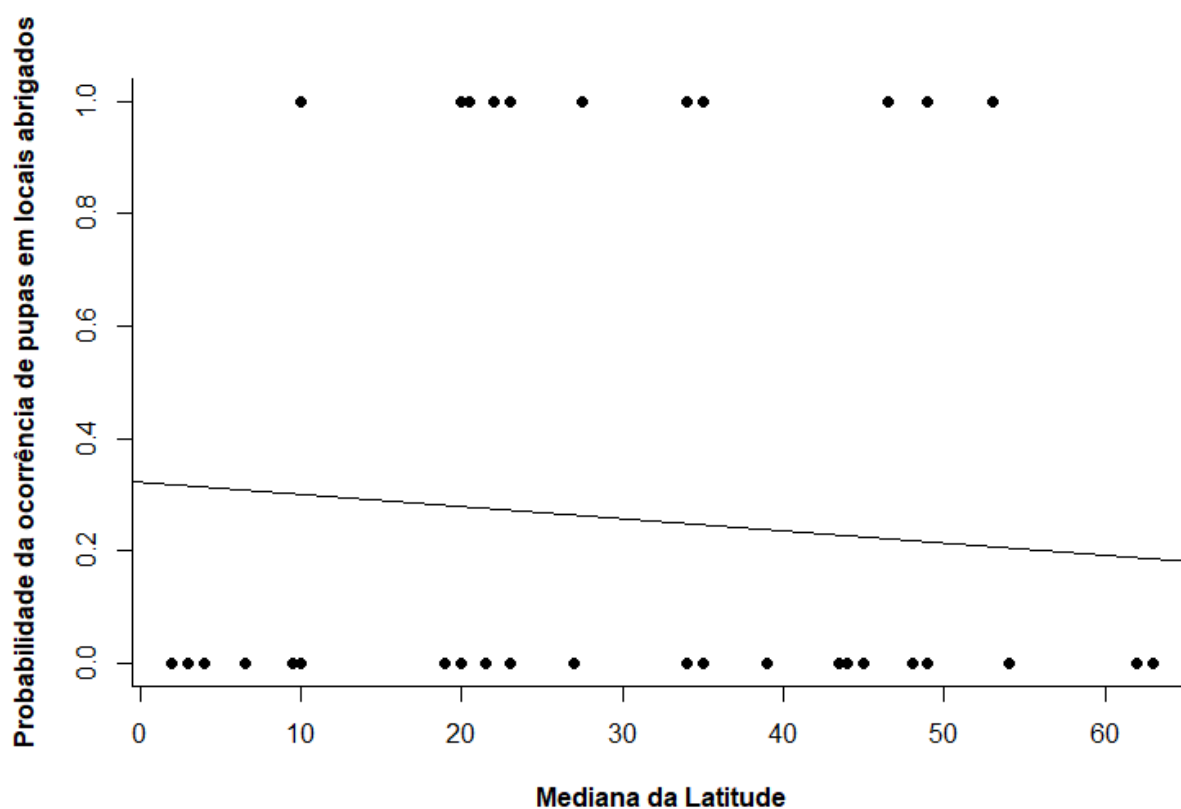


Figura 6 – Probabilidade de ocorrência de pupas de vespas do grupo de gêneros *Polysphincta* em locais abrigados de acordo com um gradiente latitudinal.

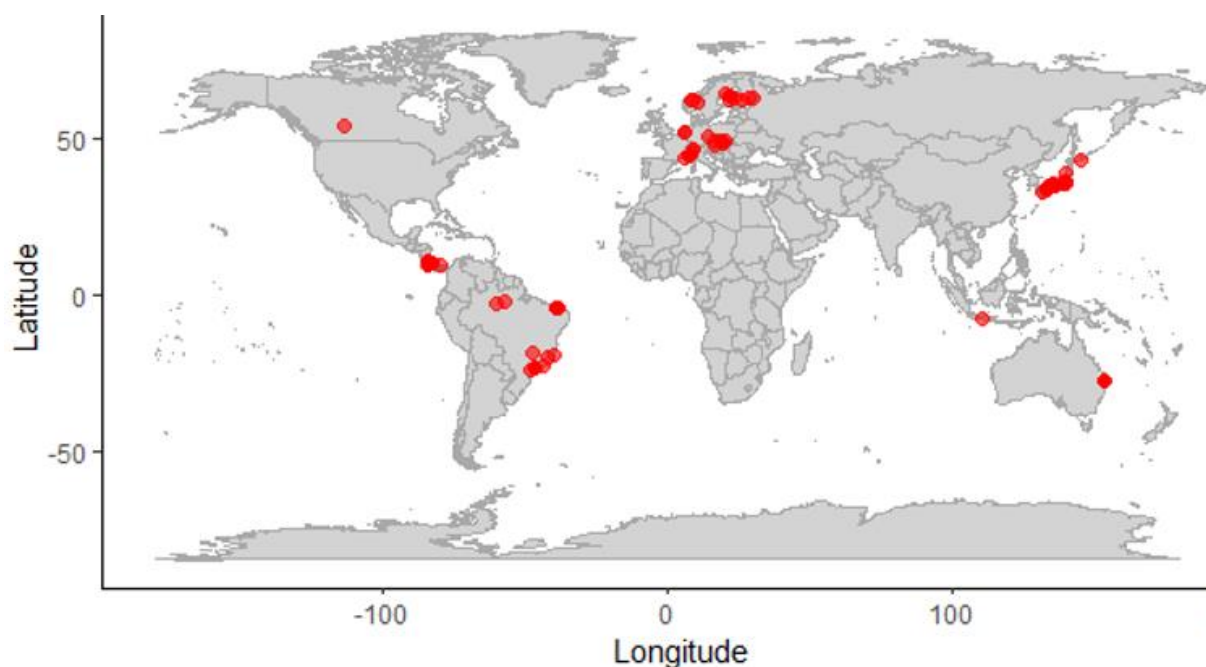


Figura 7 – Distribuição global das teia-casulo que possuem a presença de um local abrigado para a pupa do parasitoide.

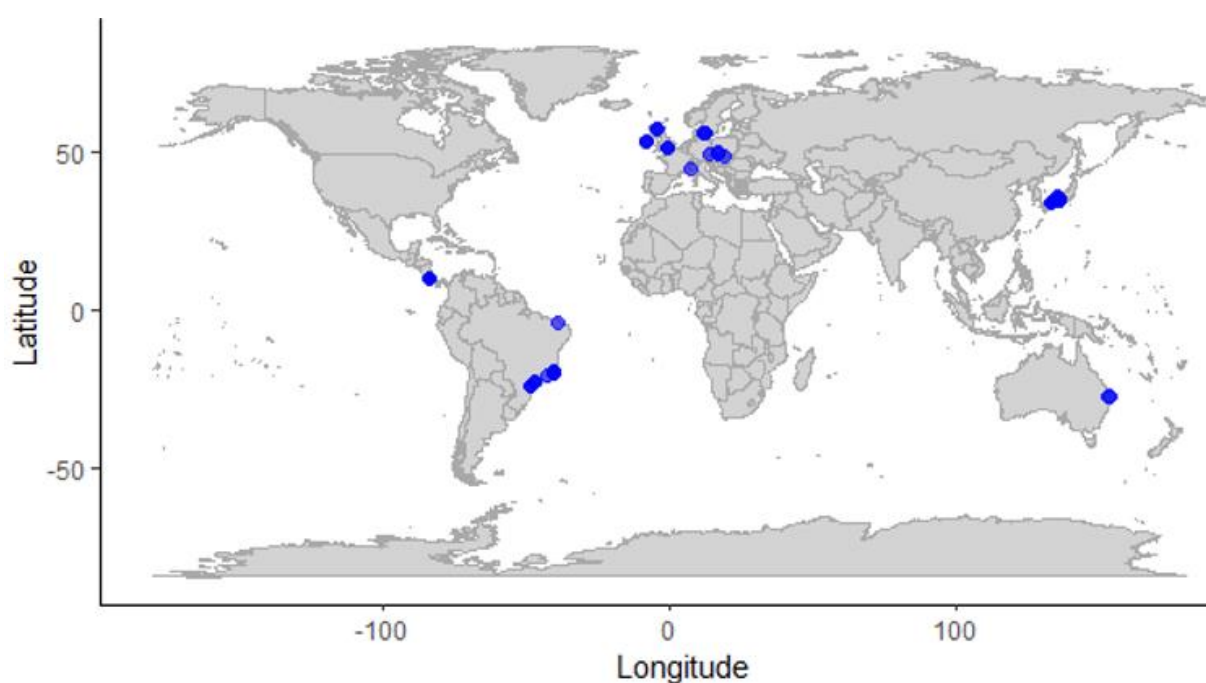


Figura 8 – Distribuição global das teia-casulo que não possuem a presença de um local abrigado para a pupa do parasitoide.

6. DISCUSSÃO

Ao contrário do esperado, interações entre vespas do grupo de gêneros *Polysphincta* com suas aranhas hospedeiras são mais prevalentes em latitudes mais altas do que nas baixas latitudes, evidenciando que elas seguem um padrão anômalo ao GLD. Além disso, essas interações estão associadas a ambientes com médias de temperatura e precipitações menos severas, padrão inverso ao que era esperado inicialmente. A exploração de um maior número de espécies de aranhas hospedeiras não esteve relacionado unicamente à ambientes onde a amplitude de variação climática anual é maior, sugerindo que mesmo em ambientes onde o clima é menos flutuante e variável, os parasitoides tendem a estar associados a mais de uma espécie de aranha hospedeira. Além do mais, não foi encontrada uma relação entre a probabilidade das pupas se desenvolverem dentro de locais abrigados em ambientes com alto risco de predação. Tal fato indica que o fenótipo estendido dos parasitoides, no que se refere a presença de estrutura de abrigos para as pupas, não está restrita a ambientes com maior probabilidade de predação. Até onde sei, esse é o primeiro estudo associando a variabilidade espacial e climática à padrões globais da diversidade e distribuição das interações de parasitoidismo pelo globo. Além disso, esse também é o primeiro estudo associando padrões macroecológicos de vespas parasitoides da família Ichneumonidae e seus hospedeiros, o que ainda permanece pouco explorado em contextos globais (QUICKE, 2012; TIMMS; SCHWARZFELD; SÄÄKSJÄRVI, 2016).

Diversos grupos taxonômicos parecem concentrar a diversidade fora dos trópicos, como por exemplo, aves marinhas, mamíferos, pinguins e até determinados artrópodes, como vespas e formigas de savana (WILLIG; KAUFMAN; STEVENS, 2003; VASCONCELOS et al., 2017). O maior número de interações entre vespas polysphinctines e aranhas encontrados para latitudes mais altas parece ir de encontro ao padrão observado para vespas da família Ichneumonidae (OWEN; CHANTER, 1970; OWEN, 1981; JANZEN, 1981). Os raros estudos sobre a distribuição da família Ichneumonidae em grandes escalas espaciais sugerem que existe uma grande diversidade de padrões latitudinais dentro da família, o que provavelmente está relacionado com as características dos seus hospedeiros (TIMMS; SCHWARZFELD; SÄÄKSJÄRVI, 2016). Sendo assim, vespas parasitoides estariam mais presentes em ambientes onde existe uma grande disponibilidade de hospedeiros. Tal fato é reafirmado pela relação de que algumas subfamílias de Ichneumonidae, como Ctenopelmatinae e Tryphoninae,

particularmente são mais ricas em espécies nas regiões temperadas, já que parasitam larvas de Symphyta que praticamente são ausentes em ambientes tropicais (GAULD, 1986; 1987).

Um padrão semelhante onde a distribuição de hospedeiros pode influenciar a diversidade de interações foi observado entre helmintos parasitas e seus anfíbios hospedeiros (MARTINS; POULIN; GONÇALVES-DIAS, 2020). A diversidade desses parasitas helmintos é positiva e fortemente relacionada a ambientes de precipitação sazonal mais alta, o que é um reflexo de ambientes com condições favoráveis aos anfíbios hospedeiros. Para o padrão observado para interações entre vespas polysphinctines e aranhas, um maior número de espécies de aranhas aparentemente se encontra em latitudes acima do equador e próximas as latitudes mais altas (CARDOSO et al., 2016; PIEL, 2018). Essa inclinação, de certo modo, não é contrastante com o padrão latitudinal de diversidade, já que quando a diversidade de aranhas é correlacionada com a relação espécie-área, é perceptível exista uma maior diversidade de espécies nos trópicos por unidade de área (PIEL, 2018). No entanto, ainda assim uma maior disponibilidade de espécies de aranhas hospedeiras deve ser encontrada em latitudes mais altas, onde a existência de um maior número de espécies de aranhas nas regiões temperadas pode ser um dos fatores que contribui para a concentração da diversidade das interações entre vespas polysphinctines e aranhas em latitudes mais altas (ROHDE, 1999).

No entanto, o conhecimento e novos estudos investigando padrões anômalos da diversidade de espécies, principalmente em relação não apenas a latitude, mas também em como a distribuição se relaciona com fatores climáticos, são necessários para entendermos padrões ainda incompreendidos da distribuição da vida (BROWN, 2013; VASCONCELOS et al., 2017; SILVA; POULIN; GUILHERMO-FERREIRA, 2021). Embora ao contrário do esperado para animais ectotérmicos (ROHDE, 1992), evidências recentes têm sugerido que até mesmo artrópodes podem seguir o padrão inverso de diversidade (TIMMS; SCHWARZFELD; SÄÄKSJÄRVI, 2016; VASCONCELOS et al., 2017). Por exemplo, formigas de savana apresentam uma relação negativa com a latitude, com uma maior diversidade em latitudes médias (VASCONCELOS et al., 2017). No entanto, esse padrão pode ser explicado pelo aumento da precipitação em relação a distribuição de formigas, o que provavelmente permite que a produtividade contribua para o aumento da diversidade. Para as interações entre vespas polysphinctines e suas aranhas hospedeiras, foi encontrado que a diversidade de interações apresenta uma forte e negativa relação com a média da precipitação, indicando que existe um maior número de interações em ambientes há uma menor concentração de chuva ao ano. Pode

ser que a maior diversidade nesses ambientes pode estar relacionada a fase de pupa do parasitoide (GONZAGA et al. 2016; KLOSS, et al. 2016). Nesses casos, locais onde a precipitação é alta, eventos de chuva frequentes podem contribuir para o colapso das teias-casulo, o que causaria a mortalidade do parasitoide. Desse modo, essa condição pode ser uma forte pressão seletiva ambiental para a presença e sobrevivência das espécies de parasitoides.

Além disso, o fato das interações entre vespas do grupo de gêneros *Polysphincta* e suas aranhas hospedeiras serem mais diversas em ambientes menos quentes e úmidos pode estar associado a manutenção da prevalência dos parasitoide sobre a população de hospedeiros. Korenko et al., (2016) observou por meio de experimentos, que o período de desenvolvimento de pupas de *Zatypota percontatoria* (Müller, 1776) é drasticamente reduzido em temperaturas mais altas. Em torno de 10°C, a pupa demora em média 42 dias para emergir, mas apenas 8.1 dias em temperaturas próximas à 30°C (KORENKO et al., 2016). Essa observação sugere que ambientes com temperaturas menos elevadas podem favorecer ciclos mais lentos, que reflitam numa menor superexploração das populações hospedeiras, o que pode contribuir para a manutenção e estabilidade das interações ao longo tempo. Além disso, as baixas temperaturas oferecerem condições adequadas para o desenvolvimento dos parasitoides em ambientes sazonais. Os parasitoides que ocorrem nesses ambientes desenvolveram adaptações para sobreviver a climas extremos, como invernos rigorosos. Por exemplo, larvas de algumas espécies de vespas de ambientes temperados, como *Zatypota percontatoria* e *Zatypota albicoxa* (Walker, 1874) cessam o seu desenvolvimento e hibernam sobre a aranha hospedeira durante o inverno. No entanto, após passado o inverno, as larvas retomam o crescimento sobre a aranha hospedeira, em momentos que a temperatura do ambiente se aproxima de 10°C (TAKASUKA; TANAKA, 2013; KORENKO et al., 2016). Dessa forma, os parasitoides conseguem sobreviver no ambiente mesmo quando as condições são extremamente desfavoráveis para sua sobrevivência.

Aranhas e vespas são animais extremamente sazonais, em que a densidade das populações está altamente relacionada a determinadas épocas do ano (OWEN; CHANTER, 1970; LUBIN, 1978). Entretanto, até mesmo nos trópicos, onde a amplitude de variação climática é menor, existem vespas polysphinctines que são menos especialistas sobre seus hospedeiros, pois também parecem explorar múltiplas aranhas hospedeiras. Uma das explicações para esse fator pode estar associada a hipótese de fragmentação de recurso proposta por Janzen (1981). Ele propôs que nas baixas latitudes a diversidade de parasitoides

ichneumonídeos deveria ser crescente e muito elevada nos trópicos. No entanto, por conta dessa alta diversidade, as populações de hospedeiros disponíveis ou viáveis não seriam capazes de suportar o aumento crescente das populações de parasitoides, o que se tornaria uma barreira para a diversidade de parasitoides. Porém, ele também propôs que como os hospedeiros se tornariam mais escassos, os parasitoides teriam que se arriscar mais e melhorar na busca por recursos escassos, sobre os quais são especializados, ou buscar hospedeiros alternativos para suprir a baixa oferta de recursos representada por populações hospedeiras menos densas (JANZEN, 1981; SIME; BROWER, 1998). Dessa forma, talvez os trópicos também podem apresentar adversidades para hábitos especialistas de parasitoides Ichneumonidae, resultando em maior diversidade de hospedeiros. Além disso, existem momentos onde as populações tropicais de aranhas são menos abundantes ou apresentam características específicas, como o fato de serem adultas (ver. LUBIN, 1978). As aranhas adultas geralmente não são hospedeiras viáveis para os parasitoides, pois dificultam a capacidade de imobilização dos parasitoides e aumentam o risco de injúrias durante o processo de oviposição do parasitoide. As aranhas adequadas são normalmente jovens e de tamanho intermediário (EBERHARD, 2013; GONZAGA et al., 2015; KORENKO et al., 2017). Dessa forma, é possível que durante os momentos em que as populações hospedeiras são menos abundantes ou representam maior risco para o parasitoide, exista um maior deslocamento durante o forrageio, ou a necessidade de exploração de hospedeiros alternativos. Nesse cenário, os parasitoides encontram a barreira pela população de hospedeiros proposta por Janzen (1981). Sendo assim, mesmo nos trópicos, onde as populações persistem no tempo e possuem uma melhor condição para interações longas, possivelmente vespas polysphinctines ainda devem necessitar colonizar outras espécies de aranhas hospedeiras para garantir uma população viável.

O fato de não haver uma relação entre a probabilidade de pupas se desenvolverem em locais abrigados em ambientes com maior risco de predação, sugere que o fenótipo estendido que consiste na ausência de uma estrutura física de proteção pode não refletir na total vulnerabilidade da pupa contra os inimigos naturais. Provavelmente, devem existir outros atributos das teias-casulos não investigadas no presente estudo que favorecem a sobrevivência da pupa do parasitoide contra inimigos naturais. Por exemplo, os fios do casulo de pupas da vespa *Reclinervellus nielsenii* (Roman, 1923), que se desenvolve sobre aranhas *Cyclosa*, possuem uma baixa capacidade de refletir UV. Essa capacidade é evidentemente baixa quando a reflectância do casulo é comparada aos fios da teia-casulo e também às estruturas de decoração

que a aranha coloca nos fios da teia, as quais tem uma maior capacidade de refletir UV (TAKASUKA et al., 2015). No sentido de contraste da parede do casulo com a teia, inimigos naturais visualmente orientados podem não ser capazes de perceber totalmente a presença do casulo na teia, podendo sugerir que mesmo estando exposta no ambiente, o baixo padrão de refletância pode provocar uma camuflagem da pupa contra inimigos naturais visualmente orientados. Entretanto, não existem estudos que buscaram relacionar esse padrão para outras espécies e medir se existe um aumento na sobrevivência da pupa na teia-casulo por meio dessa, o que a torna uma característica ainda pouco explorada e que precisa ser investigada.

Por outro lado, a presença dos abrigos nas teias modificadas também pode ser um reflexo da teia da aranha hospedeira, que colocam os abrigos nas suas teias normais e os mantém após a produção da teia-casulo. Antes de serem mortas pelas larvas dos parasitoides, as aranhas hospedeiras geralmente são induzidas a se posicionarem no centro da teia-casulo, onde geralmente fica posicionado o abrigo (EBERHARD, 2001; EBERHARD, 2013; GONZAGA et al., 2016a; KORENKO et al. 2015b). Isso sugere que a presença dos abrigos nas teias, os quais são usados pelas pupas para construir o casulo, foram selecionados como uma proteção da aranha. No entanto, em alguns casos, os parasitoides acabam utilizando essas estruturas como consequência do local de morte da aranha. Tal situação é reforçada por existirem raras evidências onde os abrigos são inseridos ou removidos das teias-casulos. Então, mesmo que os abrigos forneçam diferentes níveis de proteção para a pupa, outros elementos da própria estrutura da teia podem ser importantes para evitar a detecção das pupas, até mais do que sua localização na teia-casulo.

Os resultados apresentados aqui podem sustentar que as interações entre vespas do grupo de gêneros *Polysphincta* e suas aranhas se estabeleceram em latitudes mais altas com condições ambientais menos severas. Além de servir de evidência para a compreensão de um padrão ainda pouco conhecido para vespas parasitoides e seus hospedeiros, a observação de como os fatores climáticos afetam as interações é totalmente relevante em um cenário emergente de mudanças climáticas, visto que essas mudanças podem contribuir para mudar a distribuição das espécies e desestabilizar o equilíbrio de populações que estão coexistindo a milhares de anos. No entanto, ainda permanece difícil mensurar como eventos de extinção e perda da biodiversidade podem ser gerados por essas mudanças. Porém, é cada vez mais necessário compreender o efeito dessas alterações em um cenário do aumento crescente das temperaturas do planeta, assim como o de alterações nos ciclos hidrológicos.

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Apesar de existirem revisões teóricas sobre a biologia das interações entre vespas do grupo de gêneros *Polysphincta* e suas aranhas hospedeiras (TAKASUKA et al., 2018; EBERHARD; GONZAGA, 2019; TAKASUKA; MATSUMOTO; MAETO, 2019), este é o primeiro estudo evidenciando padrões globais da diversidade dessas interações. Primeiro, parece haver uma maior diversidade de interações em latitudes mais altas e em ambientes de clima menos severos, do que necessariamente nas latitudes mais baixas e em ambientes mais quentes e úmidos. Além disso, as espécies de vespas polysphinctines não estão necessariamente associadas a um maior número de hospedeiros em ambientes mais variáveis climaticamente, em comparação com as espécies presentes em ambientes menos variáveis. Também, discuti como meus resultados podem ter relação com o conhecimento da distribuição de vespas Ichneumonidae e aranhas, além de como eles podem influenciar no padrão observado para as interações aqui estudadas. Por fim, apontei que apesar da presença de locais abrigados na teia-casulo para o desenvolvimento da pupa, essa variação no fenótipo estendido dos parasitoides parece não ter uma relação com a pressão causada por inimigos naturais em ambientes com maior risco de predação. Dessa forma, outros atributos das teias devem contribuir para reduzir a probabilidade de predação por inimigos naturais. Sendo assim, concluo que além de contribuir para o conhecimento da macroecologia dessas interações, esses resultados devem ajudar no avanço de novas pesquisas futuras, tanto para outros grupos de vespas parasitoides da grande família Ichneumonidae, quanto para trabalhos discutindo sobre exceções aos padrões de diversidade.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANDRIOLLI, F. S.; ISHIKAWA, N. K.; VARGAS-ISLA, R.; CABRAL, T. S.; DE BEKKER, C.; BACCARO, F. B. Do zombie ant fungi their hosts into light seekers? **Behavioral Ecology**, [s. l.], v. 30, n. 3, p. 609-616, 2019.

BARRANTES, G.; EBERHARD, W. G.; WENG, J. L. Seasonal patterns of parasitism of the tropical spiders *Theridion evexum* (Araneae, Theridiidae) and *Allocyclosa bifurca* (Araneae, Araneidae) by the wasps *Zatypota petronae* and *Polysphincta gutfreundi* (Hymenoptera, Ichneumonidae). **Revista de Biologia Tropical**, [s. l.], v. 56, n. 2, p. 749-754, 2008.

BARRANTES, G.; SANDOVAL, L.; HANSON, P. Cocoon web induced by *Eruga telljohanni* (Ichneumonidae: Pimplinae) in *Leucauge* sp. (Tetragnathidae). **Arachnology**, [s. l.], v. 17, n. 5, p. 245-247, 2017.

BARRANTES, G.; SEGURA-HERNÁNDEZ, L.; SOLANO-BRENES, D.; HANSON, P. When a little is enough: cocoon web of *Kapogea cyrtophoroides* (Araneae: Araneidae) induced by *Hymenoepimecis heidyae* (Ichneumonidae: Pimplinae). **Arachnology Letters**, [s. l.], v. 55, n. 1, p. 30-35, 2018.

BARRANTES, G.; JIMÉNEZ-CONEJO, N.; ROJAS-MALAVASI, G.; HANSON, P.; MORA, R. *Messua* sp. (Salticidae), the host spider of the polysphinctine *Inbioia pivai* (Ichneumonidae: Pimplinae). **Arachnology**, [s. l.], v. 18, n. 1, p. 28-31, 2019.

BELGERS, D.; ZWAKHALS, K.; HELSDINGEN, P. V. De bijzondere levensloop van de sluipwesp *Acrodactyla quadrisculpta* op de schaduwstrekspin *Tetragnatha montana* (Hymenoptera: Ichneumonidae, Araneae: Tetragnathidae). **Nederlandse faunistische mededelingen**, [s. l.], v. 39, p. 1-6, 2013.

BETHEL, W. M.; HOLMES, J. C. Increased vulnerability of amphipods to predation owing to altered behaviour induced by larval acanthocephalans. **Canadian Journal of Zoology**, [s. l.], v. 55, p. 110-115, 1997.

BLACKBURN, T. M.; GASTON, K. J. The Relationship between Animal Abundance and Body Size: A Review of the Mechanisms. **Advances in Ecological Research**, [s. l.], v. 28, p. 181-210, 1999.

BRAMBILA, J.; PORTER, C. C. First records of *Acrotaphus fuscipennis* (Cresson) and of *A. tibialis* (Cameron) from the United States (Hymenoptera: Ichneumonidae). **Insecta Mundi**, [s. l.], v. 19, n. 3, p.151-157, 2005.

BROWN, J. H.; MAURER, B. A. Body size, ecological dominance and Cope's Rule. **Nature**, [s. l.], v. 324, p. 248-250, 1986.

BROWN, J. H.; MAURER, B. A. Evolution of species assemblages: effects of energetic constraints and species dynamics on the diversification of the American avifauna. **American Naturalist**, [s. l.], v. 130, p. 1-17, 1987.

- BROWN, J. H.; MAURER, B. A. Macroecology: the division of food and space among species on continents. **Science**, [s. l.], v. 243, n. 4895, p. 1145-1150, 1989.
- BROWN, J. H. Macroecology: Progress and Prospect. **Oikos**, [s. l.], v. 87, n. 1, p. 3-14, 1999.
- BROWN, J. H. **Macroecology**. 2. ed. Chicago: The University of Chicago Press, 1995.
- BROWN, J. H. Why are there so many species in the tropics? **Journal of Biogeography**, [s. l.], v. 41, n. 1, p. 8-22, 2013.
- BORDONI, A. Observations on *Zatypota albicoxa* (Walker) (Hymenoptera Ichneumonidae) and his host *Achaearanea lunata* (Clerck) (Araneae Theridiidae). **Annali del Museo civico di storia naturale Giacomo Doria**, [s. l.], v. 7, n. 339, p. 1-4, 2003.
- BOVEE, J.; LEECH, R. *Araneus gemmoides* (Araneae: Araneidae) death by a parasitoid (Hymenoptera: Ichneumonidae). **Bulletin of the Entomological Society of Canada**, [s. l.], v. 46, n. 2, p. 87-90, 2014.
- CARDOSO NETO, J. A.; LEAL, L. C.; BACCARO, F. B. Temporal and spatial gradients of humidity shape the occurrence and the behavioral manipulation of ants infected by entomopathogenic fungi in Central Amazon. **Fungal Ecology**, [s. l.], v. 42, 100871, p. 1-10, 2019.
- CARDOSO, P.; PÉKAR, S.; JOCQUÉ, R.; CODDINGTON, J. A. Global Patterns of Guild Composition and Functional Diversity of Spiders. **PLoS One**, [s. l.], v. 6, n. 6, p. 1-10, 2011.
- CHOI, J. K.; KOLAROV, J.; LEE, J.W. Description of two new species of *Brachyzapus* Gauld & Dubois (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae) from South Korea with key to a Palearctic species. **Zootaxa**, [s. l.], v. 4711, n. 2, p. 293-306, 2019.
- COLEY, P. D.; BARONE, J. A. Herbivory and Plant Defenses in Tropical Forests. **Annual Reviews**, [s. l.], v. 27, n. 1, p. 305-335, 1998.
- CUSHMAN, R. A. Address of retiring president: some types of parasitism among the Ichneumonidae. **Proceedings of the Entomological Society of Washington**, [s. l.], v. 28, n. 1, p. 25-51, 1926.
- DAWKINS, R. **The Extended Phenotype**. 1. ed. Oxford: Oxford University Press, 1982.
- DEYRUP, M.; KRAUS, J.; EISNER, T. A Florida caterpillar and other arthropods inhabiting the webs of a subsocial spider (Lepidoptera: Pyralidae; Araneida: Theridiidae). **Florida Entomologist**, [s. l.], v. 87, n. 4, p. 554-558, 2004.
- DUTRA, D. A.; FÉLIX, G. M.; POULIN, R. Contrasting effects of host or local haemosporidians are host generalist, whereas local specialists are locally abundant. **Global Ecology and Biogeography**, [s. l.], v. 30, n. 12, p. 2467-2476, 2021.
- EBERHARD, W. G. Spider manipulation by a wasp larva. **Nature**, [s. l.], v. 406, n. 1, p. 255-256, 2000a.

- EBERHARD, W. G. The natural history behavior of *Hymenoepimecis argyraphaga* (Hymenoptera: Ichneumonidae) a Parasitoid of *Plesiometa argyra* (Aranea: Tetragnathidae). **Journal of Hymenoptera Research**, [s. l.], v. 9, n. 2, p. 220-240, 2000b.
- EBERHARD, W. G. Under the influence: Webs and building behavior of *Plesiometa argyra* (Araneae, Tetragnathidae) when parasitized by *Hymenoepimecis Argyraphaga* (Hymenoptera, Ichneumonidae). **Journal of Arachnology**, [s. l.], v. 29, n. 3, p. 354-366, 2001.
- EBERHARD, W. G. Testing the Functions of Detritus Stabilimenta in Webs of *Cyclosa fililineata* and *Cyclosa morretes* (Araneae: Araneidae): Do They Attract Prey or Reduce the Risk of Predation? **Ethology**, v. 111, n. 5, p. 479-491, 2005.
- EBERHARD, W. G. Stabilimenta of *Philoponella vicina* (Araneae: Uloboridae) and *Gasteracantha cancriformis* (Araneae: Araneidae): Evidence Against a Prey Attractant Function. **Biotropica**, [s. l.], v. 39, n. 3, p. 216-220, 2006.
- EBERHARD, W. G. Recovery of spiders from the effects of parasitic wasps: implications for fine-tuned mechanisms of manipulation. **Animal Behaviour**, [s. l.], v. 79, p. 375-383, 2010a.
- EBERHARD, W. G. New types of behavioral manipulation of host spiders by a parasitoid wasp. **Psyche**, [s. l.], p. 1-4, 2010b.
- EBERHARD, W. G. The Polysphinctine wasps *Acrotaphus tibialis*, *Eruga ca. Gutfreundi* and *Hymenoepimecis tedfordi* (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae) induce their host spiders to build modified webs. **Annals of the Entomological Society of America**, [s. l.], v. 106, n. 5, p. 652-606, 2013.
- EBERHARD, W. G. Hunting behavior of the wasp *Polysphincta gutfreundi* and related polysphinctine wasps (Hymenoptera, Ichneumonidae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, [s. l.], v. 91, n. 3, p. 177-191, 2019.
- EBERHARD, W. G.; GONZAGA, M. O. Evidence that Polysphincta-group wasps (Hymenoptera: Ichneumonidae) use ecdysteroids to manipulate the web-construction behaviour of their spider hosts. **Biological Journal of the Linnean Society**, [s. l.], v. 127, p. 429-471, 2019.
- FERNANDEZ-FOURNIER, P.; STRAUS, S.; SHARPE, R.; AVILÉS, L. Behavioural modification of a social spider by a wasp parasitoid. **Ecological Entomology**, [s. l.], v. 44, n. 2, p. 157-162, 2018.
- FINCKE, O. M.; HIGGINS, L.; ROJAS, E. Parasitism of *Nephila clavipes* (Araneae, Tetragnathidae) by an ichneumonid (Hymenoptera, Polysphinctini) in Panama. **Journal of Arachnology**, [s. l.], v. 18, n. 3, p. 321-329, 1990.
- FITTON, M. G.; SHAW, M. R.; GAULD, I. D. Pimpline ichneumon-flies. In: BARNARD, P. C.; ASKEW, R. R. **Handbooks for the Identification British Insects**, vol. 7. Royal Entomological Society of London: London, 1998.

FRIESEN, O.; POULIN, R.; LAGRUE, C. Temperature and multiple parasites combine to alter host community structure. **Oikos**, [s. l.], p. 1-12, 2021.

FRITZEN, N. R. *Polysphincta nielseni* (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae) new to Finland. **Memoranda Society Fauna Flora Fennica**, [s. l.], v. 81, n. 2, p. 49-51, 2005.

FRITZEN, N. R. Natural history and description of *Zatypota kerstinae* sp.nov. (Hymenoptera: Ichneumonidae) reared from *Theridion palmgreni* Marusik et Tsellarius (Araneae: Theridiidae) in Finland. **Zootaxa**, [s. l.], v. 2487, n. 1, p. 52-60, 2010.

FRITZEN, N. R. Two new species of the *Polysphincta* genus-group (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae) reared from their spider (Araneae) hosts in Europe. **Zootaxa**, [s. l.], v. 3894, n. 1, p. 117-130, 2014.

FRITZEN, N. R.; FJELLBERG, A. Natural history of *Oxyrrhexis zephyrus* sp. n. (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasitoid of *Enoplognatha serratosignata* (Araneae: Theridiidae), with notes on taxonomy and other host species of *Oxyrrhexis*. **Arthropoda Selecta**, [s. l.], v. 23, n. 2, p. 135-144, 2014.

FRITZEN, N. R.; SHAW, M. R. On the spider parasitoids *Polysphincta longa* Kasparyan and *P. boops* Tschek (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae), with the first host records of *P. longa*. **Journal of Hymenoptera Research**, [s. l.], v. 39, p. 71-82, 2014.

GADALLAH, N. S.; EL-HENNAWY, H. K. First record of the genus *Oxyrrhexis* Foerster, 1869 (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae, Ephialtini) for the fauna of Egypt, with an unexpected new host record. **Zootaxa**, [s. l.], v. 4318, n. 1, p. 187-194, 2017.

GASTON, K. J. Global pattenrs in biodiversity. **Nature**, [s. l.], v. 405, p. 220-227, 2000.

GASTON, K. J.; BLACKBURN, T. M. **Pattern and process in macroecology**. 1. ed. Oxford: Blackwell Science, 2000.

GAULD, I. D. Latitudinal gradients in ichneumoniid species-richness in Australia. **Ecological Entomology**, [s. l.], v. 11, p. 155-161, 1986.

GAULD, I. D. Some factors affecting the composition of tropical ichneumonid faunas. **Biological Journzal of the Linnean Society**, [s. l.], v. 30, p. 299-312, 1987.

GAULD, I. D. The re-definition of pimpline genus *Hymenoepimecis* (Hymenoptera: Ichneumonidae) with a description of a plesiomorphic new Costa Rican species. **Journal of Hymenoptera Research**, [s. l.], v. 9, n. 2, p. 213-219, 2000.

GAULD, I. D.; DUBOIS, J. Phylogeny of the *Polysphincta* group of genera (Hymenoptera: Ichneumonidae; Pimplinae): a taxonomic revision of spider ectoparasitoids. **Systematic Entomology**, [s. l.], v. 31, p. 529-564, 2006.

GONZAGA, M. O.; CARDOSO, J. C. F.; VASCONCELLOS-NETO, J. Do parasitoids explain differential abundance of two syntopic orb-weaver spiders (Araneae: Araneidae)? *Acta Oecologica*, [s. l.], v. 69, p. 113-120, 2015b.

GONZAGA, M. O.; KLOSS, T. G.; SOBCZAK, J. F. **Host behavioural manipulation of spiders by ichneumonid wasps.** In: VIERA, C.; GONZAGA, M.O. **Behaviour and Ecology of Spiders: Contributions from the Neotropical Region**, Springer: New York, 2017, p. 417-437.

GONZAGA, M. O.; LOFFREDO, A. P.; PENTEADO-DIAS, A. M.; CARDOSO, J. C. F. Host behavior modification of *Achaearanea tingo* (Araneae: Theridiidae) induced by the parasitoid wasp *Zatypota alborhombarta* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Entomological Science*, [s. l.], v. 19, p. 133-137, 2016.

GONZAGA, M. O.; MOURA, R. R.; PÊGO, P. T.; BANG, D. L.; MEIRA, F. A. Changes to web architecture of *Leucauge volupis* (Araneae: Tetragnathidae) induced by the parasitoid *Hymenoepimecis jordanensis* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Behaviour*, [s. l.], v. 152, p. 181-193. 2015a.

GONZAGA, M. O.; SOBCZAK, J. F. Parasitoid-induced mortality of *Araneus omnicolor* (Araneae, Araneidae) by *Hymenoepimecis* sp. (Hymenoptera, Ichneumonidae) in southeastern Brazil. *Naturwissenschaften*, [s. l.], v. 94, 223-227, 2007.

GONZAGA, M. O.; SOBCZAK, J. F. Behavioral manipulation of the orb-weaver spider *Argiope argentata* (Araneae: Araneidae) by *Acrotaphus chedelae* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Entomological Science*, [s. l.], v. 14, n. 2, p. 220-223, 2011.

GONZAGA, M. O.; SOBCZAK, J. F.; PENTEADO-DIAS, A. M.; EBERHARD, W. G. Modification of *Nephila clavipes* (Araneae Nephilidae) webs induced by the parasitoids *Hymenoepimecis bicolor* and *H. robertsae* (Hymenoptera Ichneumonidae). *Ethology Ecology & Evolution*, [s. l.], v. 22, n. 2, p. 151-165, 2010.

GORDH, G. A biological note on *Hymenoepimecis wiltii* and its host, *Neoscona arabesca*. *Journal of the Kansas Entomological Society*, [s. l.], v. 44, n. 2, p. 171-172, 1971.

HASHIMOTO, R. Six hymenopterous parasites of the spiders. *Acta Arachnologica*, [s. l.], v. 18, p. 27-29, 1963.

HIGA, P. T. & PENTEADO-DIAS, A. M. Altitudinal effects on diversity of Pimplinae (Hymenoptera, Ichneumonidae) from Southeast Brazil and description of new species. *Brazilian Journal of Biology*, [s. l.], v. 80, n. 2, p. 377–385, 2020.

HIJMANS, R. J. raster: Geographic Data Analysis and Modeling. R package version 3.5-2. <https://CRAN.R-project.org/package=raster>. 2021.

HILLEBRAND, H. On the generality of the latitudinal diversity gradient. *The American Naturalist*, Chicago, [s. l.], v. 163, n. 2, p. 192-211, 2004.

HOLT, R.; BOULINIER, T. Ecosystems and parasitism: The spatial dimension. In: THOMAS, F.; RENAUD, F.; GUEGAN, J. F. **Parasitism and Ecosystems**. Oxford University Press: Oxford, 2005.

HUDSON, I. R. Some further notes on species of Ichneumonidae reared as ectoparasites of spiders. **British Entomological and Natural History Society**, London, v. 1, p. 77-78, 1988.

JABLONSKI, D.; ROY, K.; VALENTINE, J. W. Out of the tropics: Evolutionary dynamics of the latitudinal diversity gradient. **Science**, [s. l.], v. 314, n. 5796, p. 102-106, 2006.

JANZEN, D. H.; POND, C. M. A comparison by sweep sampling of the arthropod fauna of secondary vegetation in Michigan, England and Costa Rica. **Transactions of the Royal Entomological Society of London**, [s. l.], v. 127, n. 1, p. 33-50, 1975.

JANZEN, D. H. The peak in North American ichneumonid species richness lies between 38° and 42°M. **Ecology**, [s. l.], v. 62, n.3, p. 532-537, 1981.

JIRINEC, V.; BURNER, R. C.; AMARAL, B. R.; BIERREGAARD, R. O.; FERNÁNDEZ-ARELLAN, G.; HERNÁNDEZ-PALMA, A.; JOHNSON, E. I.; LOVEJOY, T. E.; POWELL, L. L.; RUTT, C. L.; WOLFE, J. D.; STOUFFER, P. C. Morphological consequences of climate change for resident birds in intact Amazonian rainforest. **Science Advances**, [s. l.], v. 7, n. 46, p. 1-13, 2021.

KAMIYA, T.; O'DWYER, K.; NAKAGAWA, S.; POULIN, R. What determines species richness of parasitic organisms? A meta-analysis across animal, plant and fungal hosts. **Biological Reviews**, [s. l.], v. 89, n. 1, p. 123–134, 2014.

KEITH, S. A. WEBB, T. J.; BOHNING-GAESE, K.; CONNOLLY, S. R.; DULVY, N. K.; EIGENBROD, F.; JONES, K. E.; PRICE, T.; REDDING, D. W.; OWENS, I. P. F.; ISAAC, N. J. B. What is macroecology? **Biology Letters**, [s. l.], v. 8, n. 6, p. 904–906, 2012.

KLOPFSTEIN, S. SANTOS, B. F.; SHAW, M. R.; ALVARADO, M.; BENNETT, A. M.; DAL POS, D.; GIANNOTTA, M.; HERRERA FLOREZ, A. F.; KARLSSON, D.; KHALAIM, A. I.; LIMA, A. R.; MIKÓ, I.; SÄÄKSJÄRVI, I. E.; SHIMIZU, S.; SPASOJEVIC, T.; VAN NOORT, S.; VILHELMSSEN, L.; BROAD, G. R. Darwin wasps: a new name heralds renewed efforts to unravel the evolutionary history of Ichneumonidae. **Entomological Communications**, [s. l.], 1:ec01006, 2019.

KLOSS, T. G.; GONZAGA, M. O.; ROXINOL, J. A. M.; SPERBER, C. F. Host behavioural manipulation of two orb-weaver spiders by parasitoids wasps. **Elsevier Animal Behaviour**, [s. l.], v. 111, p. 289-296, 2016a.

KLOSS, T. G.; GONZAGA, M. O.; ROXINOL, J. A. M.; SPERBER, C. F. Attack behavior of two wasp species of the polysphincta genus group (Hymenoptera, Ichneumonidae) on their orb-weaver spider hosts (Araneae, Araneidae). **Journal Insect Behavior**, [s. l.], v. 29, p. 315-324, 2016b.

KLOSS, T. G.; GONZAGA, M. O.; OLIVEIRA, L. L.; SPERBER, C. F. Proximate mechanism of behavioral manipulation of an orb-weaver spider host by a parasitoid wasp. **PLoS ONE**, [s. l.], v. 12, n. 2, e0171336, 2017.

KLOSS, T. G.; PÁDUA, D. G.; LACERDA, F. G.; OLIVEIRA, F. G.; OLIVEIRA, L. S.; COSSOLIN, J. F. S.; SERRÃO, J. E.; GONZAGA, M. O. Suppression of orb-web building behavior of the spider *Metazygia laticeps* (O. Pickard-Cambridge, 1889) (Araneae: Araneidae) by a new parasitoid wasp. **Zoologischer Anzeiger**, [s. l.], v. 276, p. 100-106, 2018.

KORENKO, S. Web architecture alteration of the orb web weaving spider *Metellina merianae* (Araneae, Tetragnathidae) induced by the parasitoid *Megaetaira madida* (Ichneumonidae, Polysphincta group). **Arachnology Letters**, [s. l.], v. 52, p. 35-37, 2016.

KORENKO, S. First record from Italy of *Zatypota anomala* (Ichneumonidae, Ephialtini), a parasitoid of the cribellate spider *Dictyna pusilla* (Araneae, Dictynidae). **Arachnology Letters**, [s. l.], v. 54, p. 1-4, 2017.

KORENKO, S.; GIOVANNI, F. D. Spider parasitoids of the tribe Ephialtini (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae) in Italy and their host association. **Acta Zoological Bulgarica**, [s. l.], v. 71, n. 4, p. 473-486, 2019.

KORENKO, S.; HAMOUZOVÁ, K.; KYSILKOVÁ, K.; KLOSS, T. G.; TAKASUKA, K.; PEKÁR, S. Divergence in host utilisation by two spider ectoparasitoids within the genus *Eriostethus* (Ichneumonidae, Pimplinae). **Zoologischer Anzeiger**, [s. l.], v. 272, p. 1-5, 2018a.

KORENKO, S.; ISAIA, M.; SATRAPOVÁ, J.; PEKÁR, S. Parasitoid genus-specific manipulation of orb-web host spiders (Araneae, Araneidae). **Ecological Entomology**, [s. l.], v. 39, p. 30–38, 2014.

KORENKO, S.; KORENKOVÁ, B.; SATRAPOVÁ, J.; HAMOUZOVÁ, K.; BELGERS, D. Modification of *Tetragnatha montana* (Araneae, Tetragnathidae) web architecture induced by larva of the parasitoid *Acrodactyla quadrisculpta* (Hymenoptera, Ichneumonidae, Polysphincta genus-group). **Zoological Studies**, [s. l.], v. 54, n. 40, p. 1-7, 2015a.

KORENKO, S.; KYSILKOVÁ, K.; CERNČKA, L. Further records of two spider-parasitoids of the genus *Polysphincta* (Hymenoptera, Ichneumonidae, Ephialtini) from Central Europe, with notes on their host interactions. **Arachnology Letters**, [s. l.], v. 54, p. 28-32, 2017.

KORENKO, S.; MICHALKOVÁ, V.; ZWAKHALS, K.; PEKÁR, S. Host specificity and temporal and seasonal shifts in host preference of a web-spider parasitoid *Zatypota percontatoria*. **Journal of Insect Science**, [s. l.], v. 11, n. 101, p. 1-12, 2011.

KORENKO, S.; PEKÁR, S. A parasitoid wasp induces overwintering behaviour in its spider host. **PLoS ONE**, [s. l.], v. 6, n. 9, e24628, 2011.

.

- KORENKO, S.; POTOPOVÁ, V.; SATRAPOVÁ, J.; PEKÁR, S. Life history of the spider parasitoid *Zatypota percontatoria* (Hymenoptera: Ichneumonidae). **Entomological Science**, [s. l.], v. 19, n. 2, p. 104-111, 2016.
- KORENKO, S.; SATRAPOVÁ, J.; ZWAKHALS, K. Manipulation of araneid spider web architecture by the polysphinctine parasitoid *Zatypota picticollis* (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae). **Entomological Science**, [s. l.], v. 18, n. 3, p. 383-388, 2015b.
- KORENKO, S.; SPASOJEVIC, T.; PEKÁR, S.; WALTER, H. G.; KORENKOVÁ, V.; HAMOUZOVÁ, K.; KOLÁROVÁ, M.; KYSILKOVÁ, K.; KLOPFSTEIN, S. One generalist or several specialist species? Wide host range and diverse manipulations of the hosts' web-building behaviour in the true spider parasitoid *Zatypota kauros* (Hymenoptera: Ichneumonidae). **Insect Conservation and Diversity**, [s. l.], v. 11, n. 6, p. 587-599, 2018b.
- KRASNOV, B. R.; SHENBROT, G. I.; KHOKHLOVA, I. S.; MOUILLOT, D.; POULIN, R. Latitudinal gradients in nichebreadth: empirical evidence from haematophagousectoparasites. **Journal of Biogeography**, [s. l.], v. 35, n.1, p. 592-602, 2007.
- LEAL, L. C.; PEIXOTO, P. E. C. Decreasing water availability across the globe improves the effectiveness of protective ant-plant mutualisms: a meta-analysis. **Biological Review**, [s. l.], v. 92, n. 3, p. 1785-1794, 2017.
- LOOTVOET, A.; BLANCHET, S.; GEVREY, M.; BUISSON, L.; TUDESQUE, L.; LOOT, G. Patterns and processes of alternative host use in a generalist parasite: insights from natural host-parasite interaction. **Functional Ecology**, [s. l.], v. 27, n. 6, p. 1403-1414, 2013.
- LOPEZ-PASCUA, L. D. C.; BUCKLING, A. Increasing productivity accelerates host-parasite coevolution. **Journal of Evolutionary Biology**, [s. l.], v. 21, n. 3, p. 853-860, 2008.
- LORETO, R. G.; ARAÚJO, J. P. M.; KEPLER, R. M.; FLEMING, K. R.; MOREAU, C. S.; HUGHES, D. P. Evidence for convergent evolution of host parasitic manipulation in response to environmental conditions. **Evolution**, [s. l.], v. 72, n. 10, p. 2144-2155, 2018.
- LUBIN, Y. D. Seasonal Abundance and Diversity of Web-Building Spiders in Relation to Habitat Structure on Barro Colorado Island, Panama. **The Journal of Arachnology**, [s. l.], v. 6, n. 1, p. 31-51, 1978.
- LYMBERG, A. J. Host specificity, host range and host preference. **Parasitology Today**, [s. l.], v. 5, p. 298, 1989.
- MACARTHUR, R. H. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. **Ecology**, [s. l.], v. 36, n. 3, p. 533-536, 1955.
- MACARTHUR, R. H. **Geographical ecology**: Patterns in the distribution of species. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1972.

- MACHADO, G.; BUZATTO, B. A.; GARCÍA-HERNÁNDEZ, S.; MACÍAS-ORDÓÑEZ, R. Macroecology of Sexual Selection: A Predictive Conceptual Framework for Large-Scale Variation in Reproductive Traits. **The American Naturalist**, [s. l.], v. 188, n. 1, p. 8-27, 2016.
- MARTINS, P. M.; POULIN, R.; GONÇALVES-SOUZA, T. Integrating climate and host richness as drivers of global parasite diversity. **Global Ecology and Biogeography**, [s. l.], v. 30, n. 1, p. 196–204, 2020.
- MATSUMOTO, R. “Veils” against predators: Modified web structure of a host spider induced by an ichneumonid parasitoid, *Brachyzapus nikkoensis* (Uchida) (Hymenoptera). **Journal Insect Behavior**, [s. l.], v. 22, p. 39–48, 2009.
- MATSUMOTO, R. Molecular phylogeny and systematics of the Polysphincta group of genera (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae). **Systematic Entomology**, [s. l.], v. 41, p. 854–864, 2016.
- MATSUMOTO, R.; KONISHI, K. Life histories of two ichneumonid parasitoids of *Cyclosa octotuberculata* (Araneae): *Reclinervellus tuberculatus* (Uchida) and its new sympatric congener (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae). **Entomological Science**, [s. l.], v. 10, p. 267–278, 2007.
- MASTUMOTO, R.; SHIMIZU, I.; KONISHI, K. The first record of parasitism on *Neoscona scyuoides* (Araneae: Araneidae) by *Eriostethus rufus* (Hymenoptera: Ichneumonidae). **Acta Arachnologica**, [s. l.], v. 51, n. 1, p. 5-6, 2002.
- MATSUMOTO, R.; TAKASUKA, K. A revision of the genus *Zatypota* Förster of Japan, with descriptions of nine new species and notes on their hosts (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae). **Zootaxa**, [s. l.], v. 2522, p. 1-43, 2010.
- MAURER, B. A.; BROWN, J. H.; RUSLER, R. D. The Micro and Macro in the body size evolution. **Evolution**, [s. l.], v. 46, Nova York, n. 4, p. 939-953, 1992.
- MCGILL, B. J. The what, how and why of doing macroecology. **Global Ecology Biogeography**, [s. l.], v. 28, v.1, p. 6-17, 2019.
- MENDES, G. M.; SILVEIRA, F. A. O.; OLIVEIRA, C.; DATTILO, W.; GUEVARA, R.; RUIZ-GUERRA, B.; BOAVENTURA, M. G.; SERSHEN; RAMDHANI, S.; PHARTYAL, S. S.; RIBEIRO, S. P.; PINTO, V. D.; VASCONCELOS, H. L.; TITO, R.; PEREIRA, C. C.; CARVALHO, B.; CARVALHO, G. M.; DELVAL, E.; BUISSON, E.; ARRUDA, A. J.; TOTH, J. B.; DE O. ROQUE, F.; SOUZA, A. H.; BOLZAN, F.; NEVES, F.; KUCHENBECKER, J.; DEMETRIO, G. R.; SEIXAS, L.; ROMERO, G. Q.; DE OMENA, P. M.; SILVA, J. O.; PAOLUCCI, L.; QUEIROZ, E.; OOI, M. K. J.; MILLS, C. H. ; GERHOLD, P.; MERZIN, A.; MASSANTE, J. C.; AGUILAR, R.; CARBONE, L. M.; R. CAMPOS, R.; GOMES, I.; ZORZAL, G.; SOLAR, R.; RAMOS, L.; SOBRINHO, T.; SANDERS, P.; CORNELISSEN, T. How much leaf area do insects eat? a data set of insect herbivory sampled globally with a standardized protocol. **Ecology**, [s. l.], v. 102, n. 4, p. e03301, 2021.

MESSAS, Y. F. **História natural e ecologia populacional de *Eustala Perfida* Mello Leitão, 1947 (Araneae, Araneidae) na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo - Brasil.** 2014.

Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) - Universidade Estadual de Campinas - Instituto de Biologia, Campinas, 2014.

MESSAS, Y. F.; SOBCZAK, J. F.; VASCONCELLOS-NETO, J. An alternative host of *Hymenoepimecis japi* (Hymenoptera, Ichneumonidae) on a novel family (Araneae, Araneidae), with notes on behavioral manipulations. **Journal of Hymenoptera Research**, [s. l.], v. 60, p. 111-118, 2017.

MILLER, J. A.; BELGERS, J. D. M.; BEENTJES, K. K.; ZWAKHALS, K.; VAN HELSDINGEN, P. Spider hosts (Arachnida, Araneae) and wasp parasitoids (Insecta, Hymenoptera, Ichneumonidae, Ephialtini) matched using DNA barcodes. **Biodiversity Data Journal**, [s. l.], v. 1, e992, 2013.

MITTELBACH, G. G.; SCHEMSKE, D. W.; CORNELL, H. V.; ALLEN, A. P.; BROWN, J. M.; BUSH, M. B.; HARRISON, S. P.; HURLBERT, A. H.; KNOWLTON, N.; LESSIOS, H. A. MCCAIN, C. M. MCCUNE, A. R.; MCDADE, L. A.; MCPEEK, M. A.; NEAR, T. J.; PRICE, T. D.; RICKLEFS, R. E.; ROY, K.; SAX, D. F.; SHLUTER, D.; SOBEL, J. M.; TURELLI, M. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. **Ecology Letters**, [s. l.], v. 10, p.315-31, 2007.

MØLLER, A. P. Evidence of larger impact of parasites on hosts in the tropics: investment in immune function within and outside the tropics. **Oikos**, [s. l.], v. 82, n. 2, p. 265-270, 1998.

MOYA-LARAÑO, J. Can Temperatura and Water availability contribute to the maintance of latitudinal diversity by increasing the rate of biotic interactions? **The Open Ecology Journal**, [s. l.], v. 3, v. 1, p. 1-13, 2010.

NIELSEN, E. Contribution to the Life History of the Pimpline Spider Parasites (Polysphincta, Zaglyptus, Tromatobia). 1923.

NIELSEN, E. A third supplementary note upon the life histories of the Polysphinctas (Hym. Ichneum.). **Entomologiske Meddelelser**, [s. l.], v. 19, p. 191-215, 1935.

PÁDUA, D G. **Sistemática da vespa parasitoide *Acrotaphus Townes* (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae) e taxonomia dos gêneros afins.** 2018. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas - Entomologia) - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, 2018.

OWEN, D. F.; CHANTER, D. O. Species Diversity and Seasonal Abundance in Tropical Ichneumonidae. **Oikos**, [s. l.], v. 21, n. 1, p. 142-144, 1970.

OWEN, J. Species diversity of Ichneumonidae and Serphidae (Hymenoptera) in an English suburban garden. **Biological Journal of the Linnean Society**, [s. l.], v. 16, n. 1, p. 315-336, 1981

- PÁDUA, D. G.; KLOSS, T. G. A new species of *Acrotaphus Townes* (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae) from the Brazilian Amazon, with notes on its host spider behavioral modification. **Zootaxa**, [s. l.], v. 4810, n. 1, p. 161-168, 2020.
- PÁDUA, D. G.; OLIVEIRA, M. L.; ONODY, H. C.; SOBCZAK, J. F.; SÄÄKSJÄRVI, I. E.; GÓMEZ, I. C. The Brazilian Amazonian species of *Hymenoepimecis* Viereck, 1912 (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae). **Zootaxa**, [s. l.], v. 4058, n. 2, p. 175-194, 2015.
- PÁDUA, D. G.; SALVATIERRA, L.; SOBCZAK, J. F.; OLIVEIRA, M. L. Parasitism of *Hymenoepimecis manauara* Pádua & Oliveira (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae) on *Leucauge henryi* Mello-Leitão (Araneae: Tetragnathidae) in Brazilian Amazonian. **Biodiversity Data Journal**, [s. l.], v. 4, e11219, 2016.
- PÁDUA, D. G.; SÄÄKSJÄRVI, I. E.; MONTEIRO, R. F.; OLIVEIRA, M. L. Review of the New World genus *Acrotaphus Townes*, 1960 (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae), with descriptions of fifteen new species. **Zootaxa**, [s. l.], v. 4719, n. 1, p. 01-62, 2020a.
- PÁDUA, D. G.; SÄÄKSJÄRVI, I. E.; SPASOJEVIC, T.; KAUNISTO, K. M.; MONTEIRO, R. F.; OLIVEIRA, M. L. A review of the spider-attacking *Polysphincta dizardi* species-group (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae), with descriptions of seven new species from South America. **ZooKeys**, [s. l.], v. 1041, p. 137-165, 2020b.
- PÁDUA, D. G.; SÄÄKSJÄRVI, I. E.; SPASOJEVIC, T.; KAUNISTO, K. M.; MONTEIRO, R. F.; OLIVEIRA, M. L. A review of the spider-attacking *Polysphincta dizardi* species-group (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae), with descriptions of seven new species from South America. **ZooKeys**, [s. l.], n. 1041, v. 1, p. 137-165, 2021.
- PIEL, W. H. The global latitudinal diversity gradient pattern in spiders. **Journal of Biogeography**, [s. l.], v. 45, n. 8, p. 1896-1904, 2018.
- PRESTON, J. C.; SANDVE, S. R. Adaptation to seasonality and the winter freeze. **Frontiers in Plant Science**, [s. l.], v. 4, n. 1, p. 1-18, 2013.
- PONTARP, M.; BUNNEFELD, L.; CABRAL, J. S.; ETIENNE, R. S.; FRITZ, S. A.; GILLESPIE, R.; GRAHAM, C. H.; HAGEN, O.; HARTIG, F.; HUANG, S.; JANSSON, R.; MALIET, O.; MÜNKEMÜLLER, T.; PELLISER, L.; RANGEL, T. F.; STORCH, D.; WIEGAND, T.; HURLBERT, A. H. The Latitudinal Diversity Gradient: Novel Understanding through Mechanistic Eco-evolutionary Models. **Trends in Ecology & Evolution**, [s. l.], v. 34, n. 3, p. 211-223.
- PONTOPPIDAN, MB.; HIMAMAN, W.; HYWEL-JONES, N. L.; BOOMSMA, J. J.; HUGHES, D. P. Graveyards on the move: the spatio-temporal distribution of dead *Ophiocordyceps*-infected ants. **PLoS ONE**, [s. l.], v. 4, n. 3, e4835, 2009.
- POULIN, R. Parasite manipulation of host behavior: an update and frequently asked questions. **Advances in the Study of Behavior**, [s. l.], v. 41, p. 151-186, 2010.

POULIN, R. Functional biogeography of parasite traits: hypothesis and evidence.

Philosophical Transactions of the Royal Society B, [s. l.], v. 376, n. 1837, p. 1-11, 2021.

QUICKLE, D. L. J. We Know Too Little About Parasitoid Wasp Distribution to Draw Any Conclusions about Latitudinal Trends in Species Richness, Body Size and Biology. **Plos One**, [s. l.], v. 7, n. 2, p. 1-9, 2012.

R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. **R Foundation for Statistical Computing**, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

ROGERS, M. E.; BATES P. A. Leishmania manipulation of sand fly feeding behavior results in enhanced transmission. **PLoS Pathogens**, [s. l.], v. 3, n. 6, p. 818-825, 2007.

ROHDE, K. Latitudinal Differences in Host-Specificity of Marine Monogenea and Digenea. **Marine Biology**, [s. l.], v. 47, p. 125-134, 1978.

ROHDE, K. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. **Oikos**, [s. l.], v. 65, p. 514-527, 1992.

ROHDE, K. Latitudinal Gradients in Species Diversity and Rapoport's Rule Revisited: A Review of Recent Work and What Can Parasites Teach Us about the causes of the Gradients? **Ecography**, Copenhagen, v. 22, n. 6, p. 593-613, 1999.

ROSLIN, T.; HARDWICK, B.; NOVOTNY, V.; PETRY, W. K. ANDREW, N. R.; ASMUS, A.; BARRIO, I. C.; BASSET, Y.; BOESING, A. L.; BONEBRAKE, T. C.; CAMERON, E. K.; DÁTTILO, W.; DONOSO, D. A.; DROZD, P.; GRAY, C. L.; HIK, D. S.; HILL, S. J.; HOPKINS, T.; HUANG, S.; KOANE, B.; LAIRD-HOPKINS, B.; LAUKKANEN, L.; LEWIS, O. T.; MILNE, S.; MWESIGE, I.; NAKAMURA, A.; NELL, C. S.; NICHOLS, E.; PROKURAT, A.; SAM, K.; SCHMIDT, N. M.; SLADE, A.; SLADE, V.; SUCHANKOVÁ, A.; TEDER, T.; VAN NOUHUYS, S.; VANDVICK, V.; WEISSFLOG, A.; SLADE, E. M. Higher predation risk for insect prey at low latitudes and elevations. **Science**, [s. l.], v. 356, p. 742-744, 2017.

SCHMITT, M.; RICHTER, D.; GÖBEL, D.; ZWAKHALS, K. Beobachtungen zur Parasitierung von Radnetzspinnen (Araneidae) durch *Polysphincta rufipes* (Hymenoptera: Ichneumonidae). **Arachnologische Mitteilungen**, [s. l.], v. 44, p. 1-6, 2012.

SCHEMSKE, D. W. Ecological and evolutionary perspectives on the origins of tropical diversity. In: CHAZDON, R. L.; WHITMORE, T. C. **Foundations of Tropical Forest Biology**, Univisty of Chicago Press: Chicago Press, 2002, p. 163-73.

SCHMESKE, D. W.; MITTELBAACH, G. G.; CORNELL, H. V.; MOBEL, J. M.; ROY, L. Is There a Latitudinal Gradient in the Importance of Biotic Interactions? Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, [s. l.], v. 40, p. 245-269, 2009.

SHAW, M. R. Notes on British Pimplinae and Poemeniinae (Hymenoptera: Ichneumonidae), with additions to the British list. **British Journal of Entomology and Natural History**, [s. l.], v. 19, p. 217-238, 2006.

SILVA, G. G.; POULIN, R.; GUILHERMO-FERREIRA, R. Do latitudinal and bioclimatic gradients drive parasitism in Odonata? **Internacional Journal for Parasitology**, [s. l.], v. 51, n. 6, p. 463-470, 2021.

SIME, K. R.; BROWER, A. V. Z. Explaining the Latitudinal Gradient Anomaly in Ichneumonid Species Richness: Evidence from Butterflies. **Journal of Animal Ecology**, [s. l.], v. 67, n. 3, p. 387-399, 1998.

SOBCZAK, J. F. Description of the male *Hymenoepimecis japi* Sobczak et al., 2009 (Hymenoptera, Ichneumonidae) parasitoid of *Leucauge roseosignata* Mello-Leitão 1943 (Araneae: Tetragnathidae). **Brazilian Journal of Biology**, [s. l.], v. 72, n. 4, p. 945-947, 2012.

SOBCZAK, J. F.; ARRUDA, I. D. P.; PÁDUA, D. G.; VILLANUEVA-BONILLA, G. A. Parasitism in *Theridion* sp. (Araneae: Theridiidae) by *Zatypota riverai* Gauld, 1991 (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae). **Journal of Arachnology**, [s. l.], v. 47, n. 2, p. 266-270, 2019b.

SOBCZAK, J. F.; LOFFREDO, A. P. S.; PENTEADO-DIAS, A. M.; GONZAGA, M. O. Two new species of *Hymenoepimecis* (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae) with notes on their spider hosts and behaviour manipulation. **Journal of Natural History**, [s. l.], v. 43, n. 43-44, p. 2691-2699, 2009.

SOBCZAK, J. F.; LOFFREDO, A. P. S.; PENTEADO-DIAS, A. M. Parasitism on *Araneus venatrix* (Koch, 1838) (Araneae: Araneidae) by *Hymenoepimecis silvanae* Loffredo and Penteado-Dias, 2009 (Ichneumonidae, Pimplinae) with description of male of the wasp. **Brazilian Journal of Biology**, [s. l.], v. 72, n. 1, p. 221-223, 2012a.

SOBCZAK, J. F.; LOFFREDO, A. P. S.; CAMARGO, L. F.; PENTEADO-DIAS, A. M. *Hymenoepimecis neotropica* (Brues & Richardson) (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae) parasitoid of *Araneus omnicolor* (Keyserling) (Araneae, Araneidae): first host record and new occurrence to Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, [s. l.], v. 56, n. 3, p. 390-392, 2012b.

SOBCZAK, J. F.; MESSAS, Y. F.; PÁDUA, D. G. Parasitism of *Zatypota riverai* Gauld (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae) on *Anelosimus baeza* Agnarsson (Araneae: Theridiidae) in northeast Brazil, with a description of the male. **Zootaxa**, [s. l.], v. 4247, n. 1, p. 78-82, 2017a.

SOBCZAK, J. F.; PÁDUA, D. G.; COSTA, L. F. A.; CARVALHO, J. L. V. R.; FERREIRA, J. P. S.; SOBCZAK, J. C. M. S. M.; MESSAS, Y. F. The parasitoid wasp *Eruga unilabiana* Pádua & Sobczak, sp. nov. (Hymenoptera: Ichneumonidae) induces behavioral modification in its spider host. **Entomological Science**, [s. l.], v. 21, n. 1, p. 59-65, 2018.

SOBCZAK, J. F.; PÁDUA, D. G.; VILLANUEVA-BONILLA, G. A.; NÓBREGA, F. A. S.; MESSAS, Y. F. Two new species of *Zatypota* (Hymenoptera: Ichneumonidae, Pimplinae)

sharing the same host spider in Northeast Brazil. **Zootaxa**, [s. l.], v. 4609, n. 1, p. 169-177, 2019a.

SOBCZAK, J. F.; SOBCZAK, J. C. M. S. M.; MESSAS, Y. F.; SOUZA, H. S.; VASCONCELLOS-NETO, J. A new record of a host-parasitoid interaction: *Hymenoepimecis veranii* Lofredo & Penteado-Dias, 2009 (Hymenoptera: Ichneumonidae) parasitizing *Araneus orgaos* Levi, 1991 (Araneae: Araneidae). **Journal of Insect Behavior**, [s. l.], v. 27, n. 6, p. 753-758, 2014.

SOBCZAK, J. F.; VILLANUEVA-BONILLA, G. A.; PÁDUA, D. G.; MESSAS, Y. F. The wasp *Flacopimpla varelae* Gauld (Ichneumonidae: Pimplinae), parasitoid of the spider *Achaearanea tingo* Levi (Theridiidae: Theridiinae), with description of the male wasp. **Zootaxa**, [s. l.], v. 4365, n. 5, p. 594-599, 2017b.

STEFFANY, S. A.; MENDES-PEREIRA, T.; KLOSS, T. G. Zombies in safe places? Modified webs with leaf shelters do not increase the survival of spider parasitoids. In: **VI Congresso Latinoamericano de Aracnologia**, 14-18, 2020, Virtual, Buenos Aires, Argentina, Anais: <https://congaracno2020.wixsite.com/vicla?lang=pt>. Buenos Aires: 2020, p. 328-239.

TAKASUKA, K. *Cyclosa omonaga* (Araneae: Araneidae), an alternative host of the spider ectoparasitoid *Reclinervellus nielsenii* (Hymenoptera: Ichneumonidae), with notes on behavioural manipulation. **Arachnology**, [s. l.], v. 17, n. 8, p. 406-409, 2018.

TAKASUKA, K. Evaluation of manipulative effects by an ichneumonid spider ectoparasitoid larva upon an orb-weaving spider host (Araneidae: *Cyclosa argenteoalba*) by means of surgical removal and transplantation. **The Journal of Arachnology**, [s. l.], v. 47, n. 2, p. 181-189, 2019a.

TAKASUKA, K. The second record of *Allagelena opulenta* (Araneae, Agelenidae) parasitized by the spider-ectoparasitoid, *Brachyzapus nikkoensis* (Hymenoptera, Ichneumonidae). **Acta Arachnologica**, [s. l.], v. 68, n. 2, 77-80, 2019b.

TAKASUKA, K. The northernmost record of *Eriostethus rufus* (Uchida, 1932) (Hymenoptera, Ichneumonidae) with an indication of new host, *Trichonephila clavata* (Koch, 1878) (Araneae, Araneidae) and its web manipulation. **Entomological Communications**, [s. l.], v. 3, ec03015, p. 1-4, 2021.

TAKASUKA, K.; FRITZÉN, N. R.; TANAKA, Y.; MATSUMOTO, R.; MAETO, K.; SHAW, M. R. The changing use of the ovipositor in host shifts by ichneumonid ectoparasitoids of spiders (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae). **Parasite**, [s. l.], v. 25, n. 17, p. 1-17, 2018.

TAKASUKA, K.; KORENKO, S.; KYSILKOVÁ, K.; STEFÁNIK, M.; ČERNECKÁ, L.; MIHÁL, I.; DOLEJŠ, P.; HOLÝ, K. Host utilization of koinobiont spider-ectoparasitoids (Ichneumonidae, Ephialtini, *Polysphincta* genus-group) associated with *Cyclosa* spp. (Araneae, Araneidae) across the Palaearctic. **Zoologischer Anzeiger**, [s. l.], v. 267, p. 8-14, 2017.

TAKASUKA, K.; MATSUMOTO, R. Lying on the dorsum: unique host-attacking behaviour of *Zatypota albicoxa* (Hymenoptera, Ichneumonidae). **Journal of Ethology**, [s. l.], v. 29, n. 2, p. 203-207, 2011a.

TAKASUKA, K.; MATSUMOTO, R. Infanticide by a solitary koinobiont ichneumonid ectoparasitoid of spiders. **Naturwissenschaften**, [s. l.], v. 98, n. 6, p. 529-536, 2011b.

TAKASUKA, K.; MATSUMOTO, R.; MAETO, K. Oviposition behaviour by a spider-ectoparasitoid, *Zatypota maculata*, exploits the specialized prey capture technique of its spider host. **Journal of Zoology**, [s. l.], v. 308, n. 3, p. 221-230, 2019.

TAKASUKA, K.; MATSUMOTO, R.; OHBAYASHI, N. Oviposition behavior of *Zatypota albicoxa* (Hymenoptera, Ichneumonidae), an ectoparasitoid of *Achaearanea tepidariorum* (Araneae, Theridiidae). **Entomological Science**, [s. l.], v. 12, n. 13, p. 232-237, 2009.

TAKASUKA, K.; TANAKA, K. Seasonal life cycle of *Zatypota albicoxa* (Hymenoptera: Ichneumonidae), an ectoparasitoid of *Parasteatoda tepidariorum* (Araneae: Theridiidae), in southwestern Japan. **Pacific Science**, [s. l.], v. 67, n. 1, p. 105-111, 2013.

TAKASUKA, K.; YOSHIDA, H.; NUGROHO, P.; MATSUMOTO, R. A new record of *Zatypota albicoxa* (Hymenoptera: Ichneumonidae) from Indonesia, with description of a new species of its host spider (Araneae: Theridiidae). **Zootaxa**, [s. l.], v. 2910, p. 63-68, 2011.

TAKASUKA, K.; WATANABE, K.; YOSHIDA, H. New records of *Zatypota albicoxa* (Hymenoptera, Ichneumonidae) and its potential host spider *Parasteatoda tepidariorum* (Araneae, Theridiidae) from Vietnam. **Japanese Journal Systematic Entomology**, [s. l.], v. 18, n. 2, p. 447-450, 2012.

TAKASUKA, K.; YASUI, T.; ISHIGAMI, T.; NAKATA, K.; MATSUMOTO, R.; IDEKA, K.; MAETO, K. Host manipulation by an ichneumonid spider ectoparasitoid that takes advantage of preprogrammed web-building behaviour for its cocoon protection. **The Journal of Experimental Biology**, [s. l.], v. 218, n. 15, p. 2326-2332, 2015.

THOMAS, F.; ADAMO, S.; MOORE, J. Parasitic manipulation: where are we and where should we go? **Behavioural Processes**, [s. l.], v. 68, n. 3, p. 185-199, 2005.

TIMMS, L. L.; SCHWARZFELD, M.; SÄÄKSJÄRVI, I. E. Extending understanding of latitudinal patterns in parasitoid wasp diversity. **Insect Conservation and Diversity**, v. 9, n. 1, p. 74-86, 2016.

TORMOS, J.; ASÍS, J. D.; GAYUBO, S. F.; SELFA, J. Descriptions of the final instar larvae of *Perithous septemcinctorius*, *Zatypota bohemani* and *Z. gracilis* (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae). **Journal of Entomological Science**, [s. l.], v. 39, n. 4, p. 475-482, 2004.

UCHIDA, T. Dritter Beitrag zur Ichneumoniden-Fauna Japans. **Journal of the Faculty of Agriculture**, [s. l.], v. 25, n. 1, p. 1-115, 1928.

VARGA, O.; RESHCHIKOV, A. *Schizopyga alinae*, a genus of pimplinae parasitoid wasps (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae) new to the Afrotropical region. **Zootaxa**, [s. l.], v. 4422, n. 2, p. 291-295, 2018

VARGA, O.; RESHCHIKOV, A.; DI GIOVANNI, F. First record of the genus *Brachyzapus* Gauld & Dubois, 2006 (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae) from the Afrotropical region, with descriptions of two new species. **Zootaxa**, [s. l.], v. 4377 n. 4, p. 581-586, 2018.

VASCONCELOS, H. L.; MARAVALHAS, J. B.; FEITOSA, R. M.; PACHECO, R. NEVES, K. C.; ANDERSEN, A. N. Neotropical savanna ants show a reversed latitudinal gradient of species richness, with climatic drivers reflecting the forest origin of the fauna. **Journal of Biogeography**, [s. l.], v. 45, n. 1, p. 248-258, 2017.

VÁZQUEZ, D. P.; STEVENS, R. D. The Latitudinal Gradient in Niche Breadth: Concepts and Evidence. **The American Naturalist**, [s. l.], v. 164, n. 1, p. 1-19, 2004.

VEIJALAINEN, A.; WAHLBERG, N.; BROAD, G. R.; ERWIN, T. L.; LONGINO, J. T.; SÄÄKSJÄRVI, I. E. Unprecedented ichneumonid parasitoid wasp diversity in tropical forests. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 279, n. 1748, p. 4694-4698, 2012a.

VEIJALAINEN, A.; SÄÄKSJÄRVI, I. E.; ERWIN, T. L.; GÓMEZ, I. C.; LONGINO, J. T. Subfamily composition of Ichneumonidae (Hymenoptera) from western Amazonia: Insights into diversity of tropical parasitoid wasps. **Conservation and Diversity**, [s. l.], v. 6, n. 1, p. 28-37, 2012b.

VILLANUEVA-BONILLA, G. A.; FAUSTINO, L. M.; FAUSTINO, M. L.; SANTOS, W. R.; PEREIRA, L. C.; PÁDUA, D. G.; SOBCZAK, J. F. Behavioral manipulation of a “Trashline Orb-weaving spider” *Cyclosa fililineata* (Araneidae) by the parasitoid wasp *Zatypota riverai* (Ichneumonidae: Pimplinae). **Zootaxa**, [s. l.], v. 4377, n. 4, p. 581-586, 2021.

VINCENT, L. S. A new record for *Sinarachna anomala* (Hymenoptera: Ichneumonidae), an external parasitoid of *Mallos pallidus* (Araneae: Dictynidae). **Pan-Pacific Entomologist**, [s. l.], v. 55, p. 192-194, 1979.

VON HUMBOLDT, A. **Personal narrative of travels to the equinoctial regions of America, during the years 1799–1804**. (tradução: ROSS, T.). London, UK: HG Bohn, 1852.

WENG, J. L.; BARRANTES, G. Natural history and larval behavior of the parasitoid *Zatypota petronae* (Hymenoptera: Ichneumonidae). **Journal of Hymenoptera Research**, [s. l.], v. 16, n. 2, p. 326-335, 2007.

WIENS, J. J.; ACKERLY, D. D.; ALLEN, A. D.; ANACKER, B. L.; BUCKLEY, L. B.; CORNELL, H. V.; DAMSCHEN, E. I.; DAVIES, T. J.; GRYTNES, J. A.; HARRISON, S. P.; HAWKINS, B. A.; HOLT, R. D.; MCCAIN, C. M.; STEPHENS, P. R. Niche Conservatism

as an emerging principle in ecology and conservation biology. **Ecology letters**, [s. l.], v. 13, p. 1310-1324, 2010.

WILLIG, M. R.; KAUFMAN, D. M.; STEVENS, R. D. Latitudinal gradients of biodiversity: Pattern, Process, Scales, and Synthesis. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, [s. l.], v. 34, n. 1, p. 273-309, 2003.

WILLIG, M. R.; PRESLEY, S. J. Latitudinal gradients of biodiversity: theory and empirical patterns. Encyclopedia of the Anthropocene, **United States**, [s. l.], v. 3, p. 13-19, 2018.

YOM-TOV, Y.; GEFFEN, E. Host specialization and latitude among cuckoos. **Journal of Avian Biology**, [s. l.], v. 36, n. 4, p. 465-470, 2005.

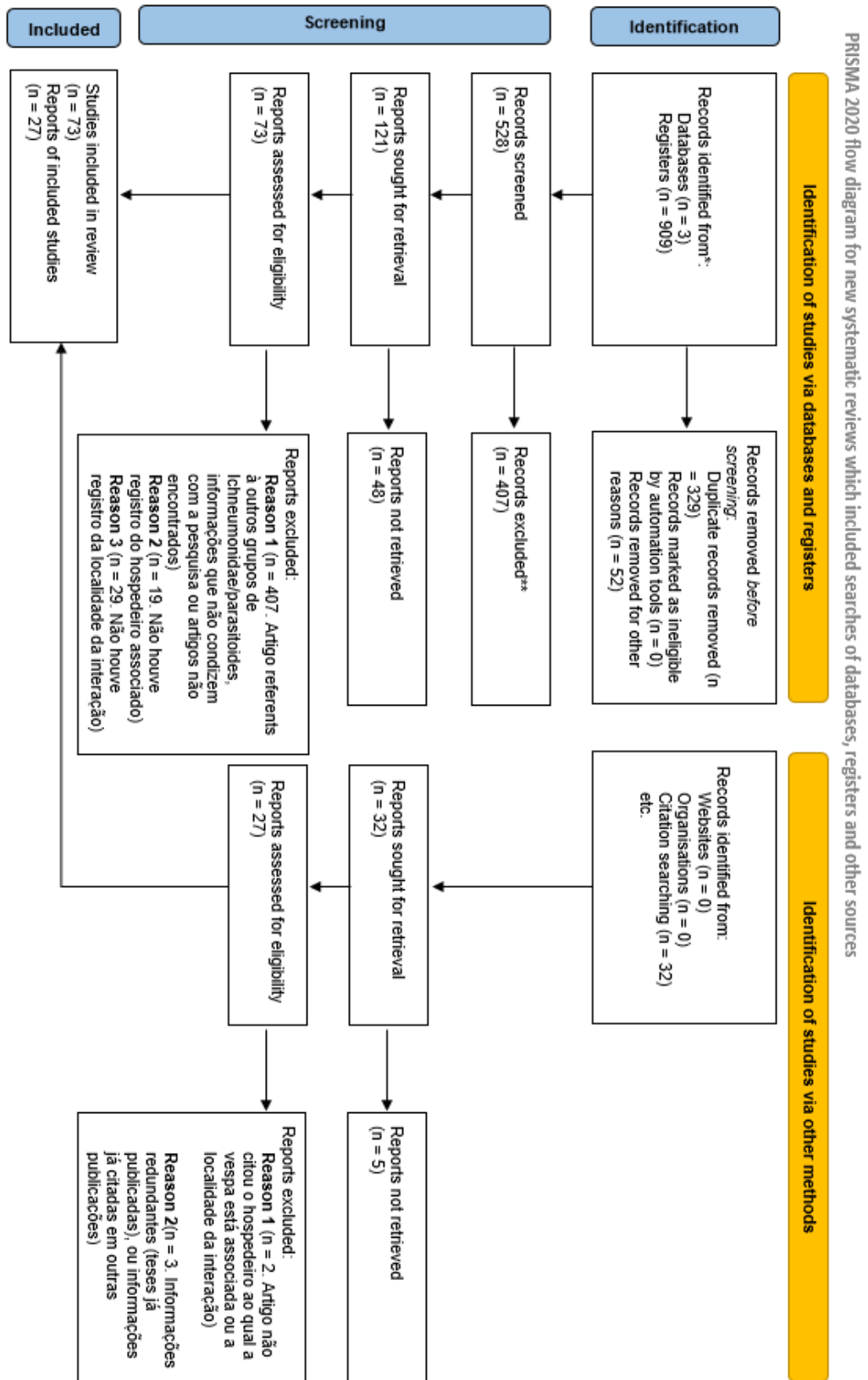
YU, D. S., VAN ACHTERBERGM C.; HORTMANN, K. World Ichneumonoidea 2016: Taxonomy, Biology, Morphology and Distribution. **Taxapad**, 2022. Database on flash-drive. Disponível em: <http://www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2016/details/database/id/68>.

ZWAKHALS, K. The European species of the genera *Zatypota* and *Sinarachna* (Hymenoptera: Ichneumonidae, Pimplinae, Polysphinctini). **Entomologische Berichten**, [s. l.], v. 66, n. 2, p. 34-37, 2006.

APÊNDICES

Apêndice 1 - Fluxograma PRISMA referente a revisão sistemática efetuada nas bases de dados <i>Web of Science</i> , <i>Scopus</i> e <i>Google scholar</i>	69
Apêndice 2 - Descrição da diversidade de parasitoides e hospedeiros obtidos por meio da revisão sistemática.....	70
Apêndice 3 - Árvore das relações filogenéticas de vespas do grupo de gêneros <i>Polysphincta</i> contempladas no estudo, extraída da OTT no programa R para a análise da primeira e segunda hipótese.....	80
Apêndice 4 - Árvore das relações filogenéticas de vespas do grupo de gêneros <i>Polysphincta</i> contempladas no estudo, extraída da OTT no programa R para a análise da terceira hipótese.....	81

Apêndice 1 – Fluxograma PRISMA referente a revisão sistemática efetuada nas bases de dados *Web of Science*, *Scopus* e *Google scholar*



Apêndice 2 – Descrição da diversidade de parasitoides e hospedeiros obtidos por meio da revisão sistemática.

Espécie da vespa	Artigos Citados	Hospedeiros Registrados	Mediana da Latitude de ocorrência do parasitoide
<i>Acrodactyla carinator</i> (Aubert, 1965)	SHAW, 2006 KORENKO; GIOVANNI, 2019;	<i>Tetragnatha montana</i> <i>Tetragnatha obtusa</i> <i>Tetragnatha sp</i>	55
<i>Acrodactyla degener</i> (Hailday, 1838)	FITTON; SHAW; GAULD, 1988; HUDSON, 1988 KORENKO; GIOVANNI, 2019	<i>Bolyphantes alticeps</i> ; <i>Kaestneria dorsalis</i> ; <i>Lepthyphantes minutus</i> ; <i>Linyphia triangularis</i> ; <i>Neriere peltata</i> ; <i>Neriere sp.</i> ; <i>Tenuiphantes mengei</i> ; <i>Tenuiphantes tenuis</i> ; <i>Tenuiphantes zimmermanni</i>	54
<i>Acrodactyla quadrisculpta</i> (Gravenhorst, 1820)	BELGERS; ZWAKHALS; HELSDINGEN, 2013; FITTON; SHAW; GAULD, 1988; KORENKO et al., 2015a; KORENKO; GIOVANNI 2019; MILLER et al., 2013; SHAW, 2006	<i>Tetragnatha extensa</i> ; <i>Tetragnatha montana</i> ; <i>Tetragnatha obtusa</i> ; <i>Tetragnatha sp</i>	52
<i>Acrodactyla takewakii</i> (Uchida, 1927)	UCHIDA, 1928	<i>Metellina segmentata</i>	37
<i>Acrotaphus chedelae</i> Gauld, 1991	GONZAGA; SOBCZAK 2011; PÁDUA et al., 2020a	<i>Argiope argentata</i>	-22
<i>Acrotaphus fuscipennis</i> (Cresson, 1865)	BRAMBILA; PORTER, 2005	<i>Neoscona arabesca</i>	27
<i>Acrotaphus tibialis</i> (Cameron, 1886)	BRAMBILA; PORTER, 2005; EBERHARD, 2013 MESSAS, 2014;	<i>Eustala perfida</i> ; <i>Argiope trifasciata</i> ; <i>Metazygia sp.</i>	10

<i>Acrotaphus wagnerianae</i> Pádua & Kloss, 2020	PÁDUA; KLOSS, 2020	<i>Wagneriana</i> sp.	-3
<i>Acrotaphus wiltii</i> (Cresson, 1870)	BRAMBILA; PORTER, 2005 GORDH, 1971	<i>Neoscona arabesca</i>	39
<i>Brachyzapus nikkoensis</i> (Uchida, 1928)	MATSUMOTO, 2009; TAKASUKA et al., 2018 TAKASUKA, 2019b;	<i>Agelena limbata</i> <i>Agelena silvatica</i> ; <i>Allagelena opulenta</i> ;	36
<i>Eriostethus minimus</i> Gauld, 1984	KORENKO et al., 2018a	<i>Parasteatoda</i> sp; <i>Nihonhimea mundula</i>	-28
<i>Eriostethus perkinsi</i> Gauld, 1984	KORENKO et al., 2018a	<i>Eriophora</i> sp.	-27
<i>Eriostethus rufus</i> Gauld, 1984	MATSUMOTO; SHIMIZU; KONISHI, 2002; TAKASUKA, 2021	<i>Neoscona scylloides</i> ; <i>Triconephila clavata</i>	37
<i>Eruga gutfreundi</i> Gauld, 1991	EBERHARD, 2013	<i>Leucauge mariana</i>	10
<i>Eruga telljohanni</i> Gauld, 1991	BARRANTES; SANDOVAL; HANSON, 2017	<i>Leucauge</i> sp.	10
<i>Eruga unilabiana</i> Pádua ; Sobczak, 2017	SOBCZAK et al., 2018	<i>Dubiaranea</i> sp.	-4
<i>Flacopimpla barathrica</i> Fritzén, 2014	FRITZÉN, 2014	<i>Thymoites bellissimus</i>	63
<i>Flacopimpla parva</i> (Cresson, 1870)	CUSHMAN, 1926	<i>Theridion punctipes</i>	37
<i>Flacopimpla veralae</i> Gauld, 1991	SOBCZAK et al., 2017b	<i>Achaearanea tingo</i>	-23
<i>Hymenoepimecis</i> <i>argyraphaga</i> Gauld, 2000	EBERHARD, 2000b; EBERHARD, 2001	<i>Leucauge argyra</i>	10

<i>Hymenoepimecis bicolor</i> (Brulle, 1846)	GONZAGA et al., 2010; GONZAGA et al., unp.	<i>Cyrtophora citricola</i> <i>Trichonephila clavipes</i> ;	-23
<i>Hymenoepimecis cameroni</i> Townes, 1966	Dados. unp.	<i>Leucauge volupis</i>	-20
<i>Hymenoepimecis</i> sp.	GONZAGA et al., 2015a	<i>Leucauge volupis</i>	-19
<i>Hymenoepimecis heidyae</i> Gauld, 1991	BARRANTES; EBERHARD; WENG, 2018; GAULD, 2000;	<i>Kapogea cyrtophoroides</i> ; <i>Kapogea sexnotata</i>	10
<i>Hymenoepimecis</i> sp.	GONZAGA; KLOSS; SOBCZAK, 2017	<i>Parawixia bistrata</i>	-19
<i>Hymenoepimecis japi</i> Sobczak, Loffredo, Penteado-Dias & Gonzaga, 2009	MESSAS et al., 2017; SOBCZAK et al., 2009; SOBCZAK, 2012	<i>Leucauge roseosignata</i> ; <i>Mecynogea bigibba</i>	-23
<i>Hymenoepimecis manaura</i> Pádua & Oliveira, 2015	PÁDUA et al., 2016	<i>Leucauge henryi</i>	-2
<i>Hymenoepimecis neotropica</i> (Brues & Richardson, 1913)	SOBCZAK et al., 2012b	<i>Araneus omnicolor</i>	-23
<i>Hymenoepimecis robertsae</i> Gauld, 1991	FINCKE et al., 1990; GONZAGA et al., 2010	<i>Trichonephila clavipes</i>	10
<i>Hymenoepimecis silvanae</i> Loffredo & Penteado- Dias, 2009	SOBCZAK et al., 2012a	<i>Araneus venatrix</i>	-24
<i>Hymenoepimecis sooretama</i> Sobczak, Loffredo, Penteado-Dias & Gonzaga, 2009	SOBCZAK et al., 2009	<i>Manogea porracea</i>	-22
<i>Hymenoepimecis tedfordi</i> Gauld, 1991	EBERHARD, 2013	<i>Leucauge mariana</i>	10

<i>Hymenoepimecis veranii</i> Gauld, 1991	GONZAGA; SOBCZAK, 2007; SOBCZAK et al., 2014	<i>Araneus omnicolor</i> ; <i>Araneus orgaos</i>	-23
<i>Iania pictifrons</i> Matsumoto, 2016	FITTON; SHAW; GAULD, 1988 TAKASUKA et al. 2018	<i>Clubiona subsultans</i> ; <i>Clubiona sp.</i>	53
<i>Inbioia pivai</i> Gauld; Ugalde, 2002	BARRANTES et al., 2019	<i>Messua sp.</i>	10
<i>Megaetaira madida</i> (Haliday, 1838)	FITTON; SHAW; GAULD, 1988; HUDSON, 1988; KORENKO, 2016; NIELSEN, 1923	<i>Lepthyphantes sp.</i> <i>Meta sp.</i> ; <i>Metellina merianae</i> ; <i>Metellina segmentata</i> ;	53
<i>Megaetaira varicarinata</i> (Haliday, 1838)	HASHIMOTO, 1963	<i>Zhinu reticuloides</i>	35
<i>Oxyrrhexis carbonator</i> (Gravenhorst, 1807)	GADALLAH; EL HENNAWY 2017; FRITZÉN; FJELLBERG 2014 SHAW 2006;	<i>Nurscia albomaculata</i> ; <i>Steatoda borealis</i> ; <i>Steatoda bipunctata</i>	62
<i>Oxyrrhexis zephyrus</i> Fritzén, 2014	FRITZÉN; FJELLBERG 2014	<i>Enoplognatha serratosignata</i>	62
<i>Piogaster sp.</i>	TAKASUKA et al., 2018	<i>Salticus cingulatus</i>	62
<i>Polysphincta boops</i> Tschek, 1869	FITTON; SHAW; GAULD, 1988; FRITZÉN; SHAW, 2014 KORENKO et al., 2014;	<i>Araniella cucurbitina</i> ; <i>Araniella opisthographa</i> ; <i>Araniella sp.</i>	56
<i>Polysphincta gutfreundi</i> Gauld, 1991	BARRANTES et al. 2008; EBERHARD, 2010a; EBERHARD, 2019	<i>Allocyclosa bifurca</i>	10
<i>Polysphincta janzeni</i> Gauld, 1991	GONZAGA et al., 2015b; KLOSS et al., 2016a; KLOSS et al., 2016b; KLOSS et al., 2017	<i>Cyclosa fililineata</i> ; <i>Cyclosa morretes</i>	-20

<i>Polysphincta koebelei</i> Howard, 1892	BOOVE; LEECH, 2014	<i>Araneus gemmoides</i>	54
<i>Polysphincta longa</i> Kasparyan, 1976	FRITZÉN; SHAW, 2014; KORENKO et al., 2017	<i>Araneus angulatus</i>	53
<i>Polysphincta purcelli</i> Hingston, 1932	KLOSS et al., 2016a; KLOSS et al., 2016b; KLOSS et al., 2017;	<i>Cyclosa fililineata</i> ;	-20
<i>Polysphincta rufipes</i>	FITTON; SHAW; GAULD, 1988; SCHMITT et al. 2012	<i>Larinioides sclopetarius</i> ; <i>Zygiella x-notata</i> ; <i>Larinioides cornutus</i>	52
<i>Polysphincta sp.</i>	GONZAGA; KLOSS; SOBCZAK, 2017	<i>Cyclosas sp.</i>	-2
<i>Polysphincta sinearanaea</i> Pádua, 2018	KLOSS et al., 2018; PÁDUA et al., 2020b;	<i>Metazygia laticeps</i>	-20
<i>Polysphincta tuberosa</i> Gravenhorst, 1829	FITTON; SHAW; GAULD, 1988; KORENKO; GIOVANNI, 2019; KORENKO et al., 2017; KORENKO et al., 2014; NIELSEN, 1923	<i>Araniella sp</i> ; <i>Araneus quadratus</i> ; <i>Araniella opisthographa</i> ; <i>Araniella cucurbitina</i> ; <i>Araneus diadematus</i> ; <i>Zygiella atrica</i> ; <i>Araneus sturmi</i>	52
<i>Polysphincta vexator</i> Fitton, Shaw & Gauld, 1988	FITTON; SHAW; GAULD, 1988	<i>Larinioides cornutus</i> <i>Araneus quadratus</i>	53
<i>Reclinervellus masumotoi</i> Matsumoto & Konishi, 2007	MATSUMOTO; KONISHI, 2007	<i>Cyclosa octotuberculata</i>	34

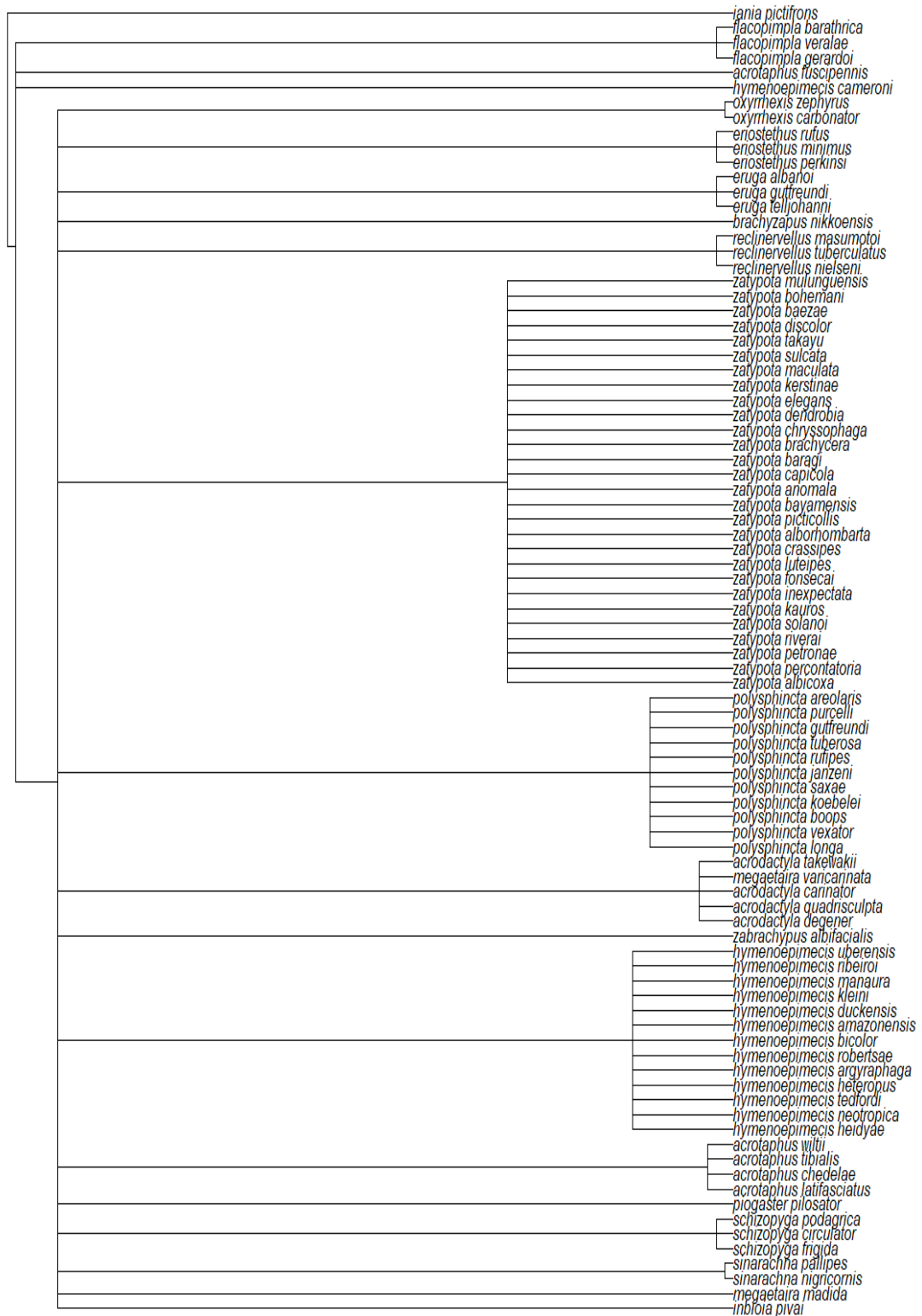
<i>Reclinervellus nielseni</i> (Roman, 1923)	FITTON; SHAW; GAULD, 1988; FRITZÉN, 2005; MATSUMOTO; KONISHI, 2007; NIELSEN, 1923; SHAW, 2006 TAKASUKA et al., 2015; TAKASUKA et al., 2017; TAKASUKA, 2018; TAKASUKA, 2019;	<i>Cyclosa argenteoalba</i> ; <i>Cyclosa conica</i> ; <i>Cyclosa laticauda</i> ; <i>Cyclosa omonaga</i> ;	35
<i>Reclinervellus tuberculatus</i> (Uchida, 1932)	MATSUMOTO; KONISHI, 2007	<i>Cyclosa octotuberculata</i>	35
<i>Schizopyga circulator</i> (Panzer, 1800)	FITTON; SHAW; GAULD, 1988	<i>Clubiona neglecta</i> ; <i>Clubiona terrestris</i> ; <i>Clubiona trivialis</i> ;	53
<i>Schizopyga frigida</i> Cresson, 1870	FITTON; SHAW; GAULD, 1988	<i>Clubiona lutescens</i> ; <i>Clubiona terrestris</i>	56
<i>Schizopyga podagrica</i> Gravenhorst, 1829	NIELSEN, 1935; SHAW, 2006	<i>Cheiracanthium erraticum</i>	54
<i>Sinarachna nigricornis</i> (Holmgren, 1860)	FITTON; SHAW; GAULD, 1988	<i>Araneus diadematus</i> ; <i>Araneus sturmi</i> ; <i>Theridion sp.</i>	56
<i>Sinarachna pallipes</i> (Holmgren, 1860)	HUDSON, 1988; KORENKO et al., 2014; KORENKO; GIOVANNI, 2019; NIELSEN, 1923	<i>Araniella curcubitina</i> ; <i>Araniella displicata</i> ; <i>Araniella opisthographa</i> ; <i>Microneta viaria</i> ; <i>Araniella sp</i> ; <i>Araneus atea</i>	45
<i>Zabrachypus sp.</i>	TAKASUKA et al. 2018	<i>Titanoeca quadriguttata</i> ; <i>Titanoeca spominima</i>	57

<i>Zatypota albicoxa</i> (Walker, 1874)	BORDONI, 2003; HASHIMOTO, 1963; NIELSEN 1923; MATSUMOTO; TAKASUKA 2010; KORENKO; GIOVANNI, 2019 TAKASUKA et al., 2011; TAKASUKA ET AL 2012; TAKASUKA; MATSUMOTO 2011a; TAKASUKA; MATSUMOTO 2011b; TAKASUKA; TANAKA 2013; TAKASUKA et al., 2009; TAKASUKA et al., 2018;	<i>Parasteatoda merapiensis</i> ; <i>Parasteatoda</i> <i>tepidariorum</i> ; <i>Parasteatoda tabulata</i> ; <i>Keijiella oculiprominens</i> ; <i>Parasteatoda luneta</i> ; <i>Parasteatoda sp.</i> ; <i>Parasteatoda simulans</i> ;	35
<i>Zatypota alborhombarta</i> (Davis, 1895)	GONZAGA et al., 2016; GONZAGA; KLOSS.; SOBCZAK, 2017 STEFFANY; KLOSS, 2015	<i>Achaearanea tingo</i> ; <i>Cryptachaea jequirituba</i> ; <i>Cryptachaea rioensis</i>	-20
<i>Zatypota anomala</i> (Holmgren, 1860)	KORENKO, 2017; MILLER et al., 2013; VINCENT, 1979; KORENKO; GIOVANNI, 2019	<i>Mallos pallidus</i> ; <i>Dictynidae sp.</i> ; <i>Dictyna pusilla</i>	44
<i>Zatypota baezae</i> Pádua & Sobczak, 2019	SOBCZAK et al., 2019a	<i>Anelosimus baeza</i>	-4
<i>Zatypota baragi</i> Matsumoto, 2010	MATSUMOTO; TAKASUKA, 2010;	<i>Takayus chikunii</i>	35
<i>Zatypota bohemani</i> (Holmgren, 1860)	FITTON; SHAW; GAULD, 1988; MILLER et al., 2013; SHAW, 2006; TORMOS et al., 2004;	<i>Kochiura aulica</i> ; <i>Neottiura bimaculata</i> ; <i>Theridion mystaceum</i>	52
<i>Zatypota brachycera</i> Matsumoto, 2010	MATSUMOTO; TAKASUKA 2010	<i>Anelosimus crassipes</i>	35
<i>Zatypota sp1</i>	GONZAGA; KLOSS.; SOBCZAK, 2017	<i>Anelosimus baeza</i>	-4
<i>Zatypota chryssohaga</i> Matsumoto, 2010	MATSUMOTO; TAKASUKA 2010	<i>Chrysso foliata</i>	35

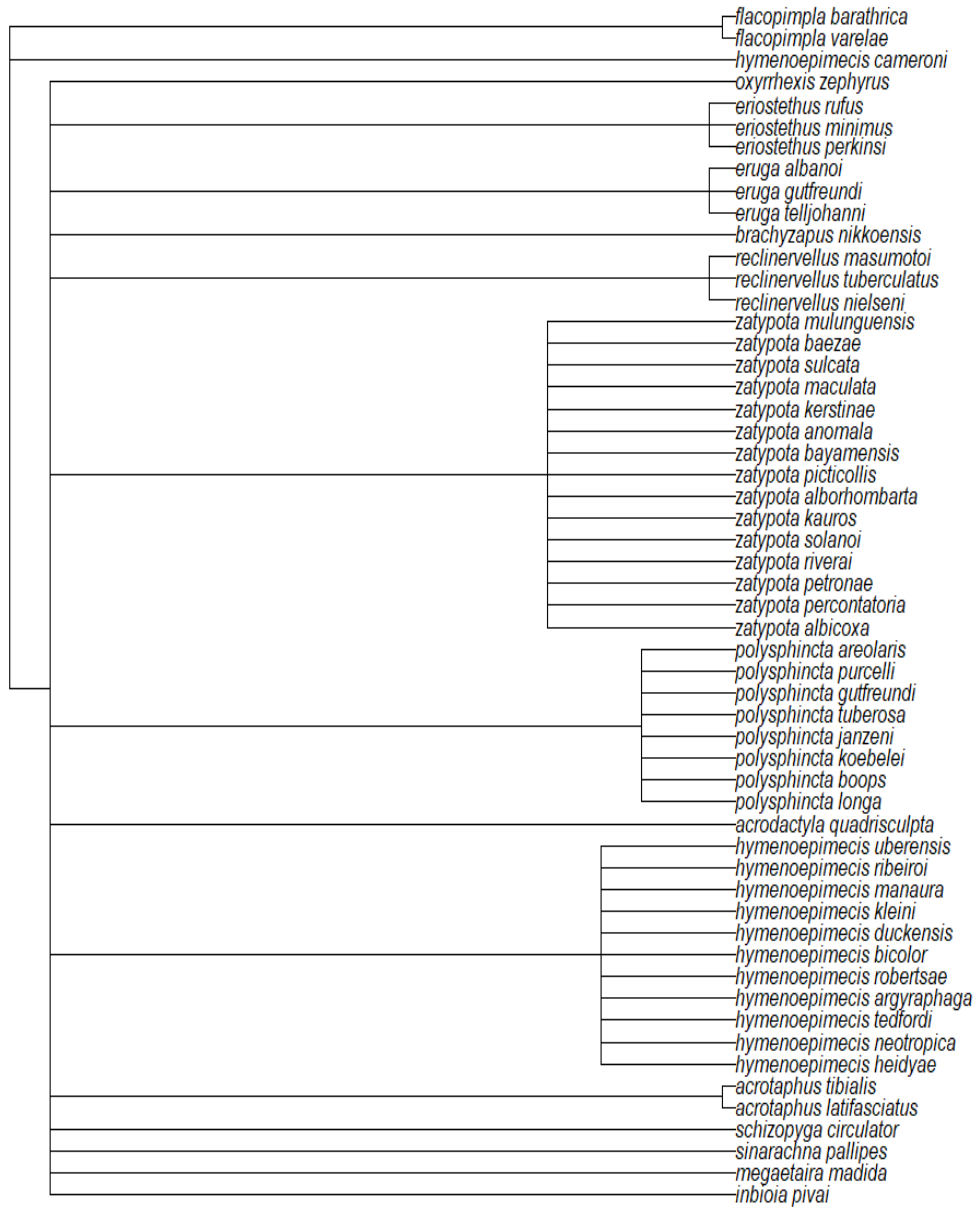
<i>Zatypota crassipes</i> Townes, 1960	DEYRUP et al., 2004	<i>Anelosimus studiosus</i>	27
<i>Zatypota dendrobia</i> Matsumoto, 2010	MATSUMOTO; TAKASUKA 2010;	<i>Yunohamella subadulta</i>	35
<i>Zatypota discolor</i> (Holmgren, 1860)	FITTON; SHAW; GAULD, 1988; KORENKO; GIOVANNI 2019	<i>Phylloneta impressa</i> ; <i>Phylloneta sisyphia</i> ; <i>Phylloneta sp</i>	54
<i>Zatypota elegans</i> Matsumoto, 2010	MATSUMOTO; TAKASUKA, 2010	<i>Platnickina sterninotata</i>	35
<i>Zatypota flamma</i> Fritzén, 2014	FRITZÉN, 2014	<i>Parasteatoda lunata</i>	48
<i>Zatypota</i> sp2	FERNANDEZ-FOURNIER et al.,2018	<i>Anelosimus eximius</i>	-1
<i>Zatypota kauros</i> Gauld, 1984	KORENKO et al., 2018b	<i>Anelosimus sp</i> ; <i>Cyrtophora</i> <i>exanthematica</i> ; <i>Cyrtophora hirta</i> ; <i>Cyrtophora sp</i> ; <i>Trichonephila plumipes</i>	27
<i>Zatypota kerstinae</i> Fritzén, 2010	FRITZÉN, 2010	<i>Yunohamella palmgreni</i>	63
<i>Zatypota maculata</i> Matsumoto & Takasuka, 2010	MATSUMOTO; TAKASUKA, 2010; TAKASUKA et al., 2019	<i>Nihonhimea japonica</i>	35
<i>Zatypota mulunguensis</i> Pádua & Sobczak, 2019	SOBCZAK et al., 2019a	<i>Anelosimus baeza</i>	-4
<i>Zatypota nr. riverai</i>	GONZAGA; KLOSS.; SOBCZAK, 2017	<i>Cryptachea cinnabarina</i>	-23

<i>Zatypota percontatoria</i> (Müller, 1776)	MATSUMOTO; TAKASUKA, 2010; TORMOS et al., 2004; KORENKO; PEKAR, 2011; KORENKO; GIOVANNI, 2019; KORENKO et al., 2011; KORENKO et al., 2016; MILLER et al., 2013; FITTON; SHAW; GAULD, 1988; NIELSEN, 1923	<i>Theridion pinastri</i> ; <i>Thomisus onustus</i> ; <i>Neottiura bimaculata</i> ; <i>Theridion varians</i> ; <i>Parasteatoda tepidariorum</i> ; <i>Platnickina tincta</i> ; <i>Theridion sp.</i> ; <i>Phylloneta impressa</i> ; <i>Theridion melanarum</i> ; <i>Simitidion simile</i> ;	49
<i>Zatypota petronae</i> Gauld, 1991	WENG; BARRANTES, 2007; BARRANTES; EBERHARD; WENG, 2008	<i>Theridion evexum</i>	10
<i>Zatypota picticollis</i> (Thomson, 1888)	KORENKO; GIOVANNI, 2019; KORENKO et al., 2015b; TAKASUKA et al., 2017; ZWAKHALS, 2006	<i>Cyclosa conica</i> ; <i>Mangora acalypha</i> ; <i>Zilla diodia</i>	45
<i>Zatypota riverai</i> Gauld, 1991	GONZAGA; KLOSS.; SOBCZAK, 2017; SOBCZAK et al., 2017a; VILLANUEVA-BONILLA et al., 2021;	<i>Anelosimus baeza</i> ;; <i>Cyclosa fililineata</i> <i>Theridion sp.</i> ;	-4
<i>Zatypota solanoi</i> Gauld, 1991	GONZAGA; KLOSS.; SOBCZAK, 2017	<i>Anelosimus baeza</i> ; <i>Anelosimus jabaquara</i> ; <i>Anelosimus nigrescens</i> ; <i>Anelosimus octavius</i> ; <i>Anelosimus studiosus</i>	-23
<i>Zatypota sp. nr. solanoi</i> Gauld, 1991	GONZAGA; KLOSS; SOBCZAK, 2017;	<i>Anelosimus octavius</i> ; <i>Anelosimus studiosus</i>	10
<i>Zatypota sulcata</i> Matsumoto, 2010	MATSUMOTO; TAKASUKA, 2010	<i>Turinyphia yunohamensis</i>	35
<i>Zatypota takayu</i> Matsumoto & Takasuka, 2010	MATSUMOTO; TAKASUKA, 2010	<i>Takayus takayensis</i>	37

Apêndice 3 – Árvore das relações filogenéticas de vespas do grupo de gêneros *Polysphincta* contempladas no estudo, extraída da OTT no programa R para a análise da primeira e segunda hipótese.

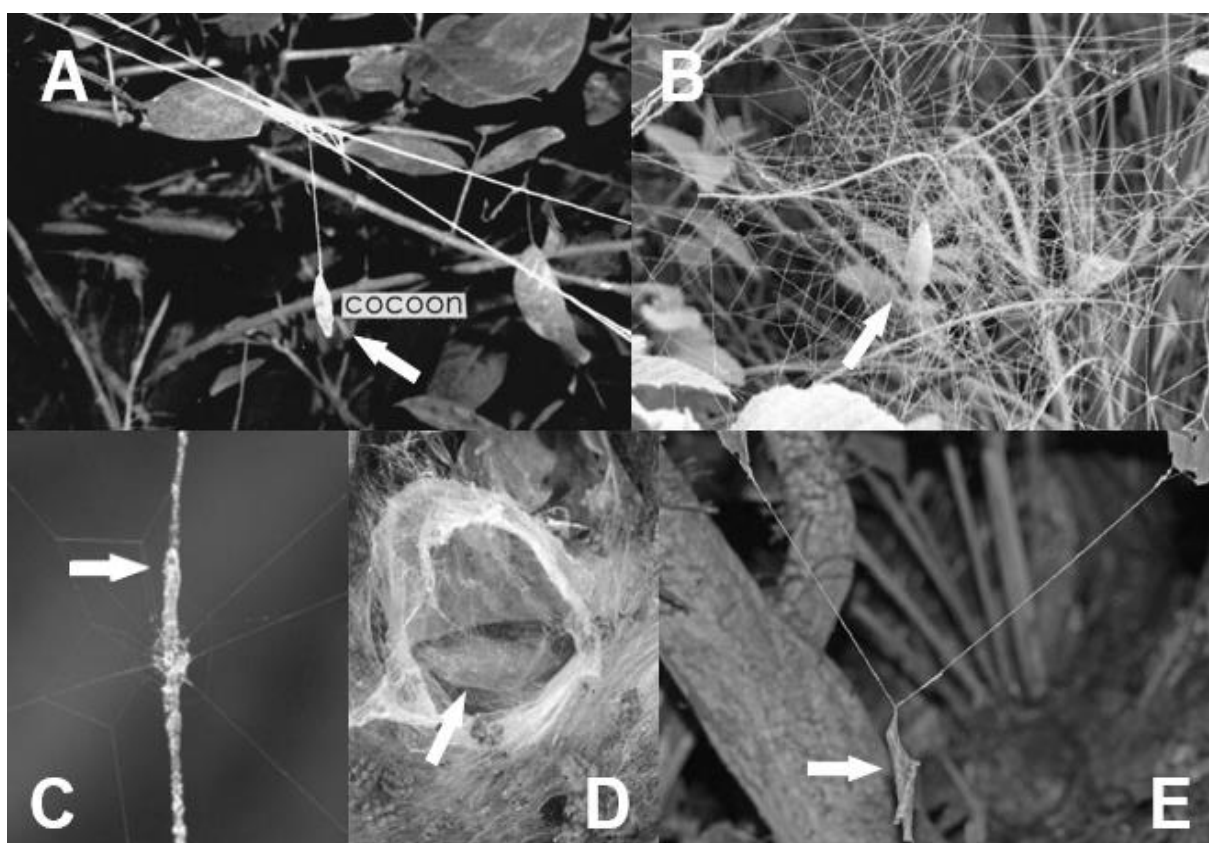


Apêndice 4 - Árvore das relações filogenéticas de vespas do grupo de gêneros *Polysphincta* contempladas no estudo, extraída da OTT no programa R para a análise da terceira hipótese.



ANEXOS

Anexo 1 – Local de fixação dos casulos de pupas de vespas do grupo de gêneros <i>Polysphincta</i> . A-B. Exemplos de casulos expostos, sem a presença de abrigos. C-E. Exemplos de casulos de pupas construídos dentro de abrigos. C. Casulo produzido em um estabelecimento; D. Casulo produzido em estrutura de cúpula de seda; E. Casulo produzido dentro de abrigo foliar. Imagens retiradas de EBERHARD, 2000a; EBERHARD, 2013; KLOSS et al., 2016a; MATSUMOTO, 2009; GONZAGA et al., 2016).....	79
---	----



Anexo 1 - Local de fixação dos casulos de pupas de vespas do grupo de gêneros *Polysphincta*. **A-B.** Exemplos de casulos expostos, sem a presença de abrigos. **C-E.** Exemplos de casulos de pupas construídos dentro de abrigos. **C.** Casulo produzido em um estabilimento; **D.** Casulo produzido em estrutura de cúpula de seda; **E.** Casulo produzido dentro de abrigo foliar. Imagens retiradas de EBERHARD, 2000a; EBERHARD, 2013; KLOSS et al., 2016a; MATSUMOTO, 2009; GONZAGA et al., 2016).