

Universidade Federal da Grande Dourados - UFGD
Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais - FCBA
Programa de Pós-Graduação em
Entomologia e Conservação da Biodiversidade - PPGECEB

Efeito do Ambiente Sobre a Composição de Hidrocarbonetos
Cuticulares em Formigas (Hymenoptera: Formicidae)

Jean Carlos dos Santos Lima

Dourados-MS
Outubro, 2025

Universidade Federal da Grande Dourados - UFGD
Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais - FCBA
Programa de Pós-Graduação em
Entomologia e Conservação da Biodiversidade - PPGECEB

Jean Carlos dos Santos Lima

EFEITO DO AMBIENTE SOBRE A COMPOSIÇÃO CUTICULAR EM
FORMIGAS (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)

Tese apresentada à Universidade Federal da Grande Dourados (UFGD), como parte dos requisitos exigidos para obtenção do título de doutor em Entomologia e Conservação da Biodiversidade.

Área de Concentração: Biodiversidade e Conservação

Orientador(a): Prof. Dr. William Fernando Antonialli Júnior
Co-orientador(a): Prof. Dra. Claudia Andrea Lima Cardoso

Dourados-MS
Outubro, 2025

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP).

L732e Lima, Jean Carlos Dos Santos

Efeito do Ambiente Sobre a Composição de Hidrocarbonetos Cuticulares em Formigas (Hymenoptera: Formicidae) [recurso eletrônico] / Jean Carlos Dos Santos Lima. -- 2026.
Arquivo em formato pdf.

Orientador: Dr. William Fernando Antonialli Júnior.

Coorientadora: Dra. Claudia Andrea Lima Cardoso.

Tese (Doutorado em Entomologia e Conservação da Biodiversidade)-Universidade Federal da Grande Dourados, 2025.

Disponível no Repositório Institucional da UFGD em:

<https://portal.ufgd.edu.br/setor/biblioteca/repositorio>

1. Hidrocarbonetos Cuticulares. 2. Mirmecologia. 3. Ecologia Química. I. Antonialli Júnior, Dr. William Fernando . II. Cardoso, Dra. Claudia Andrea Lima. III. Título.

Ficha catalográfica elaborada automaticamente de acordo com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

©Direitos reservados. Permitido a reprodução parcial desde que citada a fonte.

**“EFEITO DO AMBIENTE SOBRE A COMPOSIÇÃO DE HIDROCARBONETOS
CUTICULARES EM FORMIGAS (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)”.**

Por

JEAN CARLOS DOS SANTOS LIMA

Tese apresentada à Universidade Federal da Grande Dourados (UFGD),
como parte dos requisitos exigidos para obtenção do título de
DOUTOR EM ENTOMOLOGIA E CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE

Área de Concentração: Biodiversidade e Conservação



Documento assinado digitalmente

WILLIAM FERNANDO ANTONIALLI JUNIOR

Data: 12/12/2025 13:43:46-0300

Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Assinatura do Orientador

Dr. William Fernando Antonialli Junior
Orientador/Presidente – UEMS

Dr. Luan Dias Lima
USP

Dr.^a Emilia Zoppas da Albuquerque
UFGD

Dr.^a Kamylla Balbuena Michelutti
UEMS

Dr.^a Camila Aoki
UFMS

Tese aprovada em: 09 de outubro de 2025.

Biografia do Acadêmico

Jean Carlos dos Santos Lima, nascido em 28 de janeiro de 1993, em Teixeira de Freitas, Bahia, é filho de Manoel Jorge Lima e Maria Aparecida Alves dos Santos. Concluiu o ensino médio em 2010 no Instituto Superior de Educação Professor Aldo Muylaert – FAETEC, na cidade de Campos dos Goytacazes, Rio de Janeiro.

Ingressou, em 2011, no curso de Ciências Biológicas com ênfase em Ciências Ambientais da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF), obtendo o grau de bacharel em 2016, quando defendeu o Trabalho de Conclusão de Curso intitulado “Polietismo e Poliformismo em *Atta robusta* Borgmeier 1939 (Hymenoptera: Formicidae)”. Em seguida, realizou o Mestrado em Produção Vegetal pela mesma universidade, concluído em 2018, com a dissertação “Variação ao longo de um ano dos hidrocarbonetos cuticulares de *Atta sexdens* em diferentes épocas do ano (Hymenoptera: Formicidae)”.

Entre 2018 e 2020, atuou como bolsista de extensão na modalidade Universidade Aberta, desenvolvendo atividades no projeto “Rompendo os muros da Universidade: divulgação e popularização das pesquisas científicas com formigas”, vinculado ao Laboratório de Entomologia e Fitopatologia da UENF.

A presente tese integra a fase final de seu Doutorado na Universidade Federal da Grande Dourados (UFGD), desenvolvido em vínculo com o Laboratório de Ecologia Comportamental (LABECO/UEMS), consolidando sua experiência em criação de formigas-cortadeiras em laboratório, análises cromatográficas e ecologia química de himenópteros sociais.

Agradecimentos

Agradeço primeiramente à espiritualidade, pela força e amparo em todos os momentos desta caminhada.

Aos meus pais, Manoel Jorge Lima e Maria Aparecida Alves dos Santos, por todo o apoio e incentivo ao longo da minha formação pessoal e acadêmica.

Ao meu orientador, Professor William Fernando Antonialli Junior, pela orientação, disponibilidade e receptividade às minhas ideias desde o início desta jornada. À minha coorientadora, Professora Cláudia Andrea Lima Cardoso, por aceitar contribuir com este trabalho, oferecendo seus valiosos conhecimentos e refinando a qualidade desta pesquisa.

Expresso minha gratidão à secretaria e a todo o corpo docente do Programa de Pós-Graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade, pelo suporte prestado durante todo o percurso.

Aos colegas do corpo discente do programa, que me auxiliaram tanto na minha chegada à cidade quanto no decorrer do trabalho: Anitta, Claudemir Fioratti, Cristiano Ramos, Elivelto Cavalcante, Nilton Souza e Walkiria Benites, meu sincero agradecimento.

Aos colegas de laboratório do LABECO que compartilharam comigo parceria, amizade e muitos cafés: Brunna Rodrigues, Diego Vicente, Kamylla Michelutti, Lucas Chiroso, Michelle e Nathan Rodrigues, deixo registrado meu apreço.

Aos colegas de outras instituições e da mirmecologia que contribuíram para minhas vivências no estado de Mato Grosso do Sul e para este trabalho: Suelen Sandim e Vivian Nacagava, meu muito obrigado.

Por fim, peço desculpas por qualquer nome que, por lapso, possa ter sido esquecido; todos os que de alguma forma contribuíram para esta jornada têm meu reconhecimento e gratidão.

Sumário

Resumo.....	8
Abstract.....	9
Introdução.....	10
Revisão Bibliográfica.....	11
<i>Biodiversidade e mudanças climáticas</i>	<i>12</i>
<i>Formigas: funções ecológicas e respostas às alterações ambientais</i>	<i>14</i>
<i>Hidrocarbonetos cuticulares.....</i>	<i>15</i>
Objetivos	19
Hipóteses	20
Referências Bibliográficas	21
CAPÍTULO 1: Efeito da Variação Ambiental na Composição Cuticular de	27
<i>Atta laevigata</i> (Smith 1858).....	
<i>Resumo.....</i>	<i>27</i>
<i>Introdução.....</i>	<i>28</i>
<i>Material e Métodos.....</i>	<i>30</i>
<i>Resultados.....</i>	<i>34</i>
<i>Discussão.....</i>	<i>39</i>
<i>Conclusões.....</i>	<i>44</i>
<i>Referências bibliográficas.....</i>	<i>45</i>
<i>Material suplementar.....</i>	<i>53</i>
CAPÍTULO 2: Incêndios e a Plasticidade dos Hidrocarbonetos Cuticulares	56
de Formigas no Pantanal do Brasil.....	
<i>Resumo.....</i>	<i>56</i>
<i>Introdução.....</i>	<i>57</i>
<i>Material e Métodos.....</i>	<i>60</i>
<i>Resultados.....</i>	<i>63</i>
<i>Discussão.....</i>	<i>72</i>
<i>Referências bibliográficas.....</i>	<i>79</i>
<i>Material suplementar.....</i>	<i>87</i>
CONSIDERAÇÕES FINAIS	93

EFEITO DO AMBIENTE SOBRE A COMPOSIÇÃO CUTICULAR EM FORMIGAS (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)

RESUMO – Os hidrocarbonetos cuticulares (HCs) são componentes essenciais da epicutícula dos insetos, desempenhando papel central na prevenção da dessecação, na proteção contra patógenos e no reconhecimento intraespecífico, particularmente no reconhecimento de colônia. No presente trabalho, investigou-se, sob uma perspectiva ecológica e fisiológica, como fatores ambientais modulam a composição dos HCs em formigas. Assim, o objetivo do presente estudo foi avaliar como variações ambientais ao longo do tempo, incluindo diferentes regimes de fogo, influenciam a composição qualitativa e quantitativa dos hidrocarbonetos cuticulares em espécies de formigas ao longo de um ciclo anual. Para responder a essas questões, foram empregadas análises cromatográficas para a identificação e quantificação dos compostos cuticulares. Os resultados evidenciam que fatores climáticos e perturbações ambientais, como o fogo, são determinantes na modulação química da cutícula das formigas. Em um contexto de mudanças climáticas e intensificação de distúrbios ecológicos, compreender tais mecanismos é fundamental para prever as respostas adaptativas de populações de formigas.

PALAVRAS-CHAVE: Hidrocarbonetos Cuticulares; Mirmecologia; Ecologia Química.

EFFECT OF THE ENVIRONMENT ON THE COMPOSITION OF CUTICULAR HYDROCARBONS IN ANTS (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)

ABSTRACT – Cuticular hydrocarbons (CHCs) are essential components of the insect epicuticle, playing a central role in preventing desiccation, protecting against pathogens, and mediating intraspecific recognition, particularly colony recognition. In the present study, we investigated, from an ecological and physiological perspective, how environmental factors modulate the composition of CHCs in ants. Thus, the objective of this study was to evaluate how environmental variations over time, including different fire regimes, influence the qualitative and quantitative composition of cuticular hydrocarbons in ant species throughout an annual cycle. To address these questions, chromatographic analyses were employed to identify and quantify cuticular compounds. The results indicate that climatic factors and environmental disturbances, such as fire, play a determining role in modulating the chemical composition of the ant cuticle. In the context of climate change and the intensification of ecological disturbances, understanding these mechanisms is essential for predicting the adaptive responses of ant populations.

KEYWORDS: Cuticular Hydrocarbons; Myrmecology; Chemical Ecology.

INTRODUÇÃO

As formigas, assim como os cupins, algumas abelhas e vespas, são consideradas insetos sociais por apresentarem características típicas da eussocialidade, tais como o cuidado com a prole, a sobreposição de gerações e a divisão de trabalho entre castas reprodutivas e estéreis (Hölldobler e Wilson, 1990; Baccaro et al., 2015). Todas as espécies de formigas descritas até hoje são eussociais. Esses insetos pertencem à ordem Hymenoptera e a uma única família, Formicidae, com distribuição cosmopolita e podem ser encontrados na maioria dos ecossistemas terrestres, exceto nas regiões polares (Baccaro et al., 2015).

As colônias de formigas possuem sistemas de reconhecimento que permitem distinguir companheiras de ninho de indivíduos intrusos (Martin e Drijfhout, 2009), e essa capacidade tem sido fundamental para o sucesso evolutivo desses insetos (Le Conte e Hefetz, 2008), pois a organização social depende de mecanismos que possibilitam identificar quem pertence à colônia, coordenar atividades e diferenciar castas e indivíduos e seus respectivos papéis (Richard e Hunt, 2013; Valadares e Nascimento, 2016; Wang et al., 2016). Nesse contexto, os hidrocarbonetos cuticulares atuam principalmente como pistas químicas, isto é, compostos que não evoluíram para transmitir informação, mas que podem ser usados pelos receptores para interpretar características relevantes, como identidade ou afinidade social. Diferem, portanto, dos sinais químicos, como os feromônios, que evoluíram especificamente para comunicação entre indivíduos da mesma espécie (Lima, 2022). A integração desses múltiplos tipos de informações químicas contribui para a regulação eficiente e o funcionamento coordenado das colônias (Jackson e Ratnieks, 2006).

Os feromônios são sinais químicos produzidos por glândulas especializadas e podem desencadear respostas comportamentais rápidas ou mudanças fisiológicas duradouras (Billen, 2011; Wyatt, 2017; Le Conte e Hefetz, 2008). Entre os sinais químicos mais relevantes em formigas destacam-se os feromônios de alarme e de trilha. O feromônio de alarme, geralmente composto por moléculas voláteis de baixo peso molecular, desencadeia respostas rápidas de defesa ou fuga ao sinalizar situações de risco para a colônia (Verheggen et al., 2010). Já os feromônios de trilha orientam o recrutamento para recursos alimentares, guiando as operárias por meio de marcas químicas depositadas ao longo do percurso (Morgan, 2009; Jackson e Ratnieks, 2006).

Entre as principais pistas químicas destacam-se os hidrocarbonetos cuticulares (HCs), que compõem a camada lipídica da cutícula e atuam como a base do reconhecimento social em formigas (Kather e Martin, 2015). Embora a função ancestral dos HCs estivesse associada à impermeabilidade da cutícula (Lockey, 1988; Howard e Blomquist, 2005; Blomquist e Bagnères, 2010), esses compostos passaram a fornecer informações que permitem distinguir membros da colônia, indicar castas, tarefas e, em algumas espécies, até o status reprodutivo de indivíduos (Wagner et al., 2001; Holman et al., 2010; Valadares e Nascimento, 2016; Santos et al., 2022). Os perfis de HCs são geralmente específicos por espécie (Howard e Blomquist, 2005; Kather e Martin, 2015) e apresentam grande plasticidade, sendo modificados por fatores ambientais, fisiológicos e ecológicos, como temperatura, umidade, idade e dieta (Cuvillier-Hot et al., 2001; Valadares et al., 2015; Menzel et al., 2018; Duarte et al., 2019). Dessa forma, os hidrocarbonetos cuticulares constituem uma importante ferramenta para compreender como formigas respondem às variações ambientais. Assim, o objetivo deste trabalho é investigar como os HCs refletem e respondem às mudanças ambientais, especialmente em cenários associados às mudanças climáticas.

REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

Biodiversidade e mudanças climáticas

Para compreendermos a definição de biodiversidade, é útil considerá-la em dois níveis distintos: todas as formas de vida, incluindo os genes presentes em cada indivíduo, e as inter-relações ecológicas, ou ecossistemas, nas quais a existência de uma espécie afeta diretamente muitas outras (Reaka-Kudla et al., 1997; Dirzo e Mendonza, 2019). Essas interações complexas são essenciais para a manutenção da vida na Terra, evidenciando a intrincada rede de dependência entre os organismos.

Embora a biodiversidade esteja presente em todo o planeta, é a diversidade genética que permite às espécies se adaptarem aos mais variados ambientes (Vida, 1994). Essa diversidade genética é especialmente evidente nas plantas, que formam a base das cadeias alimentares; suas variações adaptativas favorecem maior abundância em regiões quentes e úmidas, contribuindo para que a maior diversidade de espécies seja encontrada nas áreas tropicais (Pärtel et al., 2007).

O conhecimento sobre o número absoluto de espécies vegetais e animais ainda é limitado. Estima-se que o planeta possa abrigar entre 10 e 50 milhões de espécies, embora apenas cerca de 1,5 milhão tenham sido identificadas até o momento (Ricklefs e Relyea, 2018). O Brasil, que concentra cerca de 20% dessas espécies conhecidas, é considerado um país de “megadiversidade” (Brandon et al., 2005), o que ressalta sua relevância para a conservação global da biodiversidade.

Entretanto, a biodiversidade enfrenta inúmeras ameaças, principalmente decorrentes da crescente população humana, o que tem acelerado a extinção de espécies (Chand, 2022). Entre os principais fatores que contribuem para essa perda, destacam-se a destruição de habitats e as mudanças climáticas globais (Ricklefs e Relyea, 2018).

Ao abordar as mudanças climáticas, é fundamental compreender conceitos como efeito estufa e aquecimento global. O efeito estufa, conforme Ricklefs e Relyea (2018), refere-se à conversão da energia solar que atinge a Terra em raios infravermelhos, os quais são absorvidos e reirradiados pelos gases de efeito estufa presentes na atmosfera, resultando em um aquecimento adicional da superfície terrestre. Embora muitas vezes tratado como um “vilão”, o efeito estufa é um fenômeno natural e vital para a vida, pois, sem ele, a temperatura média da Terra seria de -18°C , o que comprometeria a produtividade primária e diversas outras atividades biológicas (Zulfequar e Khan, 2016; Ricklefs e Relyea, 2018).

Os principais gases do efeito estufa presentes na atmosfera incluem vapor de água (H_2O), dióxido de carbono (CO_2), óxido nitroso (N_2O), metano (CH_4) e ozônio (O_3) (Ricklefs e Relyea, 2018). Esses gases retêm calor, de modo que quanto maior sua concentração na atmosfera, maior o aquecimento da superfície terrestre (Kweku et al., 2018). Embora possam ser naturalmente liberados, como ocorre em erupções vulcânicas (Robock, 2000), sabe-se que as atividades humanas são as principais responsáveis pelo aumento dessas concentrações (Atique et al., 2014; Shivanna, 2022). Desde a Revolução Industrial, as emissões de CO_2 cresceram significativamente, acompanhando a elevação da temperatura global (Laat e Maurellis, 2004). Queimadas, desmatamento e a queima de combustíveis fósseis intensificam ainda mais a presença desse gás na atmosfera (Marland e Boden, 2002).

Além disso, gases como o metano e o óxido nitroso, embora menos abundantes, têm grande capacidade de reter calor (Shivanna, 2022). Suas concentrações aumentam principalmente devido à transformação de ecossistemas naturais em pastagens e ao manejo inadequado de aterros e lixões (MacDaniel et al., 2019; Shivanna, 2022). Isso é

crucial, pois o metano e o óxido nitroso são, respectivamente, 25 e 300 vezes mais eficientes em reter calor do que o CO₂ (Shivanna, 2022).

O aumento da temperatura global resultante do acréscimo desses gases de efeito estufa provoca impactos ecológicos significativos. À medida que as temperaturas sobem, algumas espécies de animais, migram de regiões tropicais em direção aos polos, buscando ambientes mais frios, essa migração altera a estrutura das comunidades ecológicas e influencia as cadeias alimentares, podendo causar declínio na fauna e flora (Ricklefs e Relyea, 2018).

Os insetos, por serem ectotérmicos, são especialmente vulneráveis às mudanças climáticas (Menzel et al., 2018). Devido à sua alta relação entre área superficial e massa corporal, são altamente sensíveis ao aquecimento global (Kühnel et al., 2016; Whyte et al., 2023). Um estudo recente de Albacete e colaboradores (2023) analisou os efeitos combinados do aquecimento global e da exposição a pesticidas na abelha solitária *Osmia cornuta* (Latreille 1805). Os resultados mostraram que as abelhas expostas a maiores temperaturas e doses elevadas de inseticidas tiveram sua longevidade reduzida em 70%, com indivíduos menores sendo ainda mais afetados.

Nesse sentido, mudanças climáticas também podem influenciar os perfis de hidrocarbonetos cuticulares (HCs), que constituem as principais pistas químicas utilizadas pelas formigas no reconhecimento de companheiras de ninho. De acordo com Boullis et al. (2016), alterações de temperatura afetam tanto a biossíntese quanto a proporção relativa dos diferentes HCs presentes na cutícula, modificando os perfis químicos que sustentam a discriminação social. Evidências experimentais mostram que temperaturas elevadas podem levar à perda de consistência desses perfis, comprometendo a capacidade das operárias de reconhecer indivíduos da própria colônia (Duarte et al., 2019; Santos-Junior et al., 2022; Wittke et al., 2022).

Menzel e Feldmeyer (2021) destacam que a composição dos HCs é particularmente sensível a variações ambientais, uma vez que esses compostos desempenham simultaneamente funções estruturais e sociais. Assim, flutuações térmicas e estiagens mais intensas, previstas em cenários de mudanças climáticas, tendem a intensificar a plasticidade desses perfis, ampliando a divergência química entre indivíduos de uma mesma colônia. Embora esses efeitos estejam bem documentados em condições laboratoriais, ainda há escassez de estudos sobre como tais mudanças se manifestam em populações naturais, o que reforça a importância de investigar a resposta

dos HCs a variações ambientais em formigas, grupo central do presente estudo (Sprenger e Menzel, 2020).

Formigas: funções ecológicas e respostas às alterações ambientais

As formigas desempenham múltiplas funções ecológicas essenciais nos ecossistemas, muitas das quais beneficiam diretamente o ambiente. Entre elas, destaca-se o papel como dispersoras de sementes, facilitando o estabelecimento de novas plântulas (Teixeira, 2007; Fontenele e Schmidt, 2021). Além disso, a construção de ninhos modifica as propriedades físicas e químicas do solo, aumentando a disponibilidade de nutrientes essenciais (Frouz e Jilková, 2008; Sousa-Souto et al., 2008). Por exemplo, ninhos de formigas do gênero *Atta* aumentam a disponibilidade de nitrato (NO_3^-), beneficiando o solo circundante (Verchot et al., 2003).

Embora menos frequente, algumas espécies de formigas também atuam como polinizadoras, desempenhando um papel importante na reprodução de certas plantas (Das e Das, 2023). Estudos demonstram que, em *Lobularia maritima*, a formiga *Camponotus micans* (Nylander 1856) foi responsável por 81,2% das visitas durante o verão, promovendo não apenas a produção de sementes, mas também o recrutamento de novos indivíduos, com taxas de germinação e sobrevivência comparáveis às obtidas por polinizadores alados (Gómez, 2000). Revisões recentes indicam que, embora a polinização mediada por formigas seja relativamente incomum, esses insetos participam de redes ecológicas complexas, visitando flores em busca de néctar e contribuindo para a polinização cruzada, o desenvolvimento floral e a manutenção da diversidade genética das plantas hospedeiras (Das e Das, 2023).

Além de desempenharem funções ecológicas essenciais, as formigas também refletem as condições de seus habitats, sendo capazes de fornecer informações importantes sobre a saúde dos ecossistemas. Devido à sua ampla distribuição geográfica, elevada abundância e ecologia bem documentada, elas são reconhecidas como bioindicadores eficientes para monitorar o estado de conservação de ambientes naturais (Keshamma, 2022). A presença, ausência ou comportamento de determinadas espécies pode indicar se um ambiente está degradado ou preservado (Ribas et al., 2012; Tibcherani et al., 2018). Estudos recentes confirmam esse papel, mostrando que mudanças no uso da terra impactam significativamente a riqueza e a composição das comunidades de formigas, evidenciando sua utilidade na avaliação de diferentes sistemas de manejo e conservação (Silva et al., 2025).

Nesse contexto, os biomas nos quais as formigas estão inseridas desempenham papel central na determinação das espécies presentes e na estrutura de suas comunidades. No Brasil, os biomas do Cerrado e do Pantanal têm sido fortemente impactados por atividades humanas, especialmente pela expansão da agropecuária e pelas queimadas, que não apenas ameaçam a biodiversidade, mas também alteram significativamente a composição e a dinâmica das comunidades ecológicas (Tibcherani et al., 2018; Libonati et al., 2020).

No Cerrado, por exemplo, estudos mostram que incêndios podem modificar de forma marcante a composição das assembleias de formigas, sobretudo em áreas úmidas menos adaptadas ao fogo, onde algumas espécies sofrem reduções drásticas ou desaparecem após o evento (Costa-Milanez et al., 2015). De maneira semelhante, no Pantanal, distúrbios agudos como incêndios podem alterar substancialmente a composição e a riqueza de espécies de formigas no curto prazo, embora as comunidades demonstrem resiliência e tendam a se recuperar após alguns anos sem novos eventos (Arruda et al., 2022), um padrão que pode ser comprometido pelo aumento da frequência de queimadas (Vanderwoude et al. 1997).

Embora haja um número significativo de estudos que associam o ambiente aos mecanismos fisiológicos das formigas, ainda se conhece pouco sobre os efeitos das mudanças ambientais, sobretudo causados por variações sazonais ou episódios de incêndios na interação das formigas com o meio, especialmente no que se refere aos hidrocarbonetos cuticulares. Esses compostos químicos desempenham um papel crucial na comunicação social e na proteção contra perda de água, e sua resposta a mudanças ambientais pode fornecer novas perspectivas sobre como as formigas se adaptam a condições adversas. Na seção a seguir, abordaremos em detalhes a importância dos hidrocarbonetos cuticulares e como eles podem ser afetados pelo ambiente.

Hidrocarbonetos cuticulares

As colônias de formigas possuem sistemas de reconhecimento que permitem distinguir companheiras de ninho de indivíduos intrusos (Hölldobler e Wilson, 1990; Martin e Drijfhout, 2009). Entre as principais pistas químicas envolvidas nesse processo, destacam-se os HCs, amplamente estudados nas últimas décadas (Kather e Martin, 2015; Sprenger e Menzel, 2020). Compostos apenas por carbono e hidrogênio, esses hidrocarbonetos revestem a cutícula dos insetos e desempenham múltiplas funções essenciais (Sprenger e Menzel, 2020). Sua função evolutiva original é estrutural, formando uma barreira eficiente contra a dessecação e protegendo a cutícula contra

microrganismos (Howard e Blomquist, 2005; Blomquist e Bagnères, 2010). No entanto, a variação natural desses compostos passou a ser utilizada pelas formigas como fonte de informação, tornando os HCs as principais pistas químicas de reconhecimento social (Blomquist e Bagnères, 2010).

Os HCs são produzidos por células da hemolinfa denominadas enócitos associadas às células da epiderme (Blomquist e Bagnères, 2010) e compreendem três classes importantes: *n*-alcanos (ou alcanos lineares), alcanos metilados também denominados de alcanos ramificados e hidrocarbonetos insaturados, estes hidrocarbonetos geralmente variam de tamanho entre C₂₀ e C₄₅, número e posição de grupos metil e das duplas ligações (Kather e Martin, 2015; Menzel et al., 2017; Sprenger e Menzel, 2020), moléculas menores que C₂₀ são incapazes de atuarem como hidrocarbonetos devido a sua volatilidade (Blomquist e Bagnères, 2010). Há evidências de que as estruturas dos hidrocarbonetos (a presença e a posição de duplas ligações e grupos metil) é o fator chave no que diz respeito à capacidade de um inseto detectar e aprender diferentes hidrocarbonetos (van Wilgenburg et al., 2011; Beros et al. 2017).

Tais evidências estão no fato de que HCs são específicos às espécies e dentro de uma espécie, podemos encontrar diferenças até mesmo a nível colonial quando tratamos de colônia de uma mesma espécie (Howard e Blomquist, 2005; Lima et al., 2025). A dieta é um fator que influencia a composição dos HCs e, por meio de estudos nessa área, pode-se observar importância dos compostos cuticulares como pistas de reconhecimento. Valadares et al. (2015), ao fornecer diferentes substratos foliares para colônias da formiga-cortadeira *Atta sexdens* e realizar testes comportamentais, observaram que indivíduos alimentados com o mesmo substrato apresentavam níveis menores de agressividade entre si do que aqueles que recebiam diferentes substratos foliares. Esses comportamentos estavam correlacionados com os distintos perfis de HCs.

Nesse sentido, Crozier e Dix (1979) propuseram dois modelos de reconhecimento colonial em formigas: o modelo individual e o modelo Gestalt. No modelo individual, aplicado a colônias menores, cada membro possui seu próprio odor, e todos os companheiros de ninho memorizam os odores uns dos outros. Já no modelo Gestalt, característico de colônias mais populosas, os odores individuais são homogeneizados, resultando em um único perfil químico compartilhado, que é memorizado por todos. Nessa dinâmica, comportamentos como *grooming* e trofalaxia são essenciais para a uniformização do odor colonial (Crozier e Dix, 1979; Soroker et al., 1995; Soroker e Hefetz, 2000; Sprenger et al., 2021). Estudos com *Cataglyphis niger* (André 1881)

demonstraram que as operárias trocam hidrocarbonetos cuticulares por meio da trofalaxia, armazenando-os na glândula pós-faringeana (Soroker et al., 1995). Nessa glândula, os compostos são misturados e posteriormente redistribuídos por toda a colônia por meio de *grooming*, reforçando a identidade química compartilhada e promovendo a coesão social do grupo (Soroker et al., 1995; Soroker e Hefetz, 2000).

Assim, os HCs são cruciais no reconhecimento entre os membros da colônia em formigas, pois neles estão codificadas informações importantes, como a posição dos membros naquela colônia, fertilidade e suas tarefas dentro da colônia (Blomquist e Bagnères, 2010; Menzel et al., 2017, Sprenger e Menzel, 2020). Um exemplo disso é o reconhecimento da rainha dentro da colônia pelas suas operárias: a rainha demarca a sua dominância e fertilidade por meio desses compostos, desde exibindo uma maior concentração deles em relação as operárias, ou até mesmo, produzindo compostos exclusivos na sua cutícula (Holman et al. 2010; Liebig, 2010). Holman et al. (2010) verificaram que o hidrocarboneto 3-MeC₃₁ é um feromônio que afeta negativamente a ativação ovariana das operárias na espécie de formiga *Lasius niger* (Linnaeus 1758). Em *Formica fusca* (Linnaeus 1758), Helanterä e Sundström (2005) verificaram o comportamento denominado *worker policing*, em que certas operárias conseguem distinguir diferenças nos perfis de HCs de ovos não originados pela rainha e posteriormente destruí-los ou removê-los da colônia.

Além disso, as classes de hidrocarbonetos apresentam diferentes pontos de fusão, o que influencia a função que desempenham na cutícula. Por exemplo, os alcanos lineares, devido à sua natureza viscosa e à forte coesão pelas forças de van der Waals, possuem alto ponto de fusão, ou seja, necessitam de temperaturas elevadas para derreter (Blomquist e Bagnères, 2010; Sprenger e Menzel, 2020; Sprenger et al., 2021), tornando-os ideais como impermeabilizantes. A presença de grupos metil e de duplas ligações aumenta a fluidez dos hidrocarbonetos cuticulares, reduzindo seu ponto de fusão e ampliando seu potencial como pistas químicas no reconhecimento intraespecífico (Gibbs, 1995; Beros et al., 2017; Sprenger e Menzel, 2020; Sprenger et al., 2021). Em *Temnothorax nylanderi*, por exemplo, a abundância relativa de alcanos ramificados aumenta na presença de intrusos, o que pode reforçar a discriminação entre indivíduos (Beros et al., 2017). Além disso, o aumento do comprimento da cadeia, independentemente da classe, eleva o ponto de fusão, contribuindo para a função impermeabilizante da cutícula (Gibbs, 1995; Sprenger et al., 2021).

Entretanto, todas estas classes estão presentes na cutícula e a maior presença de uma classe sobre a outra, depende principalmente de fatores ambientais (Duarte et al., 2019; Sprenger e Menzel, 2020; Lima et al., 2025), como temperatura e/ou umidade (Wagner et al., 2001; Menzel et al., 2018; Duarte et al., 2019). Por exemplo, Duarte et al. (2019) expuseram operárias de *Odontomachus bauri* (Emery 1892), *Ectatomma brunneum* (Smith 1858) e *Atta sexdens* (Linnaeus 1758) em diferentes regimes de temperatura e que a proporção de alcanos lineares ou de hidrocarbonetos de cadeia longa aumentaram nas condições de alta temperatura, o que seria uma estratégia para evitar a perda de água para o ambiente. Semelhante resultado foi observado por Wagner et al. (2001) em condições combinadas de alta temperatura e de baixa umidade.

Estas mudanças no perfil cuticular influenciadas por fatores ambientais ganham maior relevância, pois podem afetar o reconhecimento intraespecífico (Menzel et al., 2018; Santos-Junior et al., 2022). No contexto das mudanças climáticas, poucos estudos buscaram correlacionar os efeitos do ambiente natural sobre o perfil cuticular em formigas. Por exemplo, a maioria das pesquisas sobre temperatura é conduzida em laboratório (Michelutti et al., 2018; Duarte et al., 2019; Santos-Junior et al., 2022), em condições controladas, diferente do hábitat natural, onde se observa que os insetos estão expostos a maior variação de fatores climáticos (van Wilgenburg et al., 2011; Menzel et al., 2018; Lima et al., 2025). Nesse sentido, torna-se fundamental compreender as dinâmicas ambientais na composição cuticular das formigas, uma vez que elas desempenham funções ecológicas essenciais.

OBJETIVOS

Objetivo geral

Identificar a dinâmica dos perfis de hidrocarbonetos cuticulares (HCs) de formigas em seu hábitat natural.

Objetivos específicos

- Avaliar os efeitos da variação ambiental na composição química cuticular de *Atta laevigata*.
- Investigar como a exposição frequente ao fogo influencia a composição cuticular de formigas que forrageiam ou nidificam em áreas sujeitas a incêndios.

HIPÓTESES

- Entre os fatores ambientais, condições climáticas exercem maior influência no perfil químico cuticular da formiga *Atta laevigata*.
- Formigas que forrageiam ou nidificam em áreas frequentemente sujeitas a incêndios apresentam modificações na composição da cutícula para se adequar a essas condições.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Albacete S, Sancho G, Azpiazu C, Rodrigo A, Molowny-Horas R, Sgolastra F, Bosch J (2023) Bees exposed to climate change are more sensitive to pesticides. *Global Change Biology*, 29(22):6248-6260. <https://doi.org/10.1111/gcb.16928>

Arruda FV, Teresa FB, Layme VM, Vicente RE, Camarota F, Izzo TJ (2022) Fire and flood: How the Pantanal ant communities respond to multiple disturbances? *Perspectives in Ecology and Conservation*, 20(3):197-204. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2022.04.002>

Atique L, Mahmood I, Atique F (2014) Disturbances in Atmospheric Radiative Balance Due to Anthropogenic Activities and its Implications for Climate Change. *American-Eurasian Journal of Agricultural & Environmental Sciences*, 14(1): 73-84. <https://doi.org/10.5829/idosi.aejaes.2014.14.01.473>

Baccaro FB, Feitosa RM, Fernandez F, Fernandes IO, Izzo TJ, Souza JLP, Solar R (2015) Guia para os gêneros de formigas do Brasil. Editora Inpa, Manaus, 388 pp.

Beros S, Foitzik S, Menzel F (2017) What are the mechanisms behind a parasite-induced decline in nestmate recognition in ants? *Journal of Chemical Ecology*, 43(9), 869-880. <https://doi.org/10.1007/s10886-017-0880-6>

Billen J (2011) Exocrine Glands and Their Key Function in the Communication System of Social Insects. *Formosan Entomologist*, 31:75-84

Blomquist GJ, Bagnères AG (2010) Structure and analysis of insect hydrocarbons. Em: Blomquist, G. H. (Ed). *Insect Hydrocarbons*. Cambridge University Press, Cambridge, 19-34 pp.

Boullis A, Detrain C, Francis F, Verheggen FJ (2016) Will climate change affect insect pheromonal communication? *Current Opinion in Insect Science*, 17:87-91. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2016.08.006>

Brandon K, Fonseca GAB, Rylands AB, Silva JMC (2005) “Introduction.” *Conservation Biology* 19(3): 595-600.

Chand R (2022) Exponential growth of human population is solely responsible for the habitat destruction and loss of biodiversity on the mother earth. *Scholarly Research Journal for Interdisciplinary Studies*, 9:69. <https://doi.org/10.21922/srjis.v9i69.10030>

Costa-Milanez CB, Ribeiro FF, Castro PDTA, Majer JD, Ribeiro SP (2015) Effect of fire on ant assemblages in Brazilian cerrado in areas containing vereda wetlands. *Sociobiology*, 62(4):494-505. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v62i4.770>

Crozier R, Dix MW (1979) Analysis of two genetic models for the innate components of colony odor in social Hymenoptera. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 4(3):217-224. <https://doi.org/10.1007/BF00297645>

Cuvillier-Hot V, Cobb M, Malosse C, Peeters C (2001) Sex, age and ovarian activity affect cuticular hydrocarbons in *Diacamma ceylonense*, a queenless ant. *Journal of Insect Physiology*, 47(4-5), 485-493. [https://doi.org/10.1016/s0022-1910\(00\)00137-2](https://doi.org/10.1016/s0022-1910(00)00137-2)

Das S, Das A (2023) Ants are more than just curious bystanders to some flowers-they act as significant pollinators. *Frontiers in Insect Science*, 3:1145761. <https://doi.org/10.3389/finsc.2023.1145761>

Dirzo R, Mendonza E (2019) Biodiversity. *Encyclopedia of Ecology*. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-409548-9.10897-8>

Duarte BF, Michelutti KB, Antonialli-Jr WF, Cardoso CAL (2019) Effect of temperature on survival and cuticular composition of three different ant species. *Journal of Thermal Biology*, 80(1), 178-189. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2019.02.005>

Gibbs A (1995) Physical properties of insect cuticular hydrocarbons: model mixtures and lipid interactions. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 112(4):667-672. [https://doi.org/10.1016/0305-0491\(95\)00119-0](https://doi.org/10.1016/0305-0491(95)00119-0)

Gómez JM (2000) Effectiveness of ants as pollinators of *Lobularia maritima*: effects on main sequential fitness components of the host plant. *Oecologia*, 122(1):90-97. <https://doi.org/10.1007/PL00008840>

Fontenele LK, Schmidt FA (2021) Forest-pasture shifting alters the assemblages of seed-removing ants in southwestern Brazilian Amazon. *Journal of Insect Conservation*, 25:213–220. <https://doi.org/10.1007/s10841-021-00295-x>

Frouz J, Jilková V (2008) The effect of ants on soil properties and processes (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 11:191-199.

Helanterä H, Sundström L (2005) Worker reproduction in the ant *Formica fusca*. *Journal of Evolutionary Biology*, 18(1), 162-171.

Hölldobler B, Wilson EO (1990) The ants. The Belknap Press of Harvard University, Cambridge, Massachusetts, 732 p.

Holman L, Jorgensen CG, Nielsen J, d'Ettorre P (2010) Identification of an ant queen pheromone regulating worker sterility. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1701):3793-3800. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0984>

Howard RW, Blomquist GJ (2005) Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. *Annual Review of Entomology* 50(1), 371-393. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.50.071803.130359>

Jackson DE, Ratnieks FLW (2006) Communication in ants. *Current Biology*, 16(15), R570-R574. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.07.015>

Kather R, Martin SJ (2015) Evolution of cuticular hydrocarbons in the Hymenoptera: a meta-analysis. *Journal of chemical ecology*, 41(10):871-883. <https://doi.org/10.1007/s10886-015-0631-5>

Keshamma E (2022) An Overview on Ants as Bioindicator. International Journal of Engineering Technology and Management Sciences, 5:6. <https://doi.org/10.46647/ijetms.2022.v06i05.127>

Kühse S, Brückner A, Schmelzle S, Heethoff M, Blüthgen N (2017) Surface area–volume ratios in insects. Insect Science, 24(5), 829-841. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12362>

Kweku DW, Bismark O, Maxwell A, Desmond KA, Danso KB, Oti-Mensah EA, Quachie AT, Adormaa BB (2017) Greenhouse Effect: Greenhouse Gases and Their Impact on Global Warming. Journal of Scientific Research and Reports, 17 (6):1-9. <https://doi.org/10.9734/JSRR/2017/39630>.

Laat ATJ, Maurellis AN (2004) Industrial CO₂ emissions as a proxy for anthropogenic influence on lower tropospheric temperature trends. Geophysical Research Letters, 31(5). <https://doi.org/10.1029/2003GL019024>

Le Conte Y, Hefetz A (2008) Primer Pheromones in Social Hymenoptera. Annual Review of Entomology, 53(1), 523-542

Libonati R, DaCamara CC, Peres LF, Sander de Carvalho LA, Garcia LC (2020) Rescue Brazil's burning Pantanal wetlands. Nature, 588(7837):217-219.

Liebig J (2010) Hydrocarbon profiles indicate fertility and dominance status in ant, bee, and wasp colonies. Em: Blomquist, G. H. (Ed). Insect Hydrocarbons. Cambridge University Press, Cambridge, 282-324 pp.

Lima JCS, Cavalcante ES, Gonçalves CR, Lima-Junior SE, Cardoso CAL, Antonialli-Junior WF (2025) Effect of Seasonal Variation on the Cuticular Chemical Composition of *Atta laevigata* (Smith 1858) (Hymenoptera: Formicidae). Journal of Chemical Ecology, 51(1):15. <https://doi.org/10.1007/s10886-025-01559-5>

Lockey KH (1988) Lipids of the insect cuticle: origin, composition and function. Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry, 89(4), 595-645.

MacDaniel MD, Saha D, Dumont MG, Hernández M, Adams MA (2019) The Effect of Land-Use Change on Soil CH₄ and N₂O Fluxes: A Global Meta-Analysis. Ecosystems, 22:1424–1443. <https://doi.org/10.1007/s10021-019-00347-z>

Marland G, Boden T (2002) The increasing concentration of atmospheric CO₂: How much, when, and why? International Seminars on Planetary Emergencies. Em: Erice International Seminars on Planetary Emergencies. https://doi.org/10.1142/9789812776945_0026

Martin S, Drijfhout, F (2009) A Review of Ant Cuticular Hydrocarbons. Journal of Chemical Ecology, 35(10), 1151-61. <https://doi.org/10.1007/s10886-009-9695-4>

Menzel F, Feldmeyer B (2021) How does climate change affect social insects? *Current Opinion in Insect Science*, 46:10-15. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2021.01.005>

Menzel F, Schmitt T, Blaimer BB (2017) The evolution of a complex trait: cuticular hydrocarbons in ants evolve independent from phylogenetic constraints. *Journal of Evolutionary Biology*, 30(7): 1372-1385. <https://doi.org/10.1111/jeb.13115>

Menzel F, Zumbusch M, Feldmeyer B (2018) How ants acclimate: impact of climatic conditions on the cuticular hydrocarbon profile. *Functional Ecology*, 32: 657-666. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13008>

Michelutti KB, Soares ERP, Sguarizi-Antonio D, Piva RC, Suárez YR, Cardoso CAL, Antonialli-Junior WF (2018) Influence of temperature on survival and cuticular chemical profile of social wasps. *Journal of Thermal Biology*, 71:221-231. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2017.11.019>

Morgan ED (2009) Trail pheromones of ants. *Physiological Entomology*, 34:1-17. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2008.00658.x>

Pärtel M, Laanisto L, Zobel M (2007) Contrasting plant productivity-diversity relationships across latitude: the role of evolutionary history. *Ecology*, 88(5):1091-7. <https://doi.org/10.1890/06-0997>

Reaka-Kudla ML, Wilson DE, Wilson EO (1997). *Biodiversity II: Understanding and Protecting Our Biological Resources*. Washington, DC: Joseph Henry Press. <https://doi.org/10.17226/4901>.

Ribas CR, Schmidt FA, Solar RRC, Campos RBF, Valentim CL, Schoereder JH (2012) Ants as Indicators of the Success of Rehabilitation Efforts in Deposits of Gold Mining Tailings. *Restoration Ecology*, 20(6), 712-720. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2011.00831.x>

Richard FJ, Hunt JH (2013) Intracolony chemical communication in social insects. *Insectes Sociaux*, 60: 275-291. <https://doi.org/10.1007/s00040-013-0306-6>

Ricklefs RE, Relyea RA (2018) *A Economia da Natureza*. 8ª ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan.

Robock A (2000) Volcanic eruptions and climate. *Reviews of Geophysics*, 38(2):191–219.

Santos PG, Santos EG, Carvalho IG, Cardoso CAL, Lima-Junior SE, Antonialli-Junior WF (2022) Hydrocarbons in Formicidae: influence of chemical footprints on ant behavioral strategies. *The Science of Nature*, 111(3):24. <https://doi.org/10.1007/s00114-024-01908-6>

Santos-Junior LC, Michelutti KB, Bernardi RC, Silva EP, Cardoso CAL, Antonialli-Jr WF (2022) You smell different! Temperature interferes with intracolony recognition in

Odontomachus brunneus. Sociobiology, 69(1):e6235.
<https://doi.org/10.13102/sociobiology.v69i1.6235>

Shivanna KR (2022) Climate change and its impact on biodiversity and human welfare. Proceedings of the Indian National Science Academy, 88:160–171.
<https://doi.org/10.1007/s43538-022-00073-6>

Silva E, Borges CM, Albuquerque EZ, Florencio DF, Fernandes I, Tolentino M, Korasaki V, Louzada J, Zanetti R (2025). What Can Ground-Dwelling Ants Tell Us About Different Land-Use Systems in the Brazilian Amazon? Forests 16(7):1190.
<https://doi.org/10.3390/f16071190>

Soroker V, Hefetz A (2000) Hydrocarbon site of synthesis and circulation in the desert ant *Cataglyphis niger*. Journal of Insect Physiology, 46(7):1097-1102.
[https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(99\)00219-X](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(99)00219-X)

Soroker V, Vienne C, Hefetz A (1995) Hydrocarbon dynamics within and between nestmates in *Cataglyphis niger* (Hymenoptera: Formicidae). Journal of Chemical Ecology, 21(3):365-378.

Sousa-Souto L, Schoereder JH, Schaefer CEGR, Silva WL (2008) Ant nests and soil nutrient availability: the negative impact of fire. Journal of Tropical Ecology, 24(6): 639-646. doi: 10.1017/S0266467408005464

Sprenger PP, Gerbes LJ, Sahm J, Menzel F (2021) Cuticular hydrocarbon profiles differ between ant body parts: implications for communication and our understanding of CHC diffusion. Current Zoology, 67(5):531-540.

Sprenger PP, Menzel F (2020) Cuticular hydrocarbons in ants (Hymenoptera: Formicidae) and other insects: how and why they differ among individuals, colonies, and species. Myrmecological News, 30:1-26.
https://doi.org/10.25849/myrmecol.news_030:093

Teixeira MC (2007) Dispersão de sementes por *Atta robusta* Borbgmeier, 1939 (Hymenoptera: Formicidae) na restinga da Ilha de Guriri-ES. Tese (Doutorado em Entomologia) - Viçosa - MG, Universidade Federal de Viçosa - UFV, 70p.

Tibcherani M, Nacagava VAF, Aranda R, Mello RL (2018) Review of Ants (Hymenoptera: Formicidae) as bioindicators in the Brazilian Savanna. Sociobiology, 65(2):112–129. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v65i2.2048>

Valadares L, Nascimento D, Nascimento FS (2015) Foliar substrate affects cuticular hydrocarbon profiles and intraspecific aggression in the leafcutter ant *Atta sexdens*. Insects, 6(1):141-151. <https://doi.org/10.3390/insects6010141>

Valadares L, Nascimento FS (2016) Chemical cuticular signature of leafcutter ant *Atta sexdens* (Hymenoptera, Formicidae) worker subcastes. Revista Brasileira de Entomologia, 60(4):308-311. <https://doi.org/10.1016/j.rbe.2016.06.008>

van Wilgenburg E, Symonds MRE, Elgar MA (2011) Evolution of cuticular hydrocarbon diversity in ants. *Journal of Evolutionary Biology*, 24(6):1188-1198.

Vanderwoude C, Andersen AN, House AP (1997) Ant communities as bio-indicators in relation to fire management of spotted gum (*Eucalyptus maculata* hook.) forests in south-east Queensland. *Memoirs of the Museum of Victoria*, 56(2):671-675.

Verchot LV, Moutinho PR, Davidson EA (2003) Leaf-cutting ant (*Atta sexdens*) and nutrient cycling: deep soil inorganic nitrogen stocks, mineralization, and nitrification in Eastern Amazonia. *Soil Biology and Biochemistry*, 35(9):1219-1222. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(03\)00183-4](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00183-4)

Verheggen F, Mescher MC, Haubruge E (2010) Alarm Pheromones - Chemical Signaling in Response to Danger. *Vitamins & Hormones*, 215-239. [https://doi.org/10.1016/S0083-6729\(10\)83009-2](https://doi.org/10.1016/S0083-6729(10)83009-2)

Vida G (1994) Global issues of genetic diversity. *EXS*, 68:9-19. https://doi.org/10.1007/978-3-0348-8510-2_2

Wagner D, Tissot M, Gordon D (2001) Task-related environment alters the cuticular hydrocarbon composition of harvester ants. *Journal of Chemical Ecology*, 27(1), 1805-1819. <https://doi.org/10.1.1.307.8236>

Wang Q, Goodger JQD, Woodrow IE, Elgar MA (2016) Location-specific cuticular hydrocarbon signals in a social insect. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1827):20160310. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.0310>

Whyte BA, Sandidge R, Buellesbach J, Cash EI, Scheckel KJ, Gibson JD, Tsutsui ND (2023) The role of body size and cuticular hydrocarbons in the desiccation resistance of invasive Argentine ants (*Linepithema humile*). *Journal of Experimental Biology*, 226(16): jeb245578. <https://doi.org/10.1242/jeb.245578>

Wittke M, Baumgart L, Menzel F (2022) Acclimation in ants: Interference of communication and waterproofing through cuticular hydrocarbons in a multifunctional trait. *Functional Ecology*, 36(8):1973-1985. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14104>

Wyatt TD (2017) Pheromones. *Current Biology*, 27, R731-R745. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.06.039>

Zulfequar MD, Khan A (2016) Causes and Consequences of Greenhouse Effect e Its Catastrophic Problems for Earth. *International Journal of Sustainability Management and Information Technologies*, 3(4), 34-39. <https://doi.org/10.11648/j.ijsm.20170304.11>

CAPÍTULO 1: Efeito da Variação Ambiental na Composição Cuticular de *Atta laevigata* (Smith 1858)

Jean Carlos dos Santos Lima^{1,2*}, Elivelto da Silva Cavalcante¹, Cristiano Ramos Gonçalves¹, Sidnei Eduardo Lima-Junior³, Claudia Andrea Lima Cardoso³, William Fernando Antonialli-Junior^{2,3}

1 Universidade Federal da Grande Dourados, Programa de Pós-Graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade, Dourados, MS, Brazil

2 Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul (UEMS), Centro de Estudos em Recursos Naturais (CERNA), Laboratório de Ecologia Comportamental, Dourados, MS, Brazil

3 Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul (UEMS), Programa de Pós-Graduação em Recursos Naturais, Dourados, MS, Brazil

*Corresponding author (jecarloslima@gmail.com)

Recebido em 22 de abril de 2024. Aceito em 23 de novembro de 2024.

Journal of Chemical Ecology

RESUMO – Os hidrocarbonetos cuticulares (HCs) constituem uma importante classe de compostos químicos presentes na camada cuticular dos insetos, cujas principais funções são prevenir a dessecação da cutícula e atuar como sinais para reconhecimento intraespecífico. Estudos sobre HCs demonstraram uma flexibilidade fenotípica de sua composição, dependendo de fatores ambientais. No entanto, a forma como cada um desses fatores influencia essa variação ainda é pouco explorada. O objetivo do presente estudo foi avaliar os efeitos das variações ambientais na composição química cuticular da formiga *Atta laevigata*. Operárias de quatro colônias diferentes, nidificando em ambientes de borda florestal, foram coletadas ao longo de um ano, durante as estações quente e úmida e fria e seca. Os compostos cuticulares foram extraídos e analisados por cromatografia gasosa, revelando que os compostos dessa espécie pertencem às classes de alcanos lineares, monometil alcanos, alcenos e alcadienos. Além disso, o perfil cuticular variou significativamente entre colônias dessa espécie e entre estações, enquanto a variabilidade intraestacional foi mais significativa durante a estação quente e úmida. A variação temporal observada indicou que o número de compostos e a proporção dos diferentes tipos de HCs podem variar de acordo com o período do ano, sendo a variação

mais acentuada nas colônias durante a estação quente e úmida. Esses resultados mostram que variações nas condições ambientais, especialmente climáticas, podem ter efeitos determinantes na dinâmica da química cuticular.

Palavras-chave: Variação temporal de HCs, Fatores abióticos, Formigas-cortadeiras, Comunicação química.

INTRODUÇÃO

Em insetos sociais, a comunicação pode ocorrer por meios químicos, visuais, acústicos ou táteis, com a comunicação química predominando como a principal forma de reconhecimento (Billen 2011; Richard e Hunt 2013). Este mecanismo é mediado por feromônios, que constituem os sinais mais significativos envolvidos no canal sensorial químico (Wyatt 2010; 2017) e geralmente são secretados e armazenados por glândulas especializadas ou tecidos (Wyatt 2017). Feromônios podem ser definidos como sinais químicos emitidos por um emissor que induzem uma resposta química e mudanças fisiológicas em um receptor (Billen 2011; Wyatt 2017).

Nesse sentido, os hidrocarbonetos cuticulares (HCs) são um dos compostos mais bem estudados que atuam como feromônio e têm sido foco de estudos sobre insetos sociais nos últimos anos (Kather e Martin 2015; Sprenger e Menzel 2020; Blomquist e Ginzl 2021). Esses compostos, formados apenas por moléculas de carbono e hidrogênio, são essenciais nas cutículas de insetos, onde possuem muitas funções vitais, incluindo prevenir a dessecação da cutícula e atuar como barreira contra patógenos (Howard e Blomquist 2005; Blomquist e Bagnères 2010; Sprenger e Menzel 2020; Blomquist e Ginzl 2021). Em insetos sociais, eles também são cruciais para o reconhecimento intraespecífico (Sprenger e Menzel 2020; Drakula et al. 2023).

Os hidrocarbonetos cuticulares são sintetizados por células da hemolinfa conhecidas como oenócitos, que estão associadas a células epidérmicas (Blomquist e Bagnères 2010). Eles pertencem às categorias de hidrocarbonetos saturados e insaturados (Martin et al. 2009; Blomquist e Bagnères 2010). Hidrocarbonetos saturados típicos são alcanos lineares e ramificados, enquanto hidrocarbonetos insaturados comumente incluem alcenos e alcadienos (Kather e Martin 2015; Menzel et al. 2017; Sprenger e Menzel 2020).

Essas classes de HCs não apenas variam em estrutura, mas também possuem propriedades biofísicas distintas que influenciam suas funções na cutícula (Gibbs e Pomonis 1995; Gibbs 1998, 2002). Por exemplo, alcanos lineares, caracterizados por alta viscosidade e forte agregação (devido às forças de van der Waals), exibem alto ponto de fusão (Sprenger e Menzel 2020; Sprenger et al. 2021a). Esta propriedade os torna excelentes agentes impermeabilizantes, prevenindo a perda de água da cutícula para o ambiente (Gibbs 1998; Sprenger e Menzel 2020). Estudos mostraram que sob condições de alta temperatura, insetos podem ajustar sua composição cuticular expressando níveis mais altos de alcanos lineares (Michelutti et al. 2018; Duarte et al. 2019), precisamente porque esses compostos possuem pontos de fusão mais altos (Gibbs e Pomonis 1995).

Por outro lado, a presença de grupos metil e ligações duplas nos HCs confere fluidez e maior capacidade de difusão dentro da cutícula (Gibbs 2002; Geiselhardt et al. 2010), tornando esses compostos cruciais para comunicação e reconhecimento da colônia, já que são facilmente trocados durante a trofalaxia (Sprenger et al. 2021a). Em uma análise de colônias da formiga *Temnothorax nylanderi* (Foerster 1850), Beros et al. (2017) observaram que a presença de intrusos poderia levar a aumentos na abundância relativa de proporções de dimetil alcanos. De acordo com Sprenger e Menzel (2020), isso poderia representar uma estratégia para intensificar pistas de reconhecimento de companheiros de ninho na presença de intrusos.

Outra característica biofísica importante dos hidrocarbonetos é o tamanho da cadeia, já que compostos com cadeias mais longas exibem maior viscosidade e ponto de fusão, independentemente da posição do grupo metil ou das ligações duplas, o que pode contribuir para proteção da cutícula (Gibbs 1998; Sprenger e Menzel 2020).

No entanto, deve-se notar que a cutícula do inseto contém uma mistura dessas classes de hidrocarbonetos (Sprenger et al. 2021a), com o predomínio de certas classes sobre outras sendo dependente de fatores que podem ser ambientais (Menzel et al. 2017, 2018; Firmino et al. 2020), genéticos (van Zweden et al. 2009; Blight et al. 2012; Sprenger et al. 2021b), ou ambos (Khidr et al. 2013; Villalta et al. 2020; Sprenger et al. 2021b). No entanto, pouco se sabe sobre a influência do ambiente nos perfis químicos cuticulares de formigas (Sprenger e Menzel 2020). Poucos estudos investigaram como os perfis de hidrocarbonetos cuticulares mudam ao longo do tempo e como fatores abióticos podem conduzir tais alterações.

Pesquisas anteriores encontraram variações temporais em perfis de HCs (Vander Meer et al. 1989; Liu et al. 2001; Nielsen et al. 1999), mas essas mudanças não foram

correlacionadas com fatores ambientais específicos. Embora evidências sugiram que temperatura (Woodrow et al. 2000; Wagner et al. 2001; Michelutti et al., 2018; Duarte et al., 2019; Santos-Junior et al. 2022) e umidade (Woodrow et al. 2000; Wagner et al. 2001; Noorman e Otter 2002; Whyte et al. 2023) possam influenciar a composição cuticular, tais estudos foram amplamente conduzidos em laboratórios, sob condições controladas. A dieta é outro fator ambiental que pode influenciar a composição de HCs, sugerindo que variações sazonais também poderiam ser influenciadas por mudanças alimentares, embora estudos explorando esse aspecto tenham sido predominantemente laboratoriais (Valadares et al. 2015; Blomquist e Ginzel 2021; van Wilgenburg et al. 2022).

De fato, fatores ambientais têm forte influência na composição de HCs e, nesse sentido, as intensas mudanças ambientais que vêm ocorrendo podem estar gerando fortes pressões sobre comunidades de insetos (Menzel et al. 2018; Sprenger et al. 2018; Albacete et al. 2023). Em particular, o impacto das mudanças climáticas sobre comunidades de formigas tem atraído atenção mundial, particularmente quanto à influência no comportamento das formigas (Menzel et al. 2018; Santos-Junior et al. 2022). Por exemplo, Parr e Bishop (2022) notaram que formigas do dossel e da serapilheira podem ser particularmente afetadas pelas mudanças climáticas, devido à sua exposição direta às temperaturas ambientais. Krapf et al. (2023) demonstraram que temperaturas mais altas podem aumentar níveis de agressão em formigas, causando interrupção do reconhecimento da colônia.

Dadas essas considerações, é necessário determinar como mudanças ambientais afetam a composição química cuticular das formigas, dado que HCs desempenham papel importante na coesão da colônia. Portanto, este estudo teve como objetivo avaliar os efeitos da variação ambiental na composição química cuticular da formiga *Atta laevigata*, testando a hipótese de que, entre fatores ambientais, as condições climáticas exercem a maior influência na composição de HCs.

MATERIAL E MÉTODOS

Amostragem das colônias

O estudo foi conduzido na Mata do Azulão (22°11'57"S, 54°54'29"W), um fragmento de floresta de transição localizado no município de Dourados, estado de Mato Grosso do Sul, na região Centro-Oeste do Brasil. Quatro colônias de *Atta laevigata*,

designadas aqui como A, B, C e D, foram selecionadas com base em suas altas atividades de forrageamento. As coletas foram realizadas mensalmente, de fevereiro a dezembro de 2022, durante duas estações: a estação fria e seca (abril a setembro) e a estação quente e úmida (outubro a março), com base na classificação de Fietz et al. (2008) para a região de Dourados. Como o perfil de hidrocarbonetos pode variar entre diferentes subcastas (Valadares et al. 2016; Santos et al. 2022), apenas operárias forrageadoras foram utilizadas neste estudo, pois são os indivíduos mais expostos às variações climáticas. As formigas foram coletadas com pinças, sempre no mesmo horário do dia, durante o pico de forrageamento desta espécie (Giesel et al. 2013), que ocorre entre 17h e 19h. Elas foram então sacrificadas por congelamento até a extração dos compostos cuticulares.

Análise química

Testes preliminares foram realizados para extração dos compostos. Constatou-se que os melhores cromatogramas foram obtidos quando cinco operárias eram imersas juntas no solvente por 10 min. Esse tempo de extração foi baseado no estudo de Richard et al. (2007) com espécies do mesmo gênero. De acordo com Drijfhout et al. (2009), 10 min de imersão em solvente é o tempo ideal para extração, sem contaminação por conteúdo interno. Portanto, neste estudo, cada amostra consistiu em cinco formigas colocadas juntas em um frasco e imersas em 1 mL de hexano (grau HPLC). As amostras foram secas e depois ressuspensas em 100 µL do mesmo solvente. Cinco amostras por colônia em cada mês foram analisadas (20 amostras mensais); no entanto, amostras das colônias C e D em outubro, e amostras de todas as colônias em novembro, foram perdidas devido a problemas de contaminação. Portanto, no total, 184 amostras foram analisadas.

As amostras e a mistura padrão de alcanos lineares foram analisadas usando um cromatógrafo a gás (Focus GC, Thermo Scientific, San Jose, CA, EUA) equipado com detector de ionização em chama e coluna capilar OV-5 (5% fenil / 95% dimetil polissiloxano, 30 m x 0,25 mm i.d., 0,25 µm de espessura de filme; Ohio Valley Specialty Company, Marietta, OH, EUA). Um volume de 1 µL de amostra foi injetado em modo splitless. As temperaturas do injetor e do detector foram de 280 °C. O gás de arraste foi N₂ (99,999%) a uma vazão de 1,0 mL min⁻¹. O programa de temperatura da coluna foi: temperatura inicial de 150 °C, aquecendo até 300 °C a 3 °C min⁻¹, mantendo a 300 °C por 10 min. Os cromatogramas foram registrados usando o software ChromQuest 5.0 e analisados com o software Chrom data review.

Para confirmar as identidades dos compostos, as amostras foram analisadas usando um cromatógrafo a gás (GC-2010 Plus, Shimadzu, Kyoto, Japão) acoplado a um espectrômetro de massas (GC-MS Ultra 2010, Shimadzu, Kyoto, Japão). O cromatógrafo foi equipado com uma coluna capilar de sílica fundida DB-5 (J and W, Folsom, Califórnia, EUA) revestida com 5% fenil / 95% dimetil polissiloxano (30 m x 0,25 mm i.d., 0,25 µm de espessura de filme). As condições de análise foram as seguintes: volume de injeção de 1 µL, em modo splitless; temperatura do injetor de 220 °C; temperatura inicial da coluna de 150 °C, aquecendo até 300 °C a 3 °C min⁻¹, mantendo a temperatura final por 10 min. As temperaturas da linha de transferência e do detector foram mantidas a 300 °C. O espectrômetro de massas foi operado em modo de ionização por impacto de elétrons, com voltagem de 70 eV e varredura no intervalo de 45 a 600 m/z, com intervalo de varredura de 0,3 s. Os compostos químicos presentes nas amostras foram identificados pelo cálculo do índice de retenção (Van den Dool e Kratz 1963), usando um padrão linear de alcanos (C7–C40, pureza ≥90%, Sigma-Aldrich) e comparação com dados da literatura (Dall’Aglio-Holvorcem et al. 2009; Derstine et al. 2018; Duarte et al. 2019; Firmino et al. 2020; Gerbaulet et al. 2022; Gutiérrez et al. 2019; Michelutti et al. 2018; Ruther et al. 2011; Santos et al. 2022; Soares et al. 2017; Steinmetz et al. 2003; Włodarczyk e Szczepaniak 2017; Würf et al. 2020) e a biblioteca de espectros de massas do NIST (National Institute of Standards and Technology).

Recursos coletados pelas colônias

Para avaliação de quaisquer variações significativas nos tipos de recursos coletados pelas colônias durante os meses do experimento, foi realizada a coleta dos recursos levados para a colônia pelas forrageadoras. Para isso, um ponto específico foi estabelecido ao longo da trilha de forrageamento, onde a coleta foi realizada por 10 min. O material coletado foi classificado de acordo com seu tipo, seguindo metodologia adaptada de Endringer et al. (2012), considerando as seguintes categorias: folhas frescas, folhas secas, flores, caules, sementes e outro material. Após a categorização, os materiais foram pesados e os valores convertidos em porcentagens.

Análise estatística

A análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA), com distâncias de Bray-Curtis e 9999 permutações, foi usada para avaliar variações da composição química cuticular entre estações e entre colônias. Um gráfico de análise de correspondência destendenciada (DCA) foi gerado para ilustrar diferenças no perfil químico cuticular entre as estações fria e seca e quente e úmida. As áreas relativas dos picos nos cromatogramas foram calculadas usando a seguinte fórmula: $\% \text{ composto } x = \frac{\text{área do pico de } x}{\sum \text{áreas dos picos de todos os compostos}} * 100$. Essa análise incluiu as áreas relativas de todos os picos identificados e não identificados. As variações temporais de alcanos lineares, alcanos ramificados e hidrocarbonetos insaturados foram analisadas separadamente. Essas análises estatísticas empregaram o software Past 3.20 (Hammer 2001).

Subsequentemente, para avaliar se as proporções das diferentes classes de hidrocarbonetos variaram significativamente entre estações, foi aplicado um teste t, enquanto a análise de variância (ANOVA) foi usada para comparar as proporções entre meses. Essas análises foram realizadas usando os valores médios das porcentagens de todos os compostos pertencentes às seguintes classes: alcenos, alcadienos, alcanos lineares e monometil alcanos. Essas análises foram realizadas usando o software Statistica 14 (TIBCO 2020).

Uma análise de floresta aleatória (*random forest*) foi aplicada para identificar os compostos mais representados em cada uma das duas estações ($n \text{ árvores} = 1000$, $n \text{ variáveis por divisão} = 8$). O *random forest* foi usado aqui porque é uma técnica robusta de aprendizado de máquina que permite identificar variáveis preditoras importantes em grandes conjuntos de dados, especialmente quando as relações entre variáveis são complexas e não lineares. A análise foi aplicada considerando os três grupos fornecidos pela análise DCA: todas as colônias da estação fria e seca, e as colônias da estação quente e úmida que formaram dois grupos (colônias A, B e C, e colônia D). Subsequentemente, testes separados de Kruskal-Wallis (KW) foram aplicados para cada composto destacado na análise anterior, para visualizar as diferenças espaciais significativas. Essas análises seguiram a metodologia adotada por Firmino et al. (2020) e foram realizadas usando o software Statistica 14 (TIBCO 2020). Adicionalmente, uma PERMANOVA com distâncias de Bray-Curtis e 9999 permutações foi realizada usando as massas (em g) dos diferentes recursos coletados pelas colônias durante os meses do experimento, para determinar se a dieta variou significativamente entre as estações e entre colônias. Essas análises estatísticas empregaram o software Past 3.20 (Hammer 2001).

RESULTADOS

O perfil cuticular desta espécie apresentou alcanos lineares, alcanos ramificados e hidrocarbonetos insaturados, com comprimentos de cadeia variando entre C₂₀–C₃₅. No total, 64 compostos foram identificados, incluindo 25 alcanos monometilados, 20 alcenos, 16 alcanos lineares e 3 alcadienos. O número de compostos variou de acordo com o mês, com o maior número de compostos (44) identificado em agosto, enquanto o menor número (28) foi registrado em maio (Fig. 1). Cinco compostos ocorreram exclusivamente na estação fria e seca: x-Docoseno, x-Tricoseno (índices de compostos 2285 e 2288), x-Heptacoseno e x-Nonacoseno. Seis compostos ocorreram exclusivamente na estação quente e úmida: Eicosano, Dotriacontano, 13-Metiltritriacontano, 9-Metiltritriacontano, 3-Metiltritriacontano e Pentatriacontano. Uma lista completa dos compostos identificados é fornecida na Tabela 1 do item suplementar.

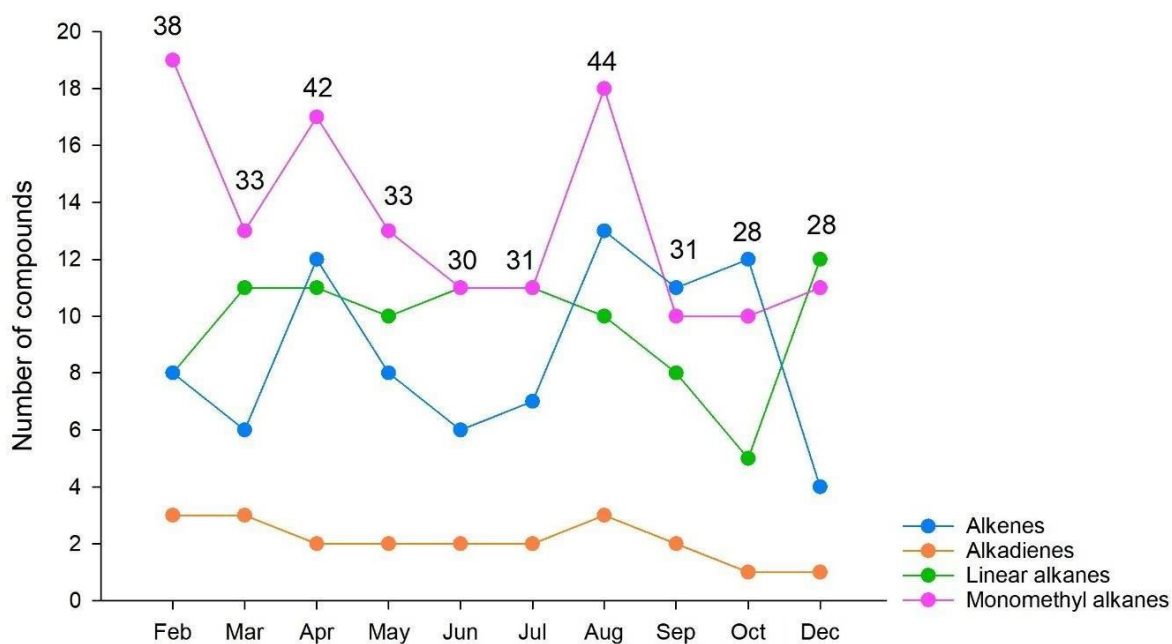


Fig. 1 Variação no número de compostos ao longo dos meses de amostragem. Os números acima dos pontos indicam o número máximo de compostos identificados para cada mês.

Os resultados da análise PERMANOVA mostraram que a composição química cuticular variou significativamente entre as estações (pseudo- $F_{(1, 31818)}$: 30,036; $p =$

0,0001) e entre as colônias (pseudo- $F_{(3, 31816)}$: 1,9596; $p = 0,0036$), além de uma interação significativa entre esses dois fatores (pseudo- $F_{(3, 31816)}$: -3,6342; $p = 0,0018$). Quando analisadas individualmente, todas as colônias amostradas apresentaram variação temporal no perfil químico cuticular, conforme mostrado pelos resultados para a colônia A (pseudo- $F_{(1, 31818)}$: 6,499; $p = 0,0001$), colônia B (pseudo- $F_{(1, 31818)}$: 9,535; $p = 0,0001$), colônia C (pseudo- $F_{(1, 31818)}$: 12,61; $p = 0,0001$) e colônia D (pseudo- $F_{(1, 31818)}$: 14,37; $p = 0,0001$).

No entanto, ao comparar os perfis cuticulares entre as colônias, nenhuma variação significativa foi detectada nos meses que compreendem a estação fria e seca (pseudo- $F_{(3, 31816)}$: 1,447; $p = 0,1121$), enquanto diferenças significativas foram encontradas entre as colônias nos meses que compreendem a estação quente e úmida (pseudo- $F_{(3, 31816)}$: 2,988; $p = 0,0029$) (Fig. 2).

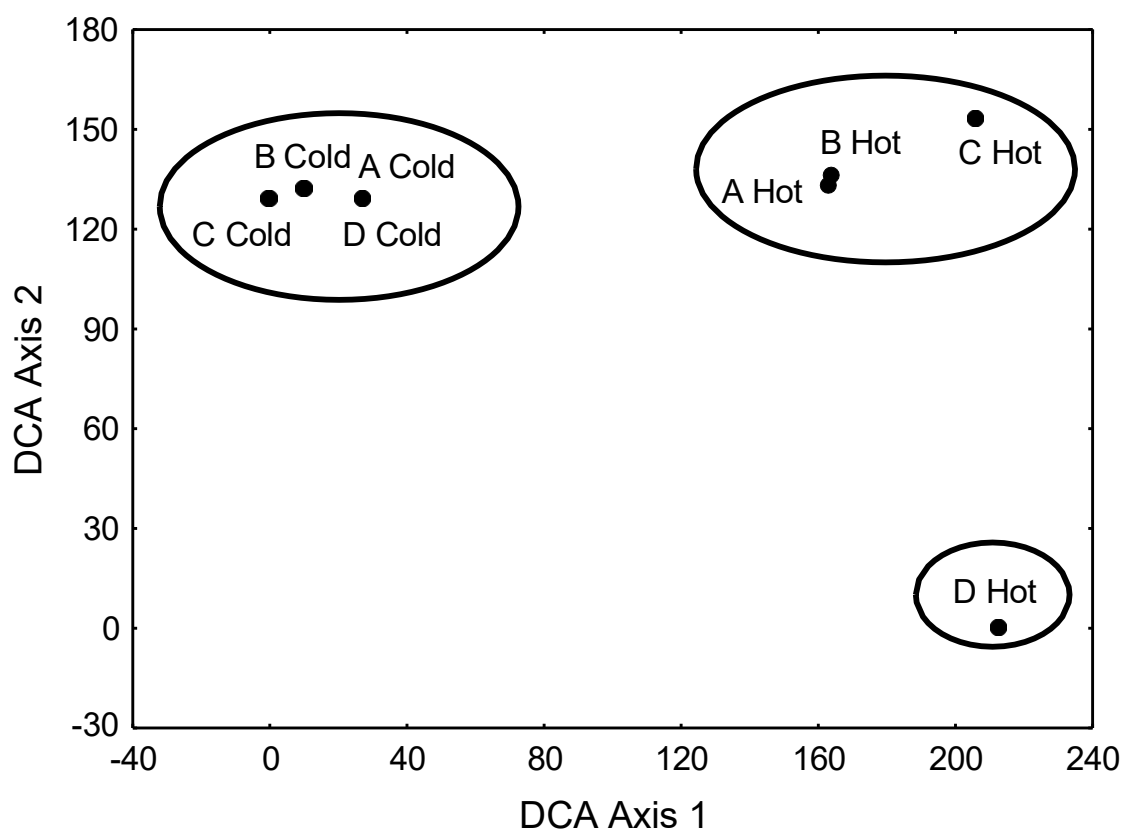
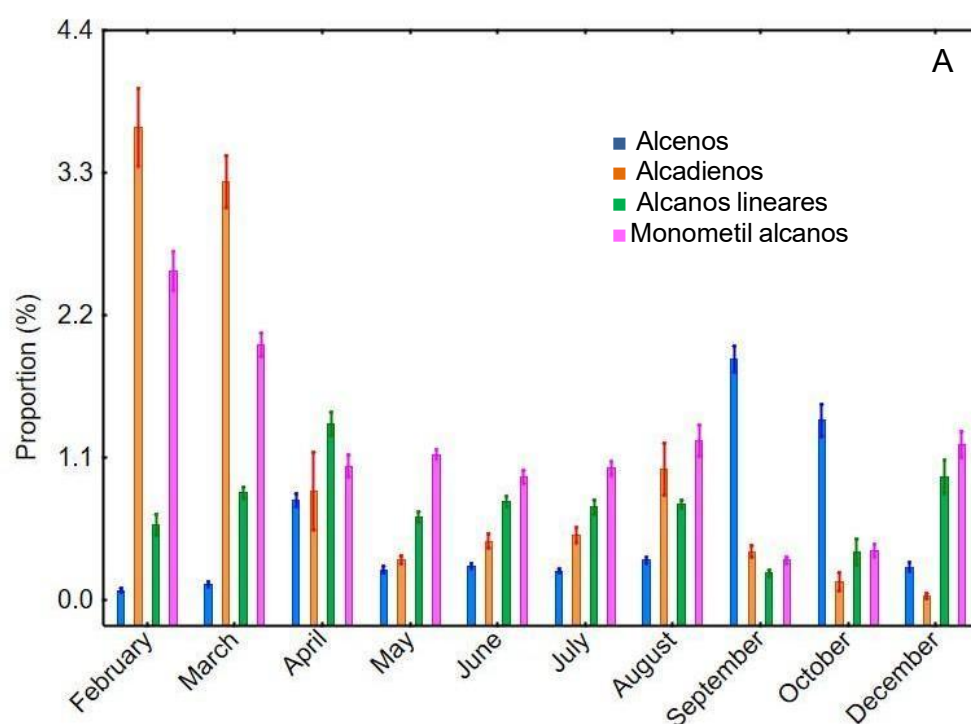


Fig. 2 Ordenação DCA dos perfis cuticulares das colônias da formiga cortadeira *A. laevigata* nas duas estações. Cold: estação fria e seca; Hot: estação quente e úmida.

Certas classes de HCs foram mais abundantes do que outras em alguns meses, em relação a outros (Fig. 3A). Os alcadienos foram mais abundantes em fevereiro e março,

os alcanos lineares em abril, os monometil alcanos em maio, junho, julho, agosto e dezembro, e os alcenos em setembro e outubro. A comparação dos valores médios das proporções dessas classes entre as duas estações revelou diferenças significativas entre as classes de alcadienos (valor- $t = 3,12$, $df = 182$, $p = 0,0021$), alcenos (valor- $t = -8,06$, $df = 182$, $p < 0,0001$) e monometil alcanos (valor- $t = 0,40$, $df = 182$, $p < 0,0001$). Por outro lado, não houve diferenças significativas entre as duas estações nos valores médios de abundância para a classe dos alcanos lineares (valor- $t = -8,03$, $df = 182$, $p = 0,6898$). A Figura 4 mostra com mais detalhes as porcentagens relativas das classes de compostos, de acordo com a estação, juntamente com os tamanhos de cadeia correspondentes.



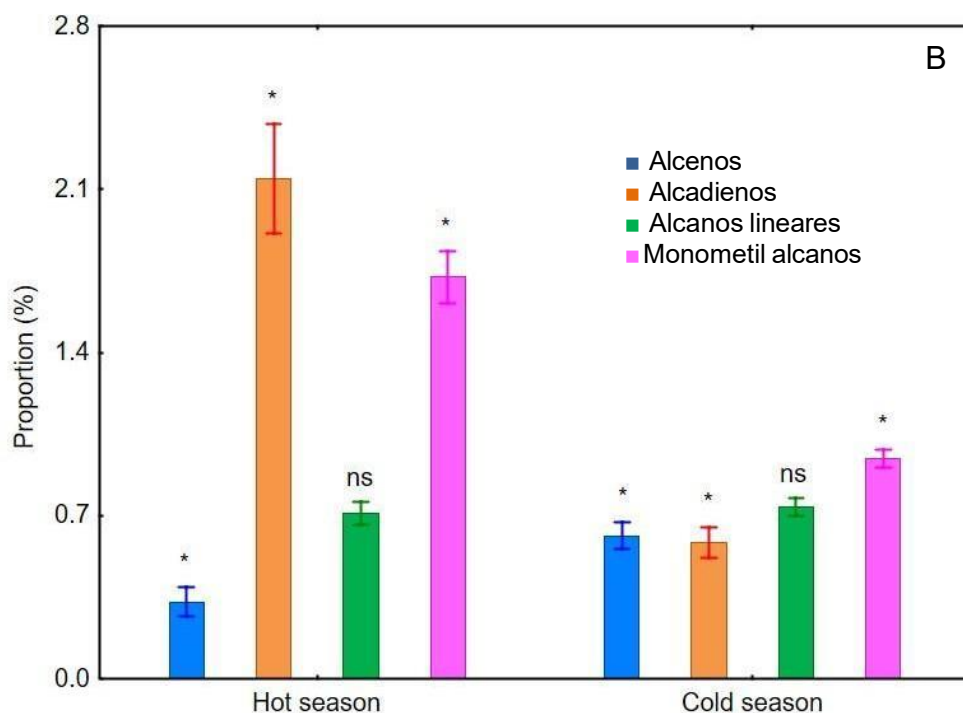


Fig. 3 Proporções médias das classes de HCs de acordo com A) mês e B) estação. As barras representam os erros-padrão. Em B), os asteriscos indicam diferenças significativas, enquanto “ns” significa que nenhuma diferença significativa foi encontrada.

Dos 65 hidrocarbonetos identificados, a análise de floresta randômica selecionou cinco como discriminadores importantes das estações (fria e seca ou quente e úmida), indicando que a presença ou ausência desses compostos estava relacionada às diferenças entre as estações. A análise destacou os seguintes hidrocarbonetos: x-Nonacoseno, 2-Metiltritriacontano, 7-;11-Metilheneicosano, 9-Metilheneicosano e x,y-Pentacosadieno, todos com importância superior a 0,5. Os resultados mostraram que, para a estação quente e úmida, os hidrocarbonetos mais importantes foram 7-;11-Metilheneicosano, 9-Metilheneicosano e x,y-Pentacosadieno. Para a estação fria e seca, o x-Nonacoseno destacou-se como o composto mais relevante. Além disso, o 2-Metiltritriacontano mostrou-se importante apenas para a colônia D durante a estação quente e úmida (Tabela 1).

Tabela 1. Hidrocarbonetos selecionados pela análise de floresta randômica e suas respectivas importâncias (>0.5) em cada uma das estações. Cold = estação fria e seca. Hot = estação quente e úmida.

Hidrocarboneto	Índice	Diferença significativa (KW teste)	Importância
x-Nonacoseno	2888	Cold > Hot	1.00
2-Metiltriacontano	3059	Hot D > Cold > Hot A, B, and C	0.55
7-;11Metilheneicosano	2157	Hot > Cold	0.54
9-Metilheneicosano	2141	Hot > Cold	0.52
x,y-Pentacosadieno	2469	Hot > Cold	0.51

Fig. 4 Proporção relativa das classes de CHCs de acordo com o tamanho da cadeia na Estação fria e seca

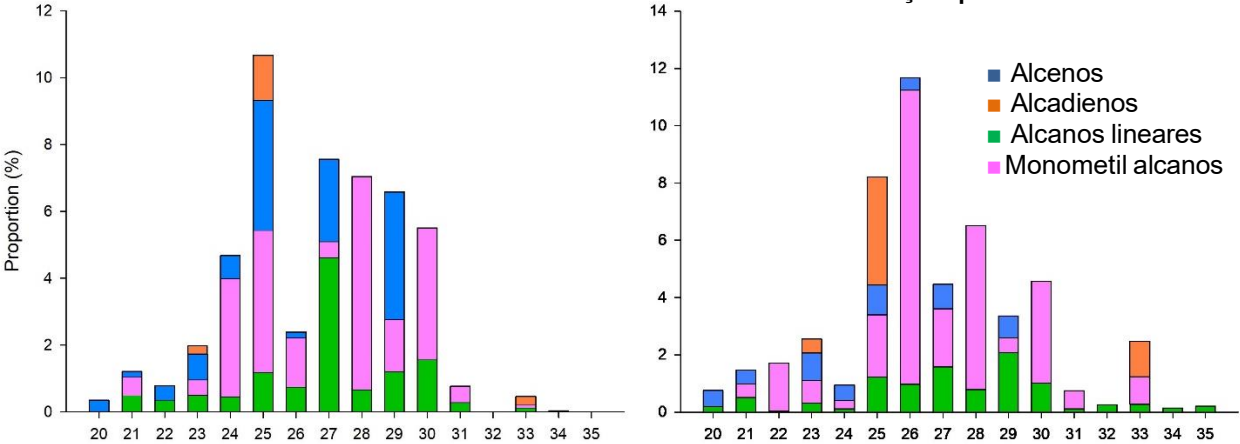


Fig. 4 Proporção relativa das classes de HCs de acordo com o tamanho da cadeia nas estações fria e seca e quente e úmida.

Não houve diferenças significativas nos recursos coletados entre as colônias (pseudo- $F_{(3, 262)}: 0,4943, p = 0,1065$) ou entre as duas estações (pseudo- $F_{(1, 264)}: 0,0587, p = 0,9373$). Além disso, não houve diferenças significativas na massa coletada de cada tipo de recurso, tanto entre as colônias (pseudo- $F_{(3, 262)}: 0,4603, p = 0,0952$) quanto entre as estações (pseudo- $F_{(1, 264)}: 0,1225, p = 0,9439$). A Fig. 5 mostra os percentuais de cada tipo de recurso coletado pelas colônias, de acordo com o mês.

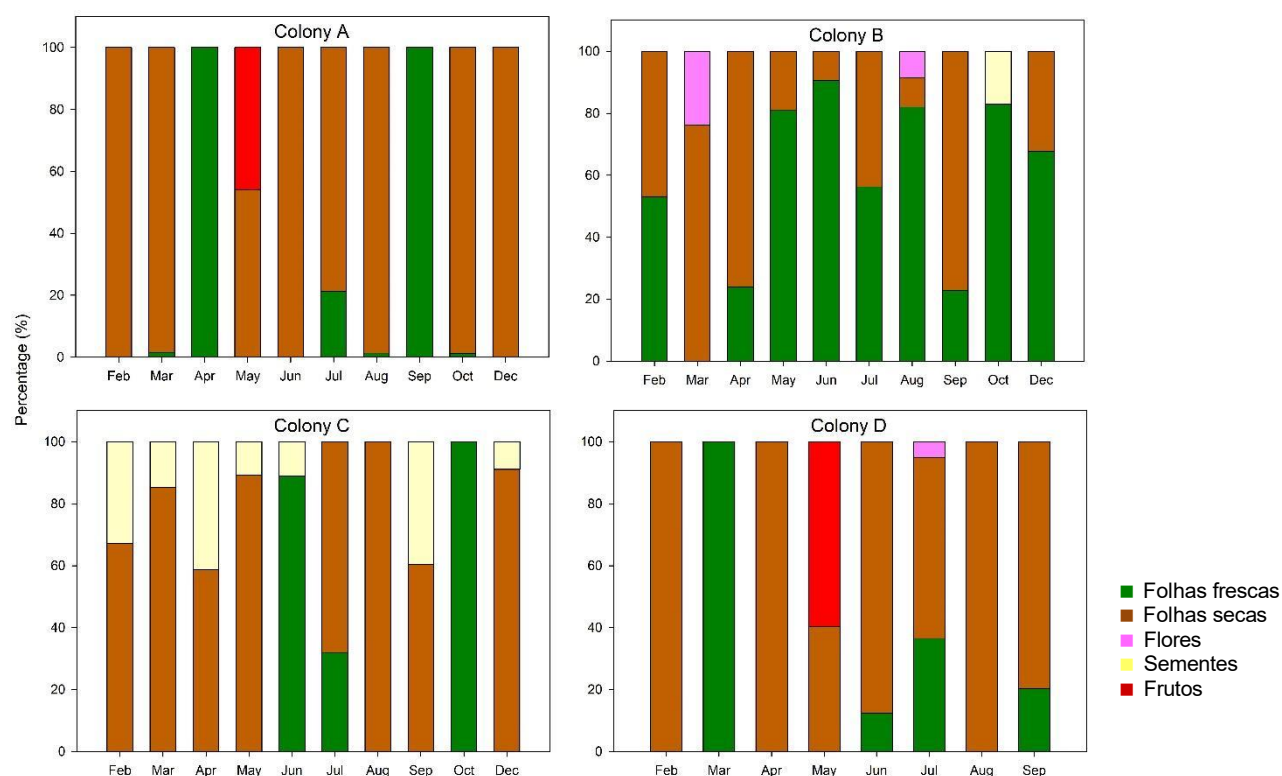


Fig. 5 Proporções relativas de cada tipo de recurso coletado pelas colônias de *A. laevigata*, de acordo com o mês.

DISCUSSÃO

O perfil químico cuticular de *A. laevigata* foi composto principalmente por alcanos ramificados, hidrocarbonetos insaturados e alcanos lineares. Ao todo, 64 compostos com tamanho de cadeia variando de C₂₀ a C₃₅ foram identificados ao longo dos meses de amostragem. Estes incluíram 25 monometil alcanos, 20 alcenos, 16 alcanos lineares e 3 alcadienos.

O número de compostos variou entre 28 e 44, dependendo do mês. Santos et al. (2022) identificaram 12 compostos (C₁₈-C₃₁) na mesma espécie, com os alcanos ramificados sendo os mais numerosos, seguidos pelos hidrocarbonetos insaturados e pelos alcanos lineares. Tais diferenças podem ser influenciadas por questões metodológicas, como a sensibilidade do CG ou o tempo de extração. Santos et al. (2022) extraíram os compostos em hexano durante 3 minutos, enquanto o presente estudo usou o mesmo solvente, mas com um tempo de extração de 10 minutos. Richard et al. (2007) encontraram 53 (C₁₇-C₃₇), 17 (C₁₈-C₃₃) e 36 (C₂₁-C₃₃) compostos para *Atta colombica*

(Guérin-Méneville 1844), *Acromyrmex echinator* (Reich 1793) e *Sericomyrmex amabilis* (Wheeler 1925), respectivamente, usando o mesmo solvente e extração por 10 minutos.

Os resultados também revelaram variações significativas no perfil cuticular de *Atta laevigata* entre colônias e entre estações (Fig. 2). A variabilidade na composição química cuticular entre colônias era esperada e já foi documentada em diversos estudos anteriores com formigas (Akino et al. 2002; Torres et al. 2007; Krasnec e Breed 2013; Martin et al. 2013). Isso ocorre porque cada colônia de formigas desenvolve uma assinatura química única que tem função para o reconhecimento intraespecífico (Sprenger e Menzel 2020). A uniformidade no perfil químico cuticular de uma colônia é crucial para o reconhecimento, pois permite que as formigas identifiquem membros de sua própria colônia, distinguindo entre intrusos e companheiras de ninho (Pereira et al. 2019; Villalta et al. 2020).

Foram observadas variações qualitativas e quantitativas. Alguns compostos ocorreram exclusivamente em uma estação (Tabela 1 do item suplementar) ou mesmo em um mês (Fig. 1), enquanto também houve variações nas proporções relativas dos compostos conforme o mês e a estação (Tabela 1 do item suplementar, Fig. 3). As variações temporais podem ser atribuídas principalmente à necessidade das colônias de formigas de ajustarem sua composição cuticular em resposta a diferentes condições ambientais, como temperatura (Menzel et al. 2018), umidade relativa (Sprenger et al. 2018; Menzel et al. 2018; Whyte et al. 2023) e dieta (Richard et al. 2004; Buczkowski et al. 2005; Valadares et al. 2015), como encontrado em diversos estudos conduzidos em condições controladas.

Estudos laboratoriais aplicando diferentes regimes de temperatura demonstraram que a cutícula das formigas pode responder à variação de temperatura aumentando as proporções de certos compostos (Baumgart et al. 2022; Santos-Junior et al. 2022). Resultados semelhantes foram relatados por Michelutti et al. (2018) com vespas e por Duarte et al. (2019) com formigas, onde foram observadas variações tanto no número quanto nas proporções relativas de compostos nas cutículas após exposição a diferentes condições de temperatura. Wagner et al. (2001) e Menzel et al. (2018) demonstraram que a combinação de alta temperatura e baixa umidade relativa pode levar à produção de uma proporção maior de alcanos lineares, uma classe química importante para a prevenção da dessecação. Buczkowski et al. (2005), Richard et al. (2004) e Valadares et al. (2015) também demonstraram que, em formigas, variar a dieta pode levar a mudanças na composição cuticular.

Embora a variação temporal de hidrocarbonetos já tenha sido relatada em outros estudos (Vander Meer et al. 1989; Liu et al. 1998; Nielsen et al. 1999; Liu et al. 2001; Buellesbach et al. 2018), o presente estudo diferiu em vários aspectos. Primeiramente, a janela de amostragem foi mais ampla, abrangendo um período contínuo mais longo do que estudos anteriores, que tipicamente analisaram a variação temporal ao longo de poucos meses, com longos intervalos entre os períodos de amostragem. Além disso, há escassez de estudos que investigaram a variabilidade temporal de hidrocarbonetos, tanto em número quanto em proporção relativa, em um período de amostragem contínuo e estendido. Uma exceção foi o trabalho de Liu et al. (1998), que examinou a variabilidade de alguns compostos encontrados na cutícula de *Camponotus japonicus* (Mayr 1866), mas em um ambiente de clima temperado.

Quando os dados das duas estações foram comparados, a variabilidade só foi considerada significativa na estação quente e úmida (Fig. 2). Isso provavelmente se deve ao fato de que as formigas tinham melhores condições de forrageamento e, portanto, estavam mais expostas às variações climáticas. Um dos maiores desafios para organismos vivos, especialmente ectotérmicos como os insetos, é lidar com o risco de desidratação, que se intensifica sob condições de temperaturas mais altas e/ou baixa umidade relativa (Menzel et al. 2018; Whyte et al. 2023). Esse problema pode ser agravado pelas mudanças climáticas caracterizadas por temperaturas cada vez mais altas e padrões de precipitação irregulares (Menzel et al. 2018; Shivanna 2022). Variações sazonais de temperatura, precipitação e umidade impõem pressão seletiva adicional sobre os perfis de hidrocarbonetos dos insetos (Menzel et al. 2017), uma vez que os insetos precisam ajustar constantemente a composição da cutícula para lidar com mudanças ambientais (Menzel et al. 2018; Sprenger et al. 2018; Baumgart et al. 2022). Tais variações temporais podem ser vistas com mais detalhes ao comparar as proporções das classes entre os meses (Fig. 3). Por exemplo, os alcanos ramificados foram tanto mais numerosos (Fig. 1) quanto mais abundantes (Fig. 3) na maioria dos meses de amostragem. Uma possível explicação para a predominância de compostos ramificados nas amostras de *A. laevigata* pode pelas colônias populosas deste gênero, exigindo o uso de compostos desta classe para fins de comunicação (Martin e Drijfhout 2009). Embora cada classe de compostos seja geralmente associada principalmente a uma função específica, o que pode explicar a predominância de uma classe sobre as outras, deve-se observar que esses compostos podem ter múltiplas funções. Portanto, a predominância proporcional de uma

classe sobre as outras, sob condições específicas, pode estar ligada à plasticidade dos compostos (Menzel et al. 2019; Blomquist e Ginzel 2021; Wittke et al. 2022).

Embora os alcanos ramificados tenham predominado na maioria dos meses, os alcenos apresentaram as maiores proporções relativas nos meses de setembro e outubro. De acordo com Schneider e Silva (2012), a estação chuvosa na região de estudo começa em setembro. Embora a influência da precipitação na composição do perfil de HCs ainda não seja totalmente compreendida, vários estudos demonstraram correlações positivas (van Wilgenberg et al. 2011; Menzel et al. 2017) ou negativas (Buellesbach et al. 2018) entre a precipitação e as proporções de compostos insaturados na cutícula das formigas.

As análises mostraram que alcenos, alcadienos e monometil alcanos apresentaram variabilidade sazonal significativa (Fig. 3). Alcadienos e monometil alcanos foram mais abundantes na estação quente e úmida, enquanto alcenos predominaram na estação fria e seca (Fig. 3). No entanto, a análise random forest (Tabela 1) destacou apenas 5 compostos como mais importantes para a distinção sazonal.

Um dos compostos selecionados pela análise de floresta randômica para caracterizar a estação fria e seca foi o x-Nonacoseno (Tabela 1), que foi um dos compostos que ocorreram exclusivamente nessa estação (Tabela 1 do item suplementar). A presença de certos compostos insaturados exclusivamente na estação fria e seca pode estar relacionada às temperaturas mais baixas, que permitiram que esses hidrocarbonetos de baixo ponto de fusão permanecessem na cutícula (Gibbs 1998; Sprenger e Menzel 2020). Outro ponto importante é que as atividades de forrageamento das formigas-cortadeiras são menos intensas na estação fria, especialmente em dias com temperaturas mais baixas (Nickele et al. 2016; Ramirez-Olier et al. 2022), o que pode ter contribuído para uma maior presença desses compostos na cutícula.

A análise de floresta randômica também destacou compostos da classe dos monometil alcanos como determinantes para a discriminação da estação quente e úmida: 9-Metilhenicosano (em todas as colônias), 2-Metiltriacontano (especificamente na colônia D) e 7-,11-Metilhenicosano (nas colônias A, B e C) (Tabela 1). Como mostrado na Tabela 1 (do item suplementar), a proporção relativa desses compostos aumentou na estação quente e úmida em comparação com a estação fria e seca. Além disso, ao contrário dos alcanos lineares, os monometil alcanos variaram significativamente entre as estações, com maior proporção na estação quente e úmida (Fig. 3B). Aumentos da proporção de alcanos lineares são geralmente associados à resistência à dessecação sob condições de alta temperatura ou baixa umidade (Wagner et al. 2001; Duarte et al. 2019; Michelutti et

al. 2018; Sprenger et al. 2018). No entanto, reconhece-se que os monometil alcanos também podem desempenhar um papel crucial na prevenção da dessecação da cutícula (Sprenger e Menzel 2020; Sprenger et al. 2021a), o que poderia explicar os resultados observados. Considerando os pontos de fusão dos hidrocarbonetos cuticulares, a posição do grupo metil pode influenciar significativamente a capacidade da molécula de prevenir a dessecação, sendo que HCs com múltiplos grupos metil são menos eficazes como barreiras protetoras (Gibbs 1998, 2002; Gibbs e Pomonis 1995). É possível que um maior investimento em monometil alcanos possa ter ocorrido porque essa classe não apenas contribui efetivamente para a resistência à dessecação (Baumgart et al. 2022), mas também fornece pistas de reconhecimento colonial, já que, na estação quente e úmida, há aumentos tanto no número populacional quanto na demanda por tarefas na colônia, com um aumento geral das interações sociais (Viana et al. 2004). No entanto, também é necessário levar em consideração as características multifuncionais dos hidrocarbonetos cuticulares (Menzel et al. 2019).

Outro composto destacado pela análise de floresta randômica foi o x,y-Pentacosadieno, um alcadieno, que apresentou uma proporção relativa significativamente maior na estação quente e úmida em comparação com a estação fria e seca. No entanto, os alcadienos são geralmente menos comuns nas cutículas dos insetos e sua função ainda não é totalmente compreendida (Drifjhout et al. 2009; Martin e Drifjhout 2009). Embora esses compostos sejam principalmente reconhecidos por sua ação como feromônios sexuais em insetos solitários (Ferveur 1997; Mazomenos et al. 2004) e insetos sociais (Ghaninia et al. 2018), eles também podem fornecer pistas de reconhecimento colonial em formigas (Martin et al. 2008). Além disso, de acordo com Menzel et al. (2017), os alcadienos são mais comuns em espécies que habitam climas úmidos, o que corrobora os presentes resultados, uma vez que o x,y-Pentacosadieno foi mais abundante na estação quente e úmida, especialmente nos meses de fevereiro e março. A literatura também sugere que compostos insaturados, como os alcadienos, podem ser eficazes na prevenção da perda de água corporal, com a resistência à dessecação sendo associada ao aumento da proporção dessa classe na cutícula (Woodrow et al. 2000; Foley e Scott 2011; Ferveur et al. 2018; Buellesbach et al. 2018). Por exemplo, fêmeas de *Drosophila melanogaster* (Meigen 1830) com maiores proporções de alcadienos mostraram maior resistência à dessecação (Foley e Scott 2011). Resultado semelhante também foi reportado para a mesma espécie por Ferveur et al. (2018).

Na estação quente e úmida, houve maiores proporções relativas de compostos com mais de 30 carbonos (Fig. 4). Além disso, cinco dos compostos exclusivos dessa estação tinham mais de 30 carbonos (Dotriacontano, 13-Metiltriacontano, 9-Metiltriacontano, 3-Metiltriacontano e Pentatriacontano). Nesse sentido, o tamanho da cadeia é um fator importante na proteção da cutícula contra a dessecação, uma vez que hidrocarbonetos com maior número de carbonos também possuem pontos de fusão mais altos, independentemente das quantidades de grupos metil ou ligações duplas nas moléculas (Gibbs e Pomonis 1995; Gibbs 1998; Sprenger et al. 2021a). Assim, sua presença resulta em menor perda de água, o que é muito importante para os insetos durante condições de calor (Gibbs 1998). Isso foi bem documentado por Duarte et al. (2019), que demonstraram que hidrocarbonetos com mais de 20 carbonos aumentaram em abundância quando as espécies *Atta sexdens*, *Odontomachus bauri* e *Ectatomma brunneum* foram submetidas a regimes de temperatura acima de 30 °C. Por outro lado, compostos de cadeia mais curta, que são menos resistentes a altas temperaturas, podem ser mais prevalentes sob condições de temperaturas mais baixas (Gibbs 1998; Blomquist e Bagneres 2010; Menzel et al. 2019; Sprenger e Menzel 2020), como indicado pelos resultados obtidos neste estudo.

Outro fator responsável pela variação na composição cuticular é a dieta (Buczkowski et al. 2005; Blomquist e Ginzel 2021; van Wilgenburg et al. 2022), especialmente em formigas-cortadeiras (Richard et al. 2004; Valadares et al. 2015). No entanto, no presente estudo, os resultados mostraram que, embora houvesse variação entre as colônias nas proporções dos tipos de recurso coletados (Fig. 5), de forma geral, houve coleta mais frequente de folhas frescas ou secas, o que pode explicar a ausência de diferenças sazonais significativas na coleta de recursos. Portanto, para esta espécie, como não houve variação sazonal significativa na acumulação de recursos, as mudanças nas condições climáticas entre as estações pareceram ser mais importantes para impulsionar as mudanças na composição cuticular. Isso pode ter sido acentuado pelas mudanças intensas e súbitas que ocorreram em curtos períodos, devido às condições climáticas atuais.

CONCLUSÕES

O perfil cuticular da formiga-cortadeira *Atta laevigata* variou entre colônias, bem como ao longo dos meses e entre estações, especialmente durante a estação quente e úmida, quando a atividade de forrageamento foi mais intensa e as temperaturas foram

mais altas, confirmando a hipótese inicial adotada neste estudo. Os compostos identificados na cutícula desta espécie de formiga foram alcanos ramificados, compostos insaturados e alcanos lineares, nessa ordem de importância, com base no número de compostos.

Os resultados mostraram que apenas os hidrocarbonetos das classes monometil alcano, alcadieno e alceno variaram significativamente entre as estações. Monometil alcanos e alcadienos foram mais abundantes na estação quente e úmida, enquanto alcenos foram mais abundantes na estação fria e seca. As análises indicaram que estes foram os compostos mais importantes para diferenciar as composições cuticulares nas duas estações. Portanto, os achados lançam luz sobre a dinâmica da produção de compostos cuticulares em resposta à variação ambiental, ressaltando a necessidade de mais pesquisas, dada a escassez de estudos nesta área.

AGRADECIMENTOS

Este estudo foi financiado em parte pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código Financeiro 001 e pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) para CAL e WFAJ.

Contribuições dos autores: JCSL e WFAJ idealizaram e conceberam a pesquisa. JCSL, ESC e CRG coletaram as amostras de formigas. JCSL e CRG realizaram a curadoria dos dados. JCL e CALC realizaram as análises químicas. SELJ realizou a análise estatística. JCSL, CALC e WFAJ redigiram o manuscrito.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Akino T, Terayama M, Wakamura S, Yamaoka R (2002) Intraspecific Variation of Cuticular Hydrocarbon Composition in *Formica japonica* Motschoulsky (Hymenoptera: Formicidae). Zool Sci 19(10):1155-1165. <https://doi.org/10.2108/zsj.19.1155>
- Albacete S, Sancho G, Azpiazu C, Rodrigo A, Molowny-Horas R, Sgolastra F, Bosch J (2023) Bees exposed to climate change are more sensitive to pesticides. Glob Change Biol 29:6248-6260. <https://doi.org/10.1111/gcb.16928>
- Baumgart L, Wittke M, Morsbach S, Abou B, Menzel F (2022) Why do ants differ in acclimatory ability? Biophysical mechanisms behind cuticular hydrocarbon acclimation across species. J Exp Biol 225(16):jeb243847. <http://dx.doi.org/10.1242/jeb.243847>

Beros S, Foitzik S, Menzel F (2017) What are the mechanisms behind a parasite-induced decline in nestmate recognition in ants? *J Chem Ecol* 43(9):869-880. <https://doi.org/10.1007/s10886-017-0880-6>

Billen J (2011) Exocrine Glands and Their Key Function in the Communication System of Social Insects. *Form Entomol* 31:75-84.

Blight O, Berville O, Vogel V, Hefetz A, Renucci M, Orgeas J, Provost E, Keller L (2012) Variation in the level of aggression, chemical and genetic distance among three supercolonies of the Argentine ant in Europe. *Mol Ecol* 21:4106-4121. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05668.x>

Blomquist GJ, Bagnères AG (2010) Structure and analysis of insect hydrocarbons. In: Blomquist GH (ed) *Insect Hydrocarbons*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 19-34

Blomquist GJ, Ginzel MD (2021) Chemical Ecology, Biochemistry, and Molecular Biology of Insect Hydrocarbons. *Annu Rev Entomol* 66:45–60. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-031620-071754>

Buellesbach J, Whyte BA, Cash E, Gibson JD, Scheckel KJ, Sandidge R, Tsutsui ND (2018). Desiccation Resistance and Micro-Climate Adaptation: Cuticular Hydrocarbon Signatures of Different Argentine Ant Supercolonies Across California. *J Chem Ecol* 44:1101–1114 <https://doi.org/10.1007/s10886-018-1029-y>

Buczkowski G, Kumar R, Suib SL, Silverman J (2005) Diet-Related Modification of Cuticular Hydrocarbon Profiles of the Argentine Ant, *Linepithema humile*, Diminishes Intercolony Aggression. *J Chem Ecol* 31:829–843. <https://doi.org/10.1007/s10886-005-3547-7>

Dall'Aglio-Holvorcem CG, Benson WW, Gilbert LE, Trager JC, Trigo JR (2009) Chemical tools to distinguish the fire ant species *Solenopsis invicta* and *S. saevissima* (Formicidae: Myrmicinae) in Southeast Brazil. *Biochem Syst Ecol* 37:442-451. <https://doi.org/10.1016/j.bse.2009.05.017>

Derstine NT, Gries R, Zhai H, Jimenez SI, Gries G (2018) Cuticular hydrocarbons determine sex, caste, and nest membership in each of four species of yellowjackets (Hymenoptera: Vespidae). *Insectes Soc* 65:581-591. <https://doi.org/10.1007/s00040-018-0649-0>

Drakula M, Buellesbach J, Schrader L (2023) The role of cuticular hydrocarbons in intraspecific aggression in the invasive ant *Cardiocondyla obscurior*. *Myrmecol News* 33:187-196. https://doi.org/10.25849/myrmecol.news_033:187

Drijfhout FP, Kather R, Martin SJ (2009) The role of cuticular hydrocarbons in insects. In: Zhang W, Liu H (eds) *Behavioral and chemical ecology*. Nova Science Publishers Inc, New York, pp 91-114

- Duarte BF, Michelutti KB, Antonialli-Jr WF, Cardoso CAL (2019) Effect of temperature on survival and cuticular composition of three different ant species. *J Therm Biol* 80(1):178-189. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2019.02.005>
- Endringer FB, Viana-Bailez AM, Bailez OE, Teixeira MC, Lima VLS, Souza JH (2012) Load Capacity of Workers of *Atta robusta* During Foraging Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 59(3):839–848. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v59i3.551>
- Ferveur JF (1997) The pheromonal role of cuticular hydrocarbons in *Drosophila melanogaster*. *BioEssays* 19, 353-358.
- Ferveur JF, Cortot J, Rihani K, Cobb M, Everaerts C (2018) Desiccation resistance: effect of cuticular hydrocarbons and water content in *Drosophila melanogaster* adults. *PeerJ* 6:e4318. <https://doi.org/10.7717/peerj.4318>
- Fietz CR, Fisch GF, Comunello E, Flumignan DL (2008) O clima da região de Dourados, MS. Embrapa Agropecuária Oeste, Dourados, MS
- Firmino ELB, Mendonça A, Michelutti KB, Bernardi RC, Lima-Junior SE, Cardoso CAL, Antonialli-Jr WF (2020) Intraspecific variation of cuticular hydrocarbons and apolar compounds in the venom of *Ectatomma brunneum*. *Chemoecology* 30:183–196. <https://doi.org/10.1007/s00049-020-00309-1>
- Foley B, Telonis-Scott M (2011) Quantitative genetic analysis suggests causal association between cuticular hydrocarbon composition and desiccation survival in *Drosophila melanogaster*. *Heredity* 106:68–77 (2011). <https://doi.org/10.1038/hdy.2010.40>
- Geiselhardt SF, Lamm S, Gack C, Peschke K (2010) Interaction of liquid epicuticular hydrocarbons and tarsal adhesive secretion in *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera: Chrysomelidae). *J Comp Physiol A* 196:369–378.
- Gerbaulet M, Möllerke A, Weiss K, Chinta S, Schneider JM, Schulz S (2022). Identification of Cuticular and Web Lipids of the Spider *Argiope bruennichi*. *J Chem Ecol* 48:244-262. <https://doi.org/10.1007/s10886-021-01338-y>
- Ghaninia M, Berger SL, Reinberg D, Zwiebel LJ, Ray A, Liebig J (2018). Antennal Olfactory Physiology and Behavior of Males of the Ponerine Ant *Harpegnathos saltator*. *J Chem Ecol* 44:999–1007. <https://doi.org/10.1007/s10886-018-1013-6>
- Gibbs AG (1998) Water-Proofing Properties of Cuticular Lipids. *Am Zool* 38:471-482. <https://doi.org/10.1093/icb/38.3.471>
- Gibbs AG (2002) Lipid melting and cuticular permeability: new insights into an old problem. *J Insect Physiol* 48(4):391-400. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(02\)00059-8](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(02)00059-8)
- Gibbs AG, Pomonis JG (1995) Physical properties of insect cuticular hydrocarbons: The effects of chain length, metil-branching and unsaturation. *Comp Biochem Physiol* 112B:243-249.

Giesel A, Boff MIC, Boff P (2013) Seasonal Activity and Foraging Preferences of the Leaf-Cutting Ant *Atta sexdens piriventris* (Santschi) (Hymenoptera: Formicidae). *Neotrop Entomol* 42:552-557. <https://doi.org/10.1007/s13744-013-0160-2>

Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD (2001) PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeont Electr* 4(1):1-9.

Howard RW, Blomquist GJ (2005) Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. *Annu Rev Entomol* 50(1): 371-393. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.50.071803.130359>

Kather R, Martin SJ (2015) Evolution of Cuticular Hydrocarbons in the Hymenoptera: a Meta-Analysis. *J Chem Ecol* 41:871-883.

Khidr SK, Linforth RST, Hardy ICW (2013) Genetic and environmental influences on the cuticular hydrocarbon profiles of *Goniozus* wasps. *Entomol Exp Appl* 147(2):175–185. <https://doi.org/10.1111/eea.12058>

Krapf P, Arthofer W, Ayasse M, Steiner FM, Schlick-Steiner BC (2023) Global change may make hostile – Higher ambient temperature and nitrogen availability increase ant aggression. *Sci Total Environ* 861: 160443. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.160443>

Krasnec OM, Breed MD (2013) Colony-Specific Cuticular Hydrocarbon Profile in *Formica argentea* Ants. *J Chem Ecol* 39:59–66. <https://doi.org/10.1007/s10886-012-0227-2>

Liu Z, Bagnères A, Yamane S, Wang QC, Kojima J (2001) Intra-colony, inter-colony and seasonal variations of cuticular hydrocarbon profiles in *Formica japonica* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc* 48:342–346.

Liu Z, Yamane S, Wang Q, Yamamoto H (1998) Nestmate recognition and temporal modulation in the patterns of cuticular hydrocarbons in natural colonies of Japanese carpenter ant *Camponotus japonicus* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *J Ethol* 16:57–65. <https://doi.org/10.1007/BF02769283>

Martin S, Drijfhout F (2009) A Review of Ant Cuticular Hydrocarbons. *J Chem Ecol* 35:1151-1161. <https://doi.org/10.1007/s10886-009-9695-4>

Martin SJ, Helanterä H, Drijfhout FP (2008) Colony-specific Hydrocarbons Identify Nest Mates in Two Species of *Formica* Ant. *J Chem Ecol* 34:1072–1080. <https://doi.org/10.1007/s10886-008-9482-7>

Martin SJ, Vitikainen E, Shemilt S, Drijfhout FP, Sundström L (2013) Sources of Variation in Cuticular Hydrocarbons in the Ant *Formica exsecta*. *J Chem Ecol* 39:1415–1423. <https://doi.org/10.1007/s10886-013-0366-0>

Mazomenos BE, Athanassiou CG, Kavallieratos N, Milonas P (2004) Evaluation of the major female *Eurytoma amygdali* sex pheromone components, (Z,Z)-6,9-tricosadiene

and (Z,Z)-6,9-pentacosadiene for male attraction in field tests. *J Chem Ecol* 30:245-1255
<https://doi.org/10.1023/B:JOEC.0000030275.17006.f3>

Menzel F, Blaimer BB, Schmitt T (2017) How do cuticular hydrocarbons evolve? Physiological constraints and climatic and biotic selection pressures act on a complex functional trait. *Proc R Soc B* 284: 20161727. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2016.1727>

Menzel F, Morsbach S, Martens JH, Räder P, Hadjaje S, Poizat M, Abou B (2019) Communication versus waterproofing: the physics of insect cuticular hydrocarbons. *J Exp Biol* 222(23): jeb210807. <https://doi.org/10.1242/jeb.210807>

Menzel F, Zumbusch M, Feldmeyer B (2018) How ants acclimate: Impact of climatic conditions on the cuticular hydrocarbon profile. *Funct Ecol* 32: 657–666.
<https://doi.org/10.1111/1365-2435.13008>

Michelutti KB, Soares ERP, Sguarizi-Antonio D, Piva RC, Suárez YR, Cardoso CAL, Antonialli-Jr WF (2018). Influence of temperature on survival and cuticular chemical profile of social wasps. *J Therm Biol* 71: 221-231.
<https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2017.11.019>

Nickele MA, Filho WR, Pie MR, Penteado SRC (2016) Daily Foraging Activity of *Acromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) Leaf-cutting ants. *Sociobiology* 63(1):645–650.

Nielsen J, Boomsma J, Oldham N, Petersen HC, Morgan ED (1999) Colony-level and season-specific variation in cuticular hydrocarbon profiles of individual workers in the ant *Formica truncorum*. *Insectes Soc* 46:58–65. <https://doi.org/10.1007/s000400050113>

Noorman N, Otter CJD (2002) Effects of Relative Humidity, Temperature, and Population Density on Production of Cuticular Hydrocarbons in Housefly *Musca domestica* L. *J Chem Ecol* 28:1819–1829. <https://doi.org/10.1023/A:1020565202524>

Parr CL, Bishop TR (2022) The response of ants to climate change. *Glob Change Biol* 28(10): 3188-3205.

Pereira MC, Firmino ELB, Bernardi RC, Lima LD, Guimarães IC, Cardoso CAL, Antonialli-Jr WF (2019) Dear Enemy Phenomenon in the Ant *Ectatomma brunneum* (Formicidae: Ectatomminae): Chemical Signals Mediate Intraspecific Aggressive Interactions. *Sociobiology* 66:218-226.
<https://doi.org/10.13102/sociobiology.v66i2.3554>

Ramirez-Olier JP, Sanches JJ, Barbosa JVS, Botero LR, Fourcassié VF, Zanuncio JC, Zanetti R (2022) Walking and foraging activity of *Acromyrmex subterraneus molestans* (Hymenoptera: Formicidae) at different temperatures. *Physiol Entomol* 47(3):162-169.
<https://doi.org/10.1111/phen.12384>

Richard FJ, Hefetz A, Christides JP, Errard C (2004) Food influence on colonial recognition and chemical signature between nestmates in the fungus-growing ant *Acromyrmex subterraneus subterraneus*. *Chemoecology* 14:9–16.
<https://doi.org/10.1007/s00049-003-0251-3>

Richard FJ, Hunt JH (2013) Intracolony chemical communication in social insects. *Insectes Soc* 60:275-291. <https://doi.org/10.1007/s00040-013-0306-6>

Richard FJ, Poulsen M, Drijfhout F, Jones G, Boomsma JJ (2007) Specificity in Chemical Profiles of Workers, Brood and Mutualistic Fungi in *Atta*, *Acromyrmex*, and *Sericomyrmex* Fungus-growing Ants. *J Chem Ecol* 33:2281–2292.

Ruther J, Döring M, Steiner S (2011) Cuticular hydrocarbons as contact sex pheromone in the parasitoid *Dibrachys cavus*. *Entomol Exp Appl* 140(1):59-68. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2011.01129.x>

Santos PG, Santos EG, Guimarães IC, Michelutti KB, Cardoso CAL, Antonialli-Jr WF (2022) Deciphering the chemical phenotype in *Atta laevigata* (Smith, 1858) (Hymenoptera: Formicidae): A relationship between polymorphism and cuticular hydrocarbons. *Pap Avulsos Zool* 62:e202262009. <https://doi.org/10.11606/1807-0205/2022.62.009>

Santos-Junior LC, Michelutti KB, Bernardi RC, Silva EP, Cardoso CAL, Antonialli-Jr WF (2022) You smell different! Temperature interferes with intracolony recognition in *Odontomachus brunneus*. *Sociobiology* 69(1):e6235. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v69i1.6235>

Schneider H, Silva CA (2012) A escolha de anos padrão como base para identificação do regime das chuvas na porção centro sul de Mato Grosso do Sul. *Revista Genorte* 2:262-270.

Shivanna KR (2022) Climate change and its impact on biodiversity and human welfare. *Proc Indian Natl Sci Acad* 88:160–171. <https://doi.org/10.1007/s43538-022-00073-6>

Soares ERP, Batista NR, Souza RS, Torres VO, Cardoso CAL, Nascimento FS, Antonialli-Jr WF (2017) Variation of cuticular chemical compounds in three species of *Mischocyttarus* (Hymenoptera: Vespidae) eusocial wasps. *Rev Bras Entomol* 61:224-231. <http://dx.doi.org/10.1016/j.rbe.2017.05.001>

Sprenger PP, Burkert LH, Abou B, Federle W, Menzel F (2018) Coping with the climate: cuticular hydrocarbon acclimation of ants under constant and fluctuating conditions. *J Exp Biol* 221:jeb171488. <https://doi.org/10.1242/jeb.171488>

Sprenger PP, Gerbes LJ, Sahm J, Menzel F (2021a) Cuticular hydrocarbon profiles differ between ant body parts: implications for communication and our understanding of CHC diffusion. *Curr Zool* 67(5): 531–540.

Sprenger PP, Hartke J, Schmitt T, Menzel F, Feldmeyer B (2021b) Candidate genes involved in cuticular hydrocarbon differentiation between cryptic, parabiotic ant species. *G3* 11(5): jkab078. <https://doi.org/10.1093/g3journal/jkab078>

Sprenger PP, Menzel F (2020) Cuticular hydrocarbons in ants (Hymenoptera: Formicidae) and other insects: how and why they differ among individuals, colonies, and species. *Myrmecol News* 30: 1-26. <https://doi.org/10.1093/cz/zoab012>

Steinmetz I, Schmolz E, Ruther J (2003) Cuticular lipids as trail pheromone in a social wasp. *Proc R Soc B: Biol Sci* 270: 385-391. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2256>

TIBCO Software Inc. (2020) Data Science Workbench, version 14. <http://tibco.com>

Torres CW, Brandt M, Tsutsui ND (2007) The role of cuticular hydrocarbons as chemical cues for nestmate recognition in the invasive Argentine ant (*Linepithema humile*). *Insectes Soc* 54: 363–373. <https://doi.org/10.1007/s00040-007-0954-5>

Valadares L, Nascimento D, Nascimento FS (2015) Foliar Substrate Affects Cuticular Hydrocarbon Profiles and Intraspecific Aggression in the Leafcutter Ant *Atta sexdens*. *Insects* 6:141-151. <https://doi.org/10.3390/insects6010141>

Valadares L, Nascimento FS (2016) Chemical cuticular signature of leafcutter ant *Atta sexdens* (Hymenoptera, Formicidae) worker subcastes. *Rev Bras Entomol* 60:308-311. <https://doi.org/10.1016/j.rbe.2016.06.008>

Van den Dool H, Kratz PD (1963) A generalization of the retention index system including linear temperature programmed gas-liquid partition chromatography. *J Chromatogr* 2: 463-471. [https://doi.org/10.1016/S0021-9673\(01\)80947-X](https://doi.org/10.1016/S0021-9673(01)80947-X)

van Wilgenburg E, Mariotta M, Tsutsui ND (2022) The Effect of Diet on Colony Recognition and Cuticular Hydrocarbon Profiles of the Invasive Argentine Ant, *Linepithema humile*. *Insects* 13(4), 335; <https://doi.org/10.3390/insects13040335>

van Wilgenburg E, Symonds MRE, Elgar MA (2011) Evolution of cuticular hydrocarbon diversity in ants. *J Evol Biol* 24(6):1188-1198. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02248.x>

van Zweden JS, Dreier S, d'Ettorre P (2009) Disentangling environmental and heritable nestmate recognition cues in a carpenter ant. *J Insect Physiol* 55(2):159-164. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2008.11.001>

Vander Meer RK, Saliwanchik D, Lavine B (1989) Temporal changes in colony cuticular hydrocarbon patterns of *Solenopsis invicta*. *J Chem Ecol* 15:2115–2125.

Viana LR, Santos JC, Arruda LJ, Santos GP, Fernandes GW (2004) Foraging Patterns of the Leaf-Cutter Ant *Atta laevigata* (Smith) (Myrmicinae: Attini) in an Area of Cerrado Vegetation. *Neotrop Entomol* 33:391-393. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2004000300019>

Villalta I, Rami L, Alvarez-Blanco P, Angulo E, Cerdá X, Boulay R (2020) Environmental and genetic constraints on cuticular hydrocarbon composition and nestmate recognition in ants. *Anim Behav* 159:105-119 <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.11.008>

Wagner D, Tissot M, Gordon D (2001) Task-Related Environment Alters the Cuticular Hydrocarbon Composition of Harvester Ants. *J Chem Ecol* 1805–1819. <https://doi.org/10.1023/A:1010408725464>

Whyte BA, Sandidge R, Buellesbach J, Cash EI, Schekel KJ, Gibson JD, Tsutsui ND (2023) The role of body size and cuticular hydrocarbons in the desiccation resistance of invasive Argentine ants (*Linepithema humile*). J Exp Biol 226 (16): jeb245578. <https://doi.org/10.1242/jeb.245578>

Wittke M, Baumgart L, Menzel F (2022) Acclimation in ants: Interference of communication and waterproofing through cuticular hydrocarbons in a multifunctional trait. Funct Ecol 36(8): 1973-1985. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14104>

Włodarczyk T, Szczepaniak L (2017) Facultative slave-making ants *Formica sanguinea* label their slaves with own recognition cues instead of employing the strategy of chemical mimicry. J Insect Physiol 96:98-107 <http://dx.doi.org/10.1016/j.jinsphys.2016.10.016>

Woodrow RJ, Grace JK, Nelson LJ, Haverty MI (2000) Modification of Cuticular Hydrocarbons of - (Isoptera: Kalotermitidae) in Response to Temperature and Relative Humidity. Environ Entomol 29(6):1100–1107. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-29.6.1100>

Würf J, Pokorny T, Wittbrodt J, Millar JG, Ruther J (2020) Cuticular Hydrocarbons as Contact Sex Pheromone in the Parasitoid Wasp *Urolepis rufipes*. Front Ecol Evol 8:180 <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.00180>

Wyatt TD (2010) Pheromones and signature mixtures: defining species-wide signals and variable cues for identity in both invertebrates and vertebrates. J Comp Physiol A 196:685–700. <https://doi.org/10.1007/s00359-010-0564-y>

Wyatt TD (2017) Pheromones. Curr Biol 27: R731-R745. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.06.039>

MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela S1. Média e desvio-padrão (média $\pm$ DP) das proporções relativas dos compostos cuticulares identificados em *A. laevigata* nas duas estações. (*) Compostos identificados com padrão autêntico. (F) Compostos que ocorreram exclusivamente na estação fria e seca. (Q) Compostos que ocorreram exclusivamente na estação quente e úmida. (ND) Pico não detectado.

Compostos	Estação fria e seca				Estação quente e úmida			
	Col A	Col B	Col C	Col D	Col A	Col B	Col C	Col D
<i>Alcanos lineares</i>								
Eicosano* ^Q	ND	ND	ND	ND	1.16 $\pm$ 2.65	ND	0.70 $\pm$ 2.01	ND
Heneicosano*	0.88 $\pm$ 1.28	1.22 $\pm$ 1.19	0.80 $\pm$ 1.81	1.35 $\pm$ 1.47	0.84 $\pm$ 2.05	1.76 $\pm$ 2.39	1.49 $\pm$ 4.08	ND
Docosano*	1.04 $\pm$ 1.30	0.50 $\pm$ 0.59	1.01 $\pm$ 0.97	0.57 $\pm$ 0.64	ND	0.09 $\pm$ 0.42	0.21 $\pm$ 0.83	ND
Tricosano*	1.65 $\pm$ 1.60	0.99 $\pm$ 0.99	1.32 $\pm$ 1.24	0.40 $\pm$ 0.60	0.93 $\pm$ 1.09	0.61 $\pm$ 1.17	0.37 $\pm$ 0.67	ND
Tetracosano*	1.33 $\pm$ 1.89	0.76 $\pm$ 0.92	1.31 $\pm$ 1.27	0.77 $\pm$ 0.85	0.94 $\pm$ 2.51	ND	ND	ND
Pentacosano*	2.89 $\pm$ 2.70	2.66 $\pm$ 2.54	2.82 $\pm$ 3.09	2.06 $\pm$ 1.78	1.91 $\pm$ 2.01	1.32 $\pm$ 1.60	3.13 $\pm$ 2.44	1.56 $\pm$ 1.38
Hexacosano*	1.80 $\pm$ 2.08	0.76 $\pm$ 1.15	1.23 $\pm$ 1.62	1.67 $\pm$ 2.10	1.53 $\pm$ 1.72	1.23 $\pm$ 1.55	2.37 $\pm$ 1.84	1.16 $\pm$ 1.30
Heptacosano*	6.70 $\pm$ 5.36	9.49 $\pm$ 6.19	9.72 $\pm$ 7.93	9.42 $\pm$ 8.60	2.64 $\pm$ 2.03	2.09 $\pm$ 1.85	4.21 $\pm$ 2.09	1.92 $\pm$ 1.71
Octacosano*	0.81 $\pm$ 1.37	1.10 $\pm$ 2.71	1.11 $\pm$ 2.58	1.18 $\pm$ 2.73	1.93 $\pm$ 1.44	1.55 $\pm$ 2.37	0.42 $\pm$ 0.77	1.34 $\pm$ 1.54
Nonacosano*	1.68 $\pm$ 2.18	3.10 $\pm$ 1.55	2.54 $\pm$ 1.60	2.68 $\pm$ 1.58	5.05 $\pm$ 6.96	7.79 $\pm$ 13.44	4.51 $\pm$ 6.76	ND
Triacotano*	2.29 $\pm$ 2.33	3.75 $\pm$ 2.17	2.74 $\pm$ 1.58	3.86 $\pm$ 2.82	3.55 $\pm$ 5.20	0.98 $\pm$ 1.19	0.96 $\pm$ 2.49	1.62 $\pm$ 1.22
Hentriacotano*	0.24 $\pm$ 0.77	0.69 $\pm$ 0.85	0.42 $\pm$ 0.90	0.92 $\pm$ 1.06	0.26 $\pm$ 0.83	ND	0.53 $\pm$ 1.01	ND
Dotriacotano* ^Q	ND	ND	ND	ND	0.54 $\pm$ 0.99	0.50 $\pm$ 0.89	0.21 $\pm$ 0.56	0.21 $\pm$ 0.65
Tritriacotano*	0.22 $\pm$ 0.52	0.60 $\pm$ 1.66	ND	ND	0.47 $\pm$ 1.03	0.75 $\pm$ 1.37	0.28 $\pm$ 1.09	ND
Tetrtriacotano*	ND	0.16 $\pm$ 0.53	ND	ND	ND	ND	0.8 $\pm$ 2.86	ND
Pentatriacotano* ^Q	ND	ND	ND	ND	ND	ND	1.19 $\pm$ 4.60	ND

Alcenos

x-Eicoseno	1.34±3.29	0.53±1.45	0.88±1.61	0.54±1.05	1.00±1.91	2.50±3.04	1.41±2.75	ND
x-Heneicoseno	0.66±1.22	ND	0.21±0.52	0.25±0.41	1.55±2.31	1.65±2.90	1.05±2.09	ND
x-Docoseno ^F	0.37±1.27	1.48±5.81	0.72±1.29	0.21±0.5	ND	ND	ND	ND
Estação fria e seca				Estação quente e úmida				
Compostos	Col A	Col B	Col C	Col D	Col A	Col B	Col C	Col D
<i>Alcenos</i>								
x-Tricoseno ^F	1.22±2.98	1.11±2.79	1.54±3.60	0.83±1.92	ND	ND	ND	ND
x-Tricoseno ^F	0.17±0.78	ND	0.23±0.87	ND	ND	ND	ND	ND
x-Tricoseno	0.27±0.91	ND	ND	ND	1.48±2.82	2.08±4.46	1.42±2.85	ND
x-Tetracoseno ^F	0.70±1.54	0.16±0.38	0.58±1.63	ND	ND	ND	ND	ND
x-Tetracoseno	0.86±1.81	0.18±0.39	ND	0.23±0.34	0.18±0.46	ND	ND	ND
x-Tetracoseno	0.28±0.68	0.07±0.21	ND	ND	2.23±3.57	1.55±1.86	ND	ND
x-Tetracoseno	0.99±1.72	0.88±2.22	0.22±0.72	0.16±0.53	ND	0.11±0.36	ND	ND
x-Pentacoseno	2.80±5.26	2.81±4.73	3.25±6.02	2.96±5.04	3.86±6.14	2.68±4.30	ND	ND
x-Pentacoseno	0.95±1.95	1.31±2.19	2.20±4.35	1.78±3.10	0.68±1.21	0.49±0.77	ND	ND
5-Pentacoseno*	3.04±2.47	3.68±2.57	3.62±2.51	2.37±1.90	0.46±0.83	ND	ND	ND
x-Hexacoseno	2.02±1.59	1.72±1.86	1.63±2.14	0.87±1.11	1.56±1.74	2.76±4.71	1.66±2.50	2.06±2.25
x-Hexacoseno	0.37±0.83	0.14±0.45	ND	ND	1.71±2.75	0.8±1.75	ND	ND
x-Heptacoseno ^F	ND	0.16±0.49	0.06±0.32	ND	ND	ND	ND	ND
x-Heptacoseno	3.46±8.32	4.54±10.42	5.44±12.38	5.11±11.75	3.62±7.05	3.59±8.91	ND	ND
x-Nonacoseno ^F	3.04±2.83	2.91±2.07	2.49±1.75	2.13±1.77	ND	ND	ND	ND
x-Nonacoseno	2.10±4.60	4.84±7.89	5.79±8.28	5.30±7.17	2.10±3.38	3.00±5.59	0.88±1.73	0.19±0.40
<i>Alcadienos</i>								
x.y-Tricosadieno	0.85±1.45	0.21±0.58	0.33±0.71	0.39±0.63	0.62±0.76	0.88±1.13	1.16±1.48	0.56±0.77
x.y-Pentacosadieno	3.42±3.71	1.62±0.95	2.25±3.51	2.71±2.72	5.20±5.53	3.51±3.08	7.94±6.46	9.52±3.70
x.y-Tritriacontadieno	0.63±1.22	0.62±1.06	0.65±1.47	0.22±0.58	1.41±2.28	2.99±5.80	0.35±0.67	2.41±3.31

Compostos	Estação fria e seca				Estação quente e úmida			
	Col A	Col B	Col C	Col D	Col A	Col B	Col C	Col D
7-;11-Methylheneicosano	0.66±1.27	0.93±2.68	0.96±1.36	0.50±0.75	10.86±20.40	15.70±24.83	8.38±15.02	ND
2-Methyldocosano	1.60±2.94	ND	0.12±0.57	0.37±0.88	2.62±2.84	2.17±1.72	4.21±3.32	2.24±2.50
9-;11-Methyltricosano	0.46±0.78	0.45±0.50	0.26±0.62	0.29±0.45	0.51±0.61	0.68±1.39	ND	ND
3-Methyltricosano	0.28±0.72	0.39±0.60	0.74±0.88	0.79±0.99	0.76±1.42	0.62±1.15	1.28±1.96	1.08±1.39
2-Methyltetracosano	8.40±7.05	7.24±4.81	9.02±6.97	6.93±6.90	1.05±1.93	0.94±1.15	ND	0.09±0.29
11-Methylpentacosano	2.48±2.54	2.56±2.56	2.12±2.57	1.91±1.93	0.40±0.83	0.69±1.15	0.06±0.24	ND
9-Methylpentacosano	1.37±1.37	0.60±0.73	0.74±1.47	0.94±1.06	0.71±1.34	0.18±0.54	ND	ND
5-Methylpentacosano*	1.97±1.85	1.92±1.36	1.72±1.45	1.77±1.14	0.82±1.59	2.72±3.27	1.56±2.28	ND
2-Methylpentacosano	2.11±2.59	2.70±2.81	2.93±4.23	1.55±2.23	0.49±0.89	0.87±2.05	ND	ND
3-Methylpentacosano	ND	0.12±0.54	ND	0.44±0.90	0.43±0.77	0.13±0.41	ND	ND
2-Methylhexacosano	3.16±6.72	0.32±0.66	0.24±0.56	4.8±10.26	12.10±12.51	8.62±10.43	16.95±12.95	33.68±6.93
2-Methylheptacosano	0.84±1.45	0.16±0.43	ND	1.41±2.94	2.03±2.12	2.28±3.51	1.80±2.67	5.38±0.97
3-Methylheptacosano	0.35±0.70	0.13±0.35	ND	0.11±0.37	ND	0.66±1.64	1.62±2.38	ND
2-Methyloctosano	13.55±12.99	15.10±10.47	11.57±7.79	13.82±9.32	5.77±6.01	7.04±7.38	10.24±7.39	15.71±3.86
11-;13-;15-Methylnonacosano	0.20±0.62	ND	ND	0.41±1.02	0.24±0.58	0.07±0.31	0.20±0.60	0.63±0.94
2-Methylnonacosano	2.63±2.46	2.95±1.29	3.89±1.62	2.64±1.55	1.19±1.47	0.81±1.59	0.39±0.72	0.42±0.74
12-Methyltriacontano	ND	0.08±0.33	0.22±0.57	ND	0.18±0.41	ND	0.17±0.45	ND
9-;11-Methyltriacontano	0.15±0.45	0.20±0.53	ND	0.69±1.15	0.26±0.80	0.09±0.40	0.22±0.61	0.66±1.16
2-Methyltriacontano	7.13±6.99	7.55±3.61	6.87±3.40	8.29±4.02	3.26±3.80	4.24±5.88	3.68±3.20	11.80±7.31
11-;13-;15-Methylhentriacontano	0.87±1.42	0.93±0.95	1.02±1.27	1.23±1.23	1.72±3.95	0.88±1.47	1.03±2.35	0.87±1.13
13-Methyltritriacontano ^Q	ND	ND	ND	ND	0.50±1.65	0.11±0.48	ND	ND
9-Methyltritriacontano ^Q	ND	ND	ND	ND	ND	ND	0.75±1.76	ND
5-Methyltritriacontano	0.10±0.56	0.51±1.75	ND	ND	1.36±3.41	ND	2.00±4.70	ND
3-Methyltritriacontano ^Q	ND	ND	ND	ND	0.26±1.14	0.18±0.64	1.47±4.49	ND

CAPÍTULO 2: Incêndios e a Plasticidade dos Hidrocarbonetos Cuticulares de Formigas no Pantanal do Brasil

Jean Carlos dos Santos Lima^{1,2}, Vivian Ayumi Fujizawa Nacagava³, Danilo Bandinni Ribeiro³, Poliana Galvão dos Santos^{1,2}, Sidnei Eduardo-Lima Junior⁴, Claudia Andrea Lima Cardoso⁴, William Fernando Antonialli-Junior^{2,4}

¹ Universidade Federal da Grande Dourados, Programa de Pós-Graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade, Dourados, MS, Brazil

² Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul (UEMS), Centro de Estudos em Recursos Naturais (CERNA), Laboratório de Ecologia Comportamental, Dourados, MS, Brazil

³ Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (UFMS), Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação, Campo Grande, MS, Brazil

⁴ Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul (UEMS), Programa de Pós-Graduação em Recursos Naturais, Dourados, MS, Brazil

*Corresponding author (jecarloslima@gmail.com)

Enviado em 9 de setembro de 2025 para Myrmecological News.

RESUMO – O fogo é um fenômeno natural em ecossistemas terrestres e exerce um papel evolutivo importante na estrutura e função desses ambientes, porém as mudanças climáticas e ações antrópicas alteram a frequência e intensidade das queimadas. No Pantanal, um bioma frequentemente impactado por incêndios, as queimadas recorrentes modificam as condições microclimáticas e reduzem a cobertura vegetal, aumentando a exposição de insetos a extremos de temperatura e umidade relativa do ar, além de afetar a disponibilidade de recursos. Dentre os mecanismos fisiológicos que contribuem para a adaptação de insetos ao ambiente, os hidrocarbonetos cuticulares (HCs) desempenham papel essencial na proteção contra a dessecação e na comunicação química durante suas interações. No entanto, ainda se sabe pouco sobre como condições geradas por incêndios podem influenciar a composição dos HCs em formigas. Portanto, o objetivo deste estudo foi testar a hipótese de que formigas que forrageiam ou nidificam em áreas frequentemente sujeitas a incêndios apresentam modificações na composição da cutícula para se adequar a essas condições. Para investigar essa questão, analisamos o perfil químico de seis espécies de formigas coletadas em áreas com diferentes históricos de incêndios, classificadas como alta e baixa frequência de fogo. Nossos resultados revelaram alterações qualitativas e quantitativas nos perfis cuticulares das espécies de formigas que ocorrem em áreas de diferentes históricos de incêndio, com maior teor de

alcanos lineares e compostos de cadeia longa ocorrendo naquelas que nidificam e forrageiam em áreas com alta frequência, enquanto compostos ramificados e alcenos foram mais abundantes naquelas que ocorrem em áreas com menor frequência de incêndio. Embora nem todas as espécies tenham respondido da mesma forma, observamos padrões consistentes de adaptação química em pelo menos três delas. Essas alterações indicam que a composição da cutícula pode ser modulada pelas condições ambientais impostas pelo fogo, funcionando como mecanismo adaptativo para mitigar a perda de água em ambientes mais secos, comprovando, portanto, nossa hipótese.

PALAVRAS-CHAVE: Formicidae, Comunicação Química, Frequência de incêndio, Adaptação fisiológica

INTRODUÇÃO

O fogo é um distúrbio presente nos ecossistemas terrestres (Pausas e Keeley 2009), sendo considerado uma importante força evolutiva (Bond e Keeley 2005), que altera a estrutura e função dos ecossistemas (White e Pickett 1985), causando a diminuição/perda da biomassa, principalmente de espécies vegetais (Mouillot e Field 2005), podendo levar ao início do processo de sucessão ecológica, beneficiando espécies de estágios iniciais ou tolerantes a estresse (Grime 1977). As alterações ambientais causadas pelo fogo dependem de fatores como a frequência (Costa e Rodrigues 2015; Harris et al. 2018) e intensidade em que esses eventos ocorrem (Zavala et al. 2014; Costa e Rodrigues et al. 2015) e o tipo de ecossistema (Myers 2006).

Apesar dos efeitos, o fogo é um distúrbio natural, sendo que alguns ecossistemas terrestres apresentam adaptações evolutivas para resistirem e até se beneficiarem do fogo (Hardesty et al. 2005; Myers 2006), porém as mudanças climáticas e ações antrópicas alteram a frequência e intensidade das queimadas (Amiro et al. 2001; Flannigan et al. 2009) podendo mudar a dinâmica natural desses ecossistemas e suas relações com as queimadas. Alterações climáticas, como a diminuição severa da precipitação e umidade do solo, juntamente com o aumento da temperatura, podem levar a condições para o surgimento de mega incêndios (Marques et al. 2021), como os que ocorreram no Pantanal em 2020, quando este bioma teve recordes históricos de focos de incêndio e áreas devastadas pelo fogo (Libonati et al. 2020; Marques et al. 2021; Arrua et al. 2023).

Quando o fogo ocorre de forma natural, algumas espécies podem estar adaptadas e até se beneficiam desse fenômeno (Cardoso et al. 2003), no entanto, queimadas

frequentes causam impactos negativos, principalmente pela redução da diversidade local (Pausas e Parr 2018; Libonati et al. 2020), causada principalmente pela mortalidade direta de indivíduos (Vasconcelos et al. 2017) e por alterações na estrutura da vegetação local.

No caso das formigas, em particular, os efeitos do fogo são variados, e elas podem responder de diferentes maneiras (Arruda et al. 2022). O fogo pode causar efeitos negativos, como a morte direta de colônias (Vasconcelos et al. 2017; Pausas e Parr 2018), com mudanças marcantes na abundância de grupos funcionais, que ocorrem por alterações na vegetação e/ou alterações em recursos (Parr e Andersen 2008; Vasconcelos et al. 2008, 2017; Paolucci et al. 2017). Contudo, outros efeitos também foram relatados, como o observado por Arruda et al. (2022), que encontraram um aumento na riqueza de espécies de formigas em áreas de incêndios recentes. Isso ocorre pois, em um ambiente simplificado pelo fogo e com escassez de recursos, as formigas intensificam suas atividades de forrageamento (Parr et al. 2007), o que faz com que percorram maiores distâncias para obtenção de recurso (Sanders e Gordon 2002). No geral, espécies especialistas adaptadas a florestas sofrem com um efeito negativo, e espécies generalistas de áreas abertas podem obter um efeito positivo (Vasconcelos et al. 2017).

Estudos como o de Anjos et al. (2017) mostraram que o fogo pode exercer efeitos positivos sobre as comunidades de formigas, especialmente as formigas terrestres. Em áreas de campo rupestre, observou-se que o fogo promoveu aumento na riqueza e abundância média de espécies de formigas no solo, além de alterações significativas na composição dessas comunidades ao longo do tempo. Esses efeitos positivos estão associados a mudanças estruturais no ambiente, como a redução da serrapilheira e da vegetação rasteira, o que facilita o deslocamento das formigas e amplia suas áreas de forrageamento. Além disso, o fogo pode aumentar a disponibilidade de recursos alimentares importantes, como néctar de nectários extraflorais, tornando a área queimada mais atrativa para espécies generalistas ou oportunistas (Lopes e Vasconcelos 2011).

No entanto, as alterações de habitat causados pelo fogo, principalmente a formação de áreas abertas, expõe as formigas a maiores variações ambientais e desafios adaptativos (Ribas e Schoereder 2007; Tomas et al. 2009). Os mecanismos que permitem essa adaptação, especialmente os fisiológicos, ainda são pouco compreendidos (Pausas e Parr 2018). Um dos mecanismos fisiológicos mais estudados em insetos, especialmente em formigas, são os hidrocarbonetos cuticulares (HCs) (Sprenger e Menzel 2020). Os hidrocarbonetos cuticulares são compostos presentes na epicutícula dos insetos, e evoluíram como uma barreira protetora, tanto contra a perda de água do corpo para o

ambiente quanto para impedir a entrada de microrganismos na cutícula (Menzel et al. 2017). Contudo, ao longo da evolução, esses compostos foram cooptados para funções adicionais, como pistas químicas para o reconhecimento intraespecífico (Blomquist e Bagneres 2010; Menzel et al. 2019; Baumgart et al. 2022).

A cutícula dos insetos é composta por uma complexa mistura de hidrocarbonetos de diferentes tipos, como alcanos lineares, alcanos ramificados, alcenos e alcadienos (Blomquist e Ginzl 2021). Cada uma dessas classes possui propriedades biofísicas distintas. Os alcanos lineares, por exemplo, devido à sua natureza viscosa, têm um alto ponto de fusão, tornando-os ideais para a impermeabilização da cutícula (Sprenger e Menzel 2020; Sprenger et al. 2021a). Em contraste, a presença de grupos metil e duplas ligações em outros tipos de hidrocarbonetos confere fluidez à cutícula, o que é essencial para o reconhecimento colonial (Gibbs e Pomonis 1995; Mazomenos et al. 2004; Beros et al. 2017; Sprenger et al. 2021a).

A composição destes compostos é influenciada tanto por fatores genéticos (Khidr et al. 2013; Martin et al. 2013; Sprenger et al. 2021b; Blight et al. 2021), quanto ambientais (Khidr et al. 2013; Menzel et al. 2017; Lima et al. 2025a,b) que desempenham papel importante na determinação de quais classes de HCs serão mais predominantes na cutícula. Neste sentido, fatores físicos como temperatura e umidade relativa do ar impostos pelas condições climáticas (Menzel et al. 2018; Buellesbach et al. 2018; Lima et al. 2025b), podem influenciar significativamente a composição desses compostos.

Menzel et al. (2018), por exemplo, sugerem que formigas de climas úmidos tendem a ter uma cutícula mais permeável, contendo mais alcanos ramificados, como di e trimetil alcanos, enquanto espécies de climas secos apresentam uma predominância de alcanos lineares e monometil alcanos, que são mais viscosos e ajudam a evitar a dessecação (Menzel et al. 2017, 2018). De maneira geral, em condições de altas temperaturas e/ou baixa umidade, a cutícula desses insetos tende a produzir mais alcanos lineares, tanto em termos de número (Michelutti et al. 2018; Duarte et al. 2019) quanto em teor (Wagner et al. 2001; Michelutti et al. 2018; Santos-Junior et al. 2022; Duarte et al. 2019).

Outro aspecto importante dos HCs é o tamanho da cadeia, quanto maior o tamanho, melhor é sua capacidade impermeabilizadora, independente da classe (Gibbs e Pomonis 1995) e nesse sentido, os insetos podem produzir em sua cutícula HCs de cadeia mais longa quando ocorrem em ambientes que predominam situações de alta temperatura e ou baixa umidade relativa do ar (Duarte et al. 2019; Lima et al. 2025b).

A dieta também é um fator ambiental de grande importância para a composição dos HCs, com estudos mostrando que a composição cuticular pode mudar em função dos recursos consumidos, o que, por sua vez, pode afetar o reconhecimento colonial (Liang e Silverman 2000; Richard et al. 2004; Valadares et al. 2015; van Wilgenburg 2022). O fogo exerce uma pressão seletiva na sobrevivência dos insetos, os incêndios em ecossistemas naturais, como o Pantanal, provocam mudanças significativas no ambiente que podem afetar profundamente as populações locais (Libonati et al. 2020). Queimadas recorrentes levam à perda de cobertura vegetal, o que não apenas expõe mais os insetos a condições extremas de temperatura e umidade, mas também reduz significativamente a disponibilidade de recursos essenciais, como alimento e locais de nidificação (Calcaterra et al. 2014). Além disso, a alteração nas condições microclimáticas, como maior incidência de luz solar, maior variação térmica e menor retenção de umidade no solo, pode impactar diretamente a fisiologia e comportamento dos insetos (Tomas et al. 2009).

Ainda se sabe muito pouco sobre os efeitos dessas mudanças ambientais nos perfis de hidrocarbonetos cuticulares dos insetos, compostos essenciais para a proteção da cutícula da dessecação e para a comunicação química. Até o momento, nenhum estudo foi conduzido especificamente com formigas no Pantanal, um bioma frequentemente afetado por incêndios. Este estudo, portanto, teve como objetivo testar a hipótese de que formigas que forrageiam ou nidificam em áreas frequentemente sujeitas a incêndios apresentam modificações na composição da cutícula para se adequar a essas condições. Para responder a nossa hipótese, analisamos o perfil químico de espécies de formigas provenientes de áreas com diferentes históricos de incêndio.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

As coletas foram realizadas na Terra Indígena Kadiwéu (20°37' S, 57°03' W), localizada no município de Porto Murtinho, no estado de Mato Grosso do Sul, região centro-oeste do Brasil. O território possui 540 hectares inseridos na zona de transição dos biomas Cerrado e Pantanal. Possui uma vegetação heterogênea, compostas por mosaicos de áreas de formação florestal compostos por cerradão, mata de galeria, floresta estacional, e formações abertas de campos inundáveis e campos de gramíneas (Oliveira et al. 2022; Ferreira et al. 2024).

Frequência de focos de incêndios

Para determinar a frequência de focos de incêndio, as áreas de estudo foram mapeadas por meio do histórico de eventos de fogo ocorridos durante o período de 2001 a 2021 (Oliveira et al. 2022), utilizando os dados de cicatriz de fogo do Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (BDQueimadas, INPE, 2020). Com esses dados conseguimos obter os números de eventos de queimadas ao longo desses 21 anos, e assim classificar as áreas de acordo com as frequências de fogo: áreas de baixa frequência de incêndio, que tiveram 7 ou menos eventos de eventos de incêndio, e áreas de alta frequência de incêndio, que apresentaram 8 ou mais eventos de incêndio. Para esse estudo selecionamos seis áreas que apresentaram baixa frequência de incêndio (LF) e onze áreas de alta frequência de incêndio (HF) (Fig. 1).

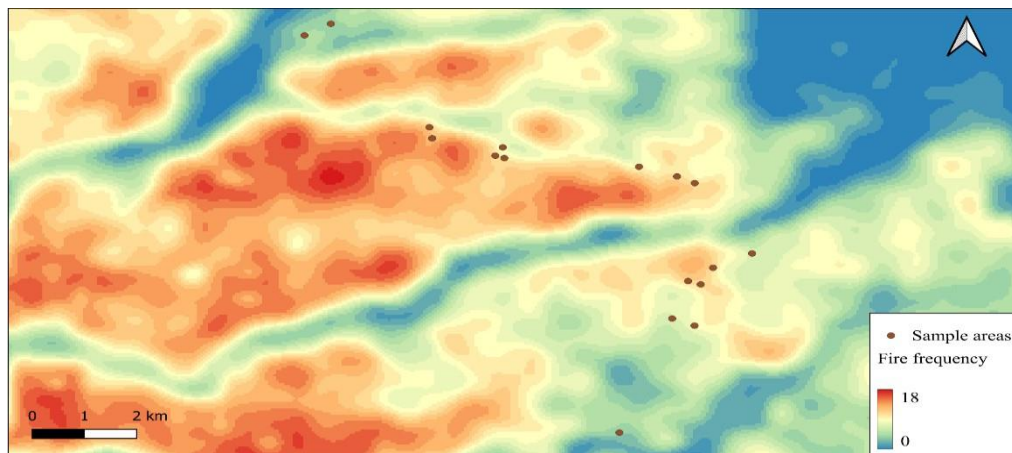


Figura 1 Mapa da área de estudo no município de Porto Murinho, destacando a frequência de incêndios e os pontos amostrados. A escala de cores representa a frequência de fogo, entre os anos de 2001 a 2021, variando de 0 (áreas sem registro de incêndio) a 18 (áreas com maior recorrência de incêndios). Os pontos em marrom indicam as áreas de coleta de dados.

Coleta de formigas

A coleta foi realizada em fevereiro de 2021. Em cada local selecionado, dividimos a área em cinco parcelas de 50 m². As parcelas foram dispostas de forma sistemática, com uma distância de 10 metros entre elas para garantir a amostragem representativa da área.

Em cada parcela, foram instaladas duas armadilhas do tipo pitfall a uma distância de 20 metros uma da outra, totalizando dez armadilhas por área. Cada armadilha consistiu

em um recipiente plástico com aproximadamente 120 mm de diâmetro e 78 mm de altura, preenchido com uma solução de água, álcool e detergente para facilitar a retenção dos insetos. As armadilhas permaneceram em campo por um período de 48 horas antes de serem removidas e analisadas.

Após a coleta em campo, as formigas capturadas foram levadas ao laboratório e armazenadas em etanol 90% no freezer até o processo de extração dos hidrocarbonetos. O fato de as amostras terem passado por etanol nas armadilhas, de acordo com o estudo de Cunha et al. (2021) não é um problema para extração de HCs. Em laboratório, as formigas foram identificadas a nível de espécie por meio dos estudos de Kugler Brown (1982), Dias e Lattke (2021), Cuezze e Guerrero (2019) e Johnson (2021). Foram escolhidas para testar nossa hipótese as espécies *Dinoponera grandis* (Guérin-Méneville 1838), *Dorymyrmex goeldii* (Forel 1904), *Ectatomma brunneum* (Smith 1858), *Ectatomma opaciventre* (Roger 1861), *Ectatomma planidens* (Borgmeier 1939) e *Pogonomyrmex naelegii* (Forel 1878) porque foram as mais abundantes e de ocorrência nas duas áreas com diferentes históricos de incêndio.

Análise Química

De cada espécie foram realizados 20 extratos, 10 para amostras de formigas que foram coletadas na área de alta frequência de focos de incêndio e 10 para de áreas com baixa frequência, totalizando 120 amostras. Os extratos foram preparados por meio da imersão das operárias em 2 mL Hexano (Grau HPLC) durante 10 minutos (Richard et al. 2004, 2007). Cada extrato continha uma única formiga, com exceção dos indivíduos da espécie *D. goeldii*, que devido ao tamanho relativamente menor, para cada extrato foram somadas cinco operárias, com o objetivo de obter-se uma leitura de melhor qualidade.

As amostras foram analisadas por meio de um Cromatógrafo a Gás (GC-2010 Plus, Shimadzu, Kyoto, Japão) acoplado a um espectrômetro de massa (GC-MS Ultra 2010, Shimadzu, Kyoto, Japão), usando uma coluna capilar de sílica fundida DB-5 (J e W, Folsom, Califórnia, EUA) revestido com fenil-dimetilpolissiloxano a 5% (30 m de comprimento x 0,25 de diâmetro x 0,25 de espessura de filme). As condições de análise foram as seguintes: volume de injeção 1 µL no modo sem divisão; rampa de aquecimento com temperatura inicial de 150°C, atingindo 300°C a uma taxa de 3°C min⁻¹ e permanecendo na temperatura final por 10 min; e temperatura do injetor de 220°C. As temperaturas da linha de transferência e do detector foram de 300°C. Os parâmetros da espectrometria de massa incluíram a varredura da ionização por impacto de elétrons com

tensão de MS de 70 eV, variando de 45 a 600 m/z, com 0,3 s de intervalo de varredura. Os compostos químicos de cada amostra foram identificados calculando o índice de retenção (Van den Dool and Kratz 1963), utilizando padrão de alcanos lineares (C₇-C₄₀, Sigma Aldrich com pureza $\geq 90\%$) e mediante comparação com dados da literatura e da biblioteca do espectro de massas NIST (National Institute of Standards and Technologies, Mass Spectra Libraries).

Análises Estatísticas

Após a obtenção dos cromatogramas, transformamos as áreas brutas dos picos em proporções relativas. Utilizamos as áreas relativas de todos os compostos, identificados e não identificados, para avaliarmos se a composição química cuticular das operárias das diferentes espécies variava entre as duas áreas aqui estudadas, por meio de uma Análise Multivariada de Variância Permutacional (PERMANOVA) utilizando distância de Bray-Curtis e 9999 permutações para testar a significância dos valores de pseudo-F encontrados. Em seguida, os perfis cuticulares de formigas que variaram entre as áreas de alta e baixa frequência foram submetidas a uma Análise de Correspondência Destendenciada (DCA), com o objetivo de visualizar, por meio de gráficos, a relação dos compostos cuticulares mais relacionados às áreas de alta e baixa frequência de incêndios. Essas análises foram realizadas utilizando o software Past 3.20 (Hammer 2001).

Aplicamos o teste não paramétrico de Mann-Whitney U para avaliar se os teores das diferentes classes de hidrocarbonetos apresentaram diferenças significativas entre as áreas de alta e baixa frequência de incêndios. As análises foram realizadas com os valores dos teores das seguintes classes: alcanos lineares, mono e dimetil alcanos e alcenos, para cada uma das seis espécies. Essas análises foram conduzidas no software Statistica 14 (Tibco 2020).

RESULTADOS

Foram encontrados, no total, 7 compostos na cutícula de *D. grandis* (C₂₀-C₃₃), 11 na de *D. goeldii* (C₂₀-C₃₃), 17 na de *E. brunneum* (C₂₀-C₃₄), 18 na de *E. opaciventre* (C₂₀-C₃₂), 21 na de *E. planidens* (C₂₀-C₃₃) e 18 na de *P. naelegii* (C₁₅-C₃₂).

Nas amostras de *D. grandis*, 3 compostos são da classe dos alcanos lineares, 2 monometil alcanos e 2 alcenos; nas de *D. goeldii*, 5 compostos foram identificados como alcanos lineares, 3 monometil alcanos, 1 dimetil alcano e 2 alcenos; nas de *E. brunneum*, 5 compostos são da classe dos alcanos lineares, 7 monometil alcanos, 2 dimetil alcanos e

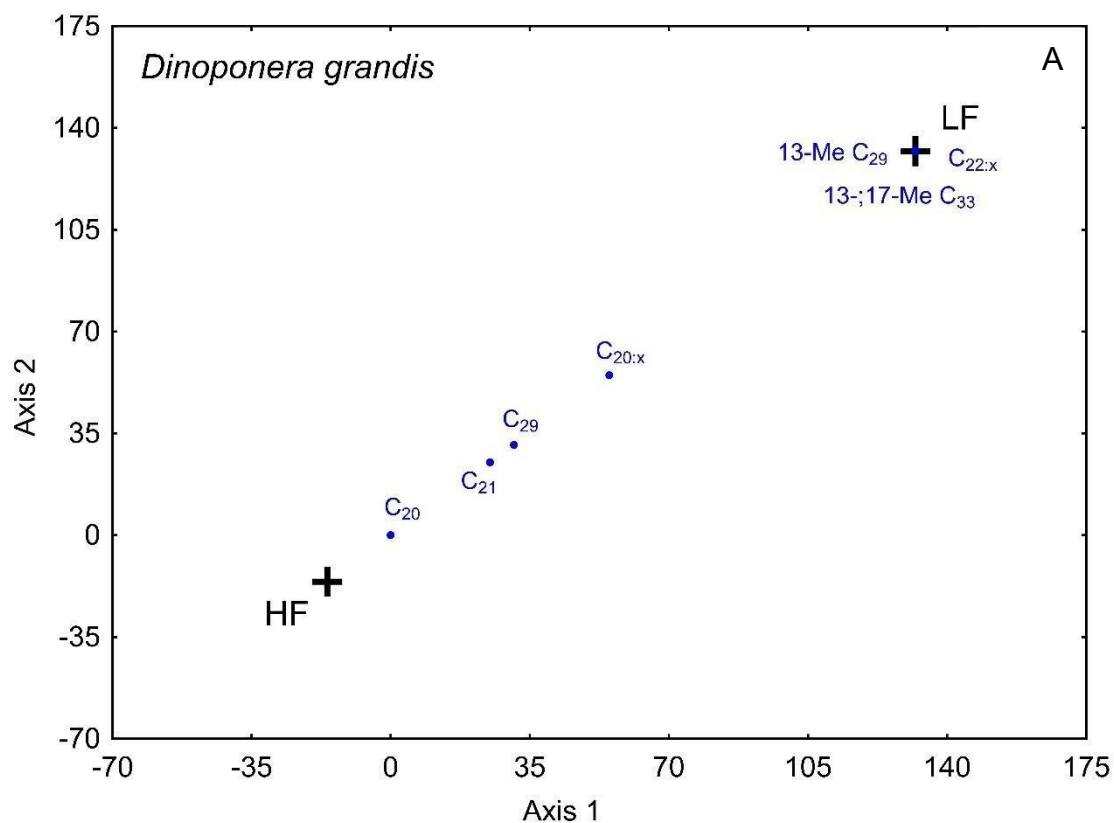
3 alcenos; nas amostras de *E. opaciventre*, 6 compostos são alcanos lineares, 8 monometil alcanos, 1 dimetil alcano e 4 alcenos; nas amostras de *E. planidens*, 7 são alcanos lineares, 8 monometil alcanos, 2 dimetil alcanos e 3 alcenos. Por fim, nas amostras de *P. naegeli*, 6 compostos são alcanos lineares, 6 são monometil alcanos, 2 dimetil alcanos e 4 são alcenos (Tabela 1 do item suplementar).

O número de compostos nas amostras de todas as espécies diferiu entre as duas áreas. Nas amostras de todas as espécies encontramos em, ao menos um dos tipos de ambientes, compostos exclusivos. Nas amostras de *D. grandis*, não encontramos compostos exclusivos na cutícula das operárias nas áreas de alta frequência de incêndio, mas encontramos três nas amostras de operárias de áreas de baixa frequência. Nas amostras de *D. goeldii*, dois compostos são exclusivos das amostras de operárias das áreas de alta frequência de incêndio e dois das de baixa frequência. Nas amostras de *E. brunneum*, não há composto exclusivo nas operárias da área de alta frequência de incêndios, enquanto sete são exclusivos da área de baixa frequência. Nas amostras de *E. opaciventre*, dois compostos são exclusivos da área de alta frequência e três nas de baixa frequência de incêndio. Nas amostras de *E. planidens*, três compostos são exclusivos da área de alta frequência de incêndios e 13 são exclusivos das amostras de operárias de áreas de baixa frequência. Por fim, nas amostras de *P. naegeli*, três compostos são exclusivos da área de alta frequência de incêndio, enquanto um é exclusivo das amostras de operárias de áreas de baixa frequência. Os dados completos do perfil cuticular dos compostos exclusivos por ambiente de todas as formigas podem ser visualizados na Tabela 1.

De acordo com a análise de PERMANOVA, os perfis cuticulares das espécies *D. grandis* (pseudo-F=19.5 p=0.0001), *E. planidens* (pseudo-F=6.993 p=0.0009) e *P. naegeli* (pseudo-F=2.743 p=0.0372) variam significativamente de forma quantitativa entre as duas áreas com diferentes históricos de frequência de incêndios. Entretanto, não encontramos diferenças significativas entre as amostras das espécies, *D. goeldii* (pseudo-F=1.087 p=0.3828), *E. brunneum* (pseudo-F=1.493 p=0.1984) e *E. opaciventre* (pseudo-F=1.473 p=0.2152) entre as duas áreas.

A análise de DCA, das amostras de *D. grandis* (Fig. 2a), mostra que há compostos visivelmente mais relacionados a uma das áreas em relação à outra. Nas amostras de *E. planidens* (Fig. 2b) e *P. naegeli* (Fig. 2c) os resultados são similares, mas também há alguns compostos (no centro dos pontos de dispersão) que se relacionam as amostras de ambas as áreas.

Em termos gerais, nas três espécies, os compostos com maior probabilidade de ocorrerem nas áreas de alta frequência são os alcanos lineares enquanto os alcanos ramificados e alcenos com maior probabilidade de ocorrência nas áreas de baixa frequência (Figura 2).



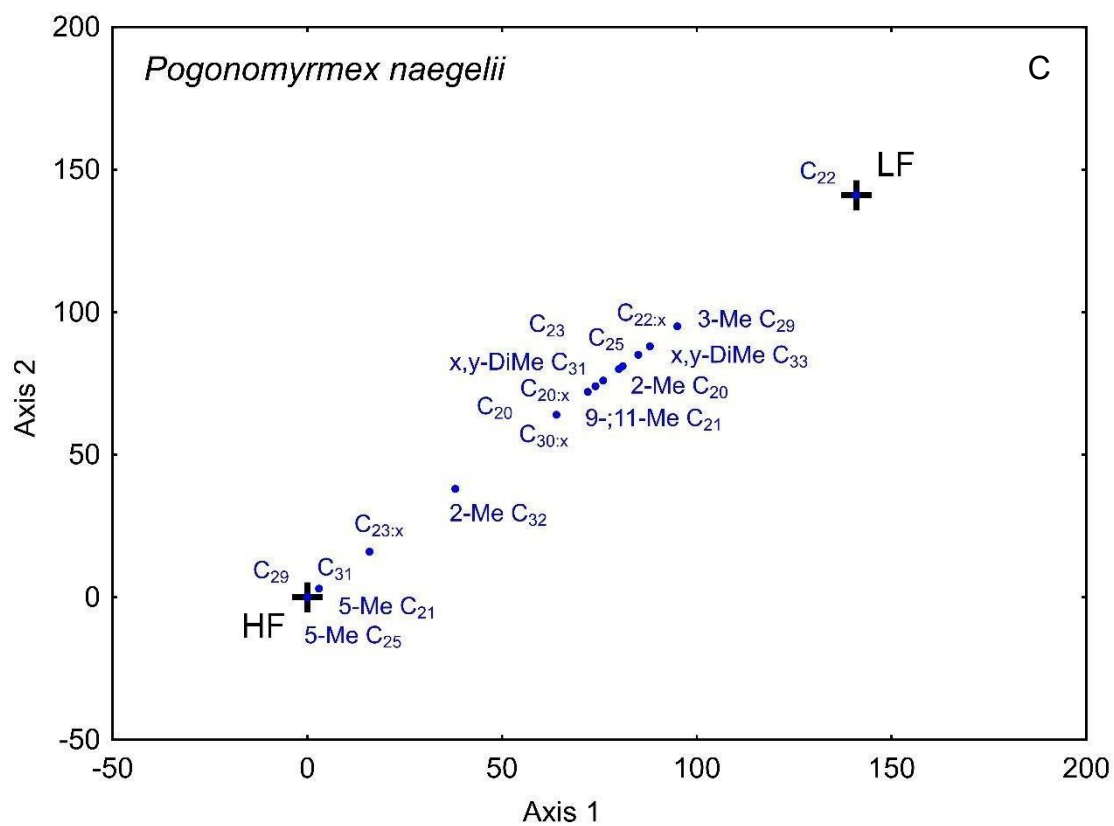
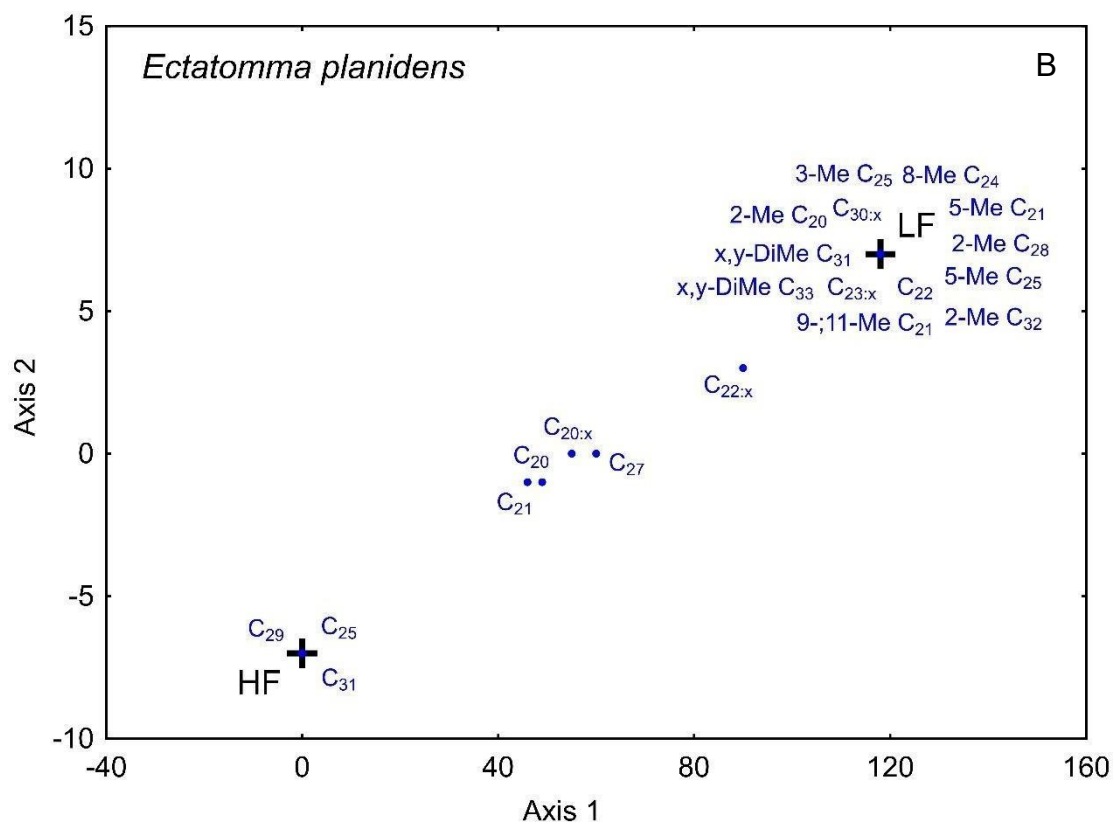


Figura 2. Ordenação DCA dos hidrocarbonetos cuticulares das espécies A) *D. grandis*, B) *E. planidens* e C) *P. naegelii* em áreas de alta e baixa e frequência de incêndio. LF =

Baixa Frequência; HF = Alta Frequência. A identificação completa dos compostos encontra-se na Tabela 1 do item suplementar.

Tabela 1. Relação dos compostos exclusivos das de Alta e Baixa frequência de incêndio nas espécies de formigas: (X) significa presença e (-) ausência ou que composto não detectado.

<i>Dinoponera grandis</i>				
Tempo de retenção (RT)	Composto	Índice calculado	Alta Frequência	Baixa Frequência
Alcenos				
20,355	x-Docoseno	2191	-	X
Monometil alcanos				
38,285	13-Metilnonacosane	2929	-	X
46,355	13-;17-Metiltritriacontane	3323	-	X
<i>Dorymyrmex goeldii</i>				
Tempo de retenção (RT)	Composto	Índice calculado	Alta Frequência	Baixa Frequência
Alcanos lineares				
37,592	Nonacosane	2900	-	X
Monometil alcanos				
38,285	13-Metilnonacosano	2929	-	X
46,355	13-;17-Metiltritriacontano	3323	X	-
Dimetil alcanos				
42,442	x,y-Dimetilhentriacontano	3126	X	-
<i>Ectatomma brunneum</i>				
Tempo de retenção (RT)	Composto	Índice calculado	Alta Frequência	Baixa Frequência
Alcanos lineares				
49,935	Tetratriacontano	3495	-	X
Monometil alcanos				
29,448	5-Metilpentacosano	2546	-	X
36,638	2-Metiloctocosano	2854	-	X
39,204	3-Metilnonacosano	2971	-	X
45,045	2-Metildotriacontano	3256	-	X
Dimetil alcanos				
42,442	x,y-Dimetilhentriacontano	3126	-	X
47,554	x,y-Dimetiltritriacontano	3386	-	X
<i>Ectatomma opaciventre</i>				
Tempo de retenção (RT)	Composto	Índice calculado	Alta Frequência	Baixa Frequência
Alcanos lineares				
20,481	Docosano	2200	X	-
39,854	Triacontano	3000	X	-
Monometil alcanos				
39,204	3-Metilnonacosano	2971	-	X
45,045	2-Metildotriacontano	3256	-	X
Dimetil alcanos				
42,442	x,y-Dimetilhentriacontano	3126	-	X
<i>Ectatomma planidens</i>				
Tempo de retenção (RT)	Composto	Índice calculado	Alta Frequência	Baixa Frequência
Alcanos lineares				
20,481	Docosane	2200	X	-

37,592	Nonacosane	2900	X	-
41,855	Hentriacontane	3100	X	-
Monometil alcanos				
16,761	2-Metileicosano	2063	-	X
18,839	9-;11-Metilheneicosano	2135	-	X
19,040	5-Metilheneicosano	2142	-	X
26,524	8-Metiltetracosano	2428	-	X
29,448	5-Metilpentacosano	2546	-	X
30,081	3-Metilpentacosano	2572	-	X
36,638	2-Metiloctocosano	2854	-	X
45,045	2-Metildotriacontano	3256	-	X
Dimetil alcanos				
42,442	x,y-Dimetilhentriacontano	3126	-	X
47,554	x,y-Dimetiltritriacontano	3386	-	X
Alcenos				
22,753	x-Tricoseno	2282	-	X
39,613	x-Triaconteno	2995	-	X
<i>Pogonomyrmex naegelii</i>				
Tempo de retenção (RT)	Composto	Índice calculado	Alta Frequência	Baixa Frequência
Alcanos lineares				
20,481	Docosano	2200	-	X
41,885	Hentriacontano	3100	X	-
Monometil alcanos				
19,040	5-Metilheneicosano	2142	X	-
29,448	5-Metilpentacosano	2546	X	-

Encontramos diferenças entre os teores dos compostos em pelo menos uma das classes de HCs nas amostras de três espécies entre os dois tipos de áreas. Nas amostras de *D. grandis* há diferenças significativas na classe dos alcanos lineares ($p < 0.05$), com maiores teores desta classe em amostras de operárias que ocorrem em áreas de alta frequência de incêndios e nos alcenos ($p < 0.05$) com maior teor desta classe em operárias de área de menor frequência de incêndios. Nas amostras de *E. brunneum* há diferenças significativas entre os compostos da classe dos alcenos ($p < 0.05$), com maiores teores nas amostras das cutículas de formigas que ocorrem nas áreas de alta frequência de incêndios. Por fim, encontramos diferenças significativas entre as amostras de *E. planidens* nas classes dos alcanos lineares ($p < 0.05$), com maiores teores na cutícula de operárias coletadas em áreas com alta frequência e os monometil alcanos com maiores teores na cutícula das operárias das áreas de baixa frequência de incêndio (Fig. 3). Não encontramos diferenças significativas nos teores das classes de HCs entre as amostras de *D. goeldii* ($p > 0.05$), *E. opaciventre* ($p > 0.05$), *P. naegelii* ($p > 0.05$).

Nas áreas de alta frequência de incêndio, encontramos mais teores de alcanos lineares nas amostras das espécies *D. grandis*, *D. goeldii*, *E. brunneum* e *E. planidens*, enquanto encontramos maiores teores de alcenos e os monometil alcanos nas amostras de *E. opaciventre* e *P. naegelii*. Nas áreas com baixa frequência de incêndio, os alcanos

lineares foram a classe com maiores teores nas amostras de *D. goeldii* e *E. brunneum*, enquanto há maiores teores de alcenos nas amostras de *D. grandis* e *E. planidens* e maiores teores de monometil alcanos nas amostras de *P. naegelii*. Por fim, há maiores teores de alcanos lineares e alcenos nas amostras de *E. opaciventre* (Fig. 3).

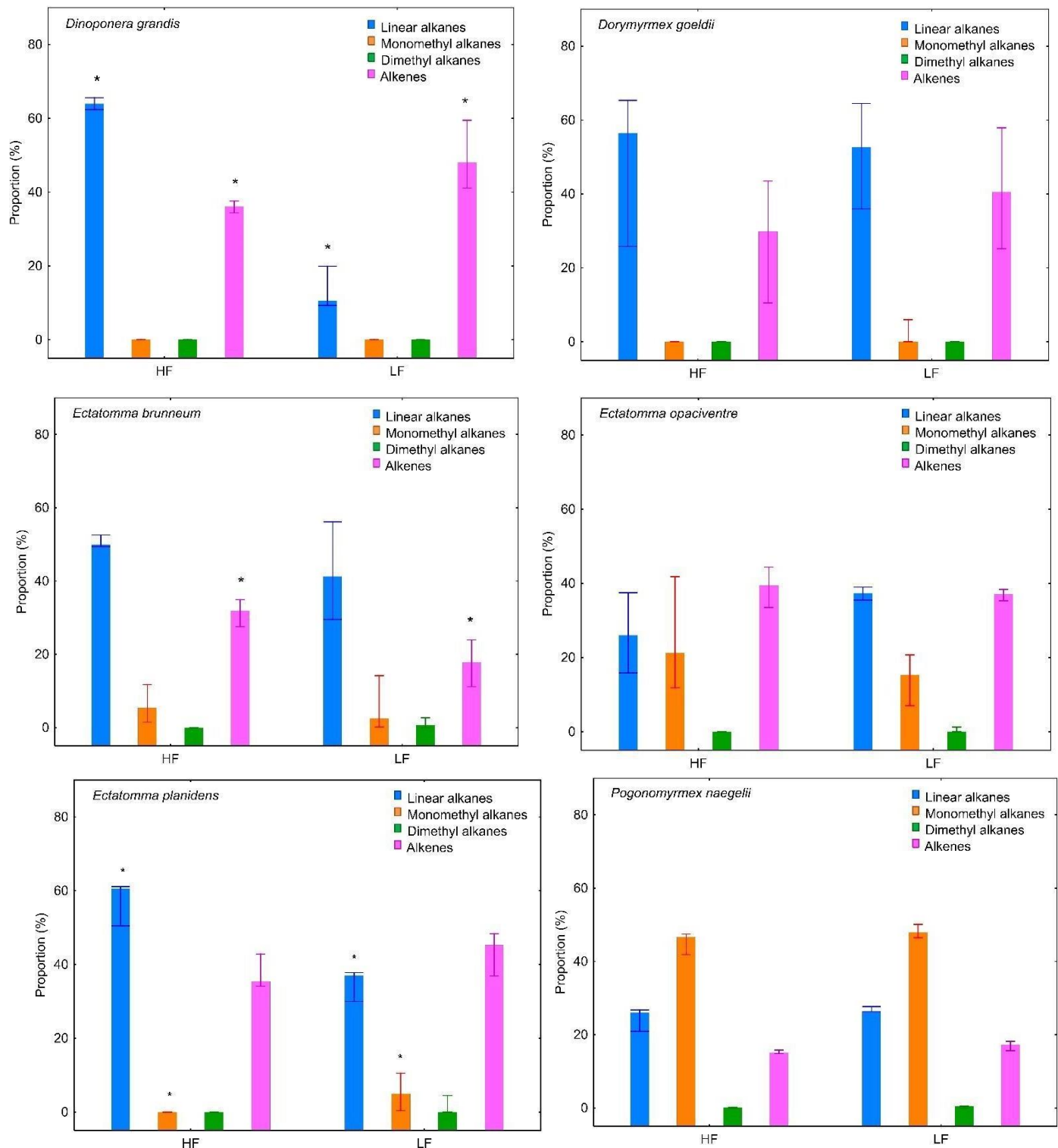


Figura 3. Proporção relativa total e desvio padrão das classes de hidrocarbonetos cuticulares das amostras da cutícula de espécies de formigas que ocorrem em áreas de alta (HF) e baixa frequência de incêndios (LF). Asteriscos indicam diferenças significativas entre as áreas verificadas pelo teste de Mann-Whitney ($p < 0.05$).

De acordo com os resultados há maiores teores de compostos de cadeia mais longa em amostras de formigas que ocorrem em áreas com alta frequência de incêndio, especialmente alcanos lineares (Fig. 4). Nas amostras de *D. goeldii* de áreas com alta frequência de incêndios há presença de compostos acima de 29 carbonos (sobretudo monometil alcanos) que não são encontrados nas amostras de operárias em área de baixa frequência de incêndios (Fig. 4). Nas amostras de *E. brunneum* encontramos maiores teores de alcanos lineares de 27 e 29 carbonos nas áreas onde ocorrem alta frequência de incêndios, enquanto que nas áreas de baixa frequência, há maior predominância de hidrocarbonetos ramificados, principalmente monometil e dimetil alcanos com cadeias acima de 30 carbonos (Fig. 4).

Um padrão semelhante é observado nas amostras de *E. opaciventre*, nas quais são encontrados maiores teores de alcanos lineares de cadeia com 27 carbonos nas áreas onde ocorrem alta frequência de incêndios, enquanto que nas de baixa frequência são encontrados alcanos ramificados com cadeia acima de 30 carbonos (Fig. 4). Nas amostras da espécie *E. planidens*, também encontramos maiores teores de alcanos lineares de 29 e 31 carbonos nas áreas onde ocorrem alta frequência de incêndio, ao passo que nas áreas de baixa predominam hidrocarbonetos ramificados, especialmente monometil alcanos, com cadeias acima de 31 carbonos (Fig. 4). Nas amostras de *P. naelegii*, nas áreas onde ocorrem alta frequência de incêndios, encontramos maiores teores de alcanos lineares e monometil alcanos acima de 29 carbonos (Fig. 4), os quais não são encontrados nas amostras de formigas que ocorrem em áreas com baixa frequência de incêndio. Nas amostras da espécie *D. grandis*, embora as amostras de formigas que ocorrem em áreas de altas frequência de incêndios não terem compostos de cadeias relativamente mais longas, apresentaram maiores teores de alcanos lineares com cadeias acima de 20 carbonos.

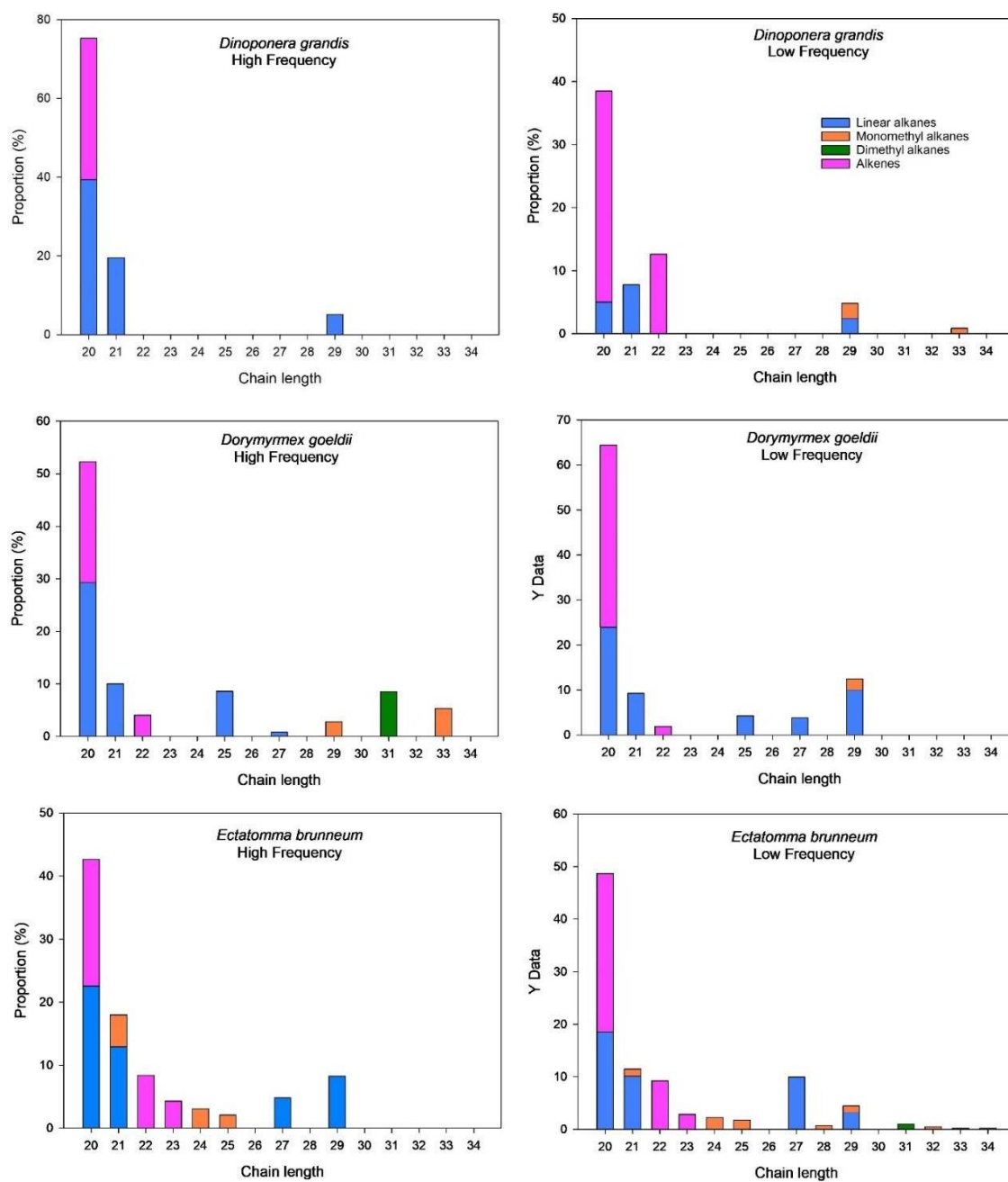
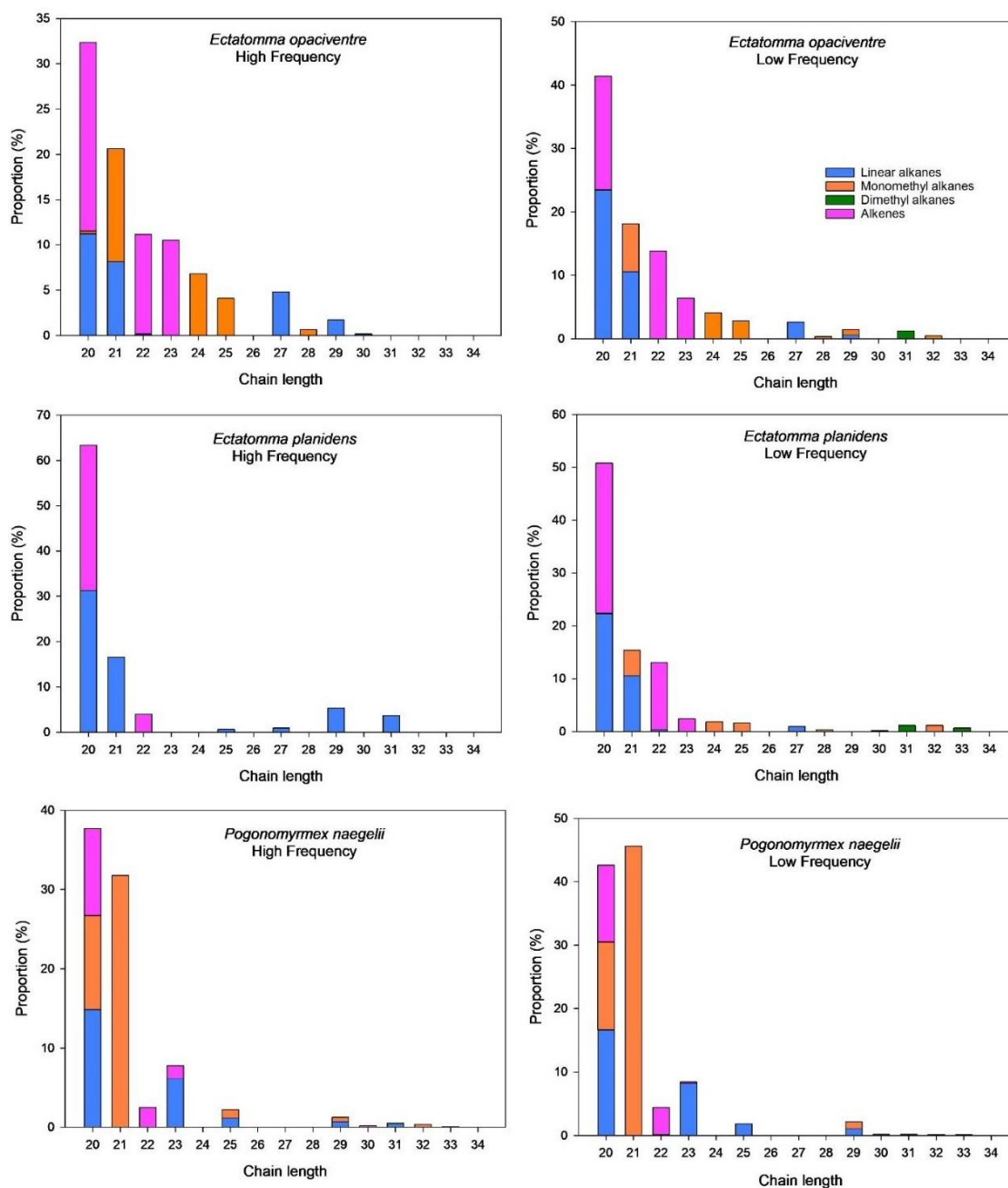


Figura 4. Proporção relativa total das classes de hidrocarbonetos e seus respectivos tamanhos de cadeia nas espécies de formigas de alta e baixa frequência.



Cont. Figura 4. Proporção relativa total das classes de hidrocarbonetos e seus respectivos tamanhos de cadeia nas espécies de formigas de alta e baixa frequência.

DISCUSSÃO

Nossos resultados confirmam a hipótese de que formigas que ocorrem em áreas frequentemente sujeitas a incêndios apresentam modificação de sua composição química cuticular em função das condições impostas por estes eventos. Entretanto, as espécies podem adotar diferentes estratégias em função de sua biologia.

De forma geral, nossos dados mostraram que os alcanos lineares foram a classe de hidrocarbonetos com maiores teores em pelo menos uma das áreas de coleta de quatro das seis espécies analisadas (Fig. 3). Esse padrão pode estar relacionado às condições ambientais do Pantanal, na qual os períodos de seca, acentuados pelos episódios de incêndio (Viganó et al. 2018), podem favorecer a predominância de alcanos lineares, conferindo maior resistência à perda de água e adaptação ao ambiente. De acordo com Menzel et al. (2017), formigas de clima úmido tendem a possuir uma cutícula com predominância de hidrocarbonetos de fusão precoce, como di ou trimetil alcanos, alcenos ou alcadienos, enquanto formigas de clima seco apresentam uma cutícula mais rígida, com maiores teores de alcanos lineares e monometil alcanos, o que corrobora nossos resultados.

De acordo com a Tabela 1 (item suplementar), observamos que nos teores de alguns compostos, o desvio padrão foi superior à própria média. Esse resultado indica uma alta variabilidade entre as amostras, que possivelmente reflete a influência do fator colônia, o qual não foi controlado neste estudo. Como o delineamento amostral considerou apenas a origem dos indivíduos em relação às áreas de alta e baixa frequência de incêndio, sem garantir que todos os indivíduos fossem provenientes da mesma colônia, é provável que parte dessa variabilidade decorra da composição química específica de cada colônia.

Nossos resultados mostram que há diferenças qualitativas entre as amostras de todas as espécies coletadas nos dois tipos de áreas, com compostos exclusivos ocorrendo tanto em formigas de áreas com alta frequência de incêndio, quanto de baixa frequência (Tabela 1). Nas amostras da espécie *D. goeldii* os compostos x,y-Dimetilhentriacontano e 13-;17-Metiltriacontano são exclusivos das amostras de operárias que foram coletadas em áreas com alta frequência de incêndios. De forma similar o composto Triacontano ocorre exclusivamente nas áreas de alta frequência nas amostras de *E. opavicentre*, os compostos Nonacosano e Hentriacontano, nas amostras de *E. planidens* e o composto Hentriacontano nas amostras de *P. naegeli*.

De acordo com a Tabela 1, em geral, a maioria dos compostos exclusivos de amostras de formigas que ocorrem em áreas com alta frequência de incêndio são alcanos lineares, como é o caso das espécies *E. opavicentre* e *E. planidens*. Por outro lado, em geral, compostos metilados e alcenos são exclusivos na cutícula de algumas espécies de áreas com menor frequência de incêndios, como é o caso do composto x-Docoseno nas amostras de *D. grandis* o composto 13-Methylnonacosano em *D. goeldii* e os compostos

x-Tricoseno e x-Triaconteno nas amostras de *E. planidens*. Houveram casos, entretanto, que não seguiram este padrão, como nas amostras *D. goeldii*, *E. brunneum* e *P. naegeli*, nas quais os compostos exclusivos de amostras de áreas com baixa frequência de incêndio foram alcanos lineares (Nonacosano, Tetratriacontano e Docosano).

Esses padrões, indicam que a presença ou ausência de determinados hidrocarbonetos pode refletir adaptações específicas ao ambiente, possivelmente ligadas a mecanismos de tolerância ao calor e controle da perda de água (Gibbs, 1995; Gibbs e Pomonis, 1995; Duarte et al. 2019; Lima et al. 2025b). Essas adaptações podem ser entendidas como respostas evolutivas a diferentes pressões seletivas impostas pela frequência de incêndios, enquanto alcanos lineares e compostos de cadeia longa, por exemplo, são conhecidos por formar barreiras mais eficientes contra a perda de água, o que pode ser vantajoso em ambientes sujeitos a temperaturas elevadas e baixa umidade após incêndios (Gibbs e Pomonis 1995, Gibbs 2002; Menzel et al. 2017; Sprenger e Menzel, 2020). Por outro lado, a presença de metil-ramificações e alcenos em áreas menos impactadas pode estar relacionada à manutenção de funções comunicativas mais complexas, comuns em contextos de menor estresse ambiental (Menzel et al. 2017). Além disso, a variabilidade entre as espécies sugere que essas respostas químicas não são uniformes, mas moduladas por características fisiológicas e ecológicas próprias de cada espécie (Menzel et al. 2017; Michelutti et al. 2018; Duarte et al. 2019).

A análise de PERMANOVA revelou também que há diferenças quantitativas significativas nos perfis cuticulares das espécies *D. grandis*, *E. planidens* e *P. naegeli* entre as áreas de alta e baixa frequência de ocorrência de incêndios. Além disso, a análise DCA confirma que há uma tendência geral: alcanos lineares apresentam maiores teores nas áreas com maior frequência de focos de incêndio, enquanto alcanos ramificados e alcenos apresentaram, maiores teores nas áreas de baixa frequência (Fig. 2). Esse resultado reforça a hipótese de que formigas expostas a condições mais secas e quentes priorizam a produção de compostos que reduzem a perda de água (Menzel et al. 2017; Duarte et al. 2019). Por outro lado, compostos ramificados e alcenos por conferirem maior fluidez à cutícula desempenhando papel relevante na comunicação química são mais frequentes em ambientes cuja temperatura e umidade relativa são mais amenos (Gibbs e Pomonis 1995; Sprenger et al. 2018). Assim, a maior presença deste tipo de compostos em ambientes menos impactados pelo fogo pode refletir um equilíbrio entre proteção física e função social.

As amostras das espécies *D. grandis*, *E. brunneum* e *P. naegelii* apresentaram diferenças significativas em pelo menos uma das classes de HCs. No geral, em operárias de áreas com alta frequência de incêndio, os teores de compostos da classe dos alcanos lineares e monometil alcanos são maiores do que as amostras das áreas com baixa frequência de incêndio, enquanto que o contrário ocorre entre os teores de alcanos ramificados ou alcenos.

De fato, os teores de compostos das classes de HCs com diferentes pontos de fusão podem aumentar ou diminuir na cutícula dependendo dos efeitos abióticos (Menzel et al., 2017; Michelutti et al. 2018; Duarte et al. 2019; Baumgart et al., 2022; Santos-Junior et al. 2022; Lima et al., 2025a, 2025b), dado bem suportado na literatura por meio de testes que condicionaram insetos a diferentes regimes de temperatura em condições de laboratório (Menzel et al. 2017; Michelutti et al. 2018; Sprenger et al. 2018; Duarte et al., 2019; Baumgart et al. 2022; Santos-Junior et al. 2022). Neste sentido, os alcanos lineares assim como os monometil alcanos podem ser eficazes para evitar a perda de água (Sprenger et al., 2021a; Baumgart et al. 2022; Lima et al. 2025b) e portanto, podem ser expressados mais efetivamente em ambientes com maior frequência de incêndio, como ocorrem em amostras de *D. grandis* e *P. naegelii*, por exemplo (Fig. 2 e Fig. 3), assim como os alcenos e dimetil alcanos, por serem hidrocarbonetos de ponto de fusão precoce e importantes para o reconhecimento intraespecífico (Menzel et al. 2018) seriam mais expressados em ambientes com menor frequência de incêndios como ocorre nas amostras de *D. grandis* e *E. planidens* (Fig. 2 e Fig. 3), por exemplo.

Nossos resultados também mostram que, na cutícula de formigas que ocorrem em áreas de alta frequência de incêndio há uma tendência de predominar alcanos lineares de cadeia longa, enquanto nas áreas de baixa frequência, há tendência de predominar hidrocarbonetos ramificados, especialmente monometil e dimetil alcanos com cadeias mais longas (Fig. 4). Nesse sentido, o tamanho da cadeia é outro fator importante na proteção cuticular, pois, quanto maior o tamanho de um HC, maior sua capacidade como barreira impermeabilizadora (Gibbs, 1995; Sprenger et al. 2021).

Os dimetil alcanos de cadeia longa podem estar associados a funções mais refinadas de comunicação química, enquanto os monometil alcanos tendem a desempenhar papel mais intermediário entre barreira e sinalização (Gibbs 1995, 2002; Menzel et al. 2017). Logo, a predominância de alcanos lineares e monometil alcanos de cadeia longa nas áreas de alta frequência pode refletir uma pressão seletiva voltada à proteção contra perda de água, enquanto os ambientes menos estressantes favorecem uma

diversificação funcional, incluindo sinais químicos mais complexos. Apesar desses padrões, há exceções importantes, nas amostras de *D. grandis*, por exemplo, não há teores elevados de compostos com cadeias muito longas, mesmo nas áreas com alta frequência de focos de incêndios, embora, de forma geral compostos da classe de alcanos lineares são que os apresentam maiores teores. Já nas amostras de *D. goeldii* há maiores teores de monometil alcanos de cadeia longa nas áreas de alta frequência, mas menores teores desses compostos nas áreas de baixa frequência.

Estes padrões encontrados podem ser explicados porque a cutícula funciona como um sistema bifásico, no qual a combinação de hidrocarbonetos, variando em tamanho de cadeia, grau de ramificação e saturação, permite manter uma viscosidade funcional, garantindo tanto a estabilidade estrutural quanto a difusão de compostos químicos (Gibbs 1995, 2002; Gibbs e Pomonis 1995; Menzel et al. 2019). Isso ajuda a compreender por que, mesmo em ambientes mais secos e quentes, podemos encontrar compostos de cadeia longa, mas pertencentes à classe dos hidrocarbonetos ramificados como dimetil alcanos, em algumas espécies nas áreas de alta frequência de incêndio, ou ainda, a presença de alcenos em áreas de alta frequência ou alcanos lineares nas de baixa frequência de incêndio, como é o caso da espécie *E. brunneum*, que apresentaram maiores teores de alcenos em áreas de alta frequência de incêndio. A estabilidade físico-química da cutícula não depende unicamente da presença de compostos lineares e saturados, mas do equilíbrio da mistura como um todo, que pode combinar cadeias longas e ramificadas ou compostos insaturados, desde que a configuração final mantenha as propriedades necessárias para controlar a perda de água e, simultaneamente, preservar funções de reconhecimento e comunicação química (Menzel et al. 2019).

A maior presença de compostos eficazes contra perda de água, como alcanos lineares, monometil alcanos ou HCs de cadeia longa diante das condições ambientais encontradas no Pantanal, é de extrema relevância pois, durante um episódio de incêndio, a temperatura superficial do solo aumenta significativamente e, mesmo que a umidade do solo possa minimizar tal efeito, as temperaturas durante um incêndio quase sempre excedem 100 °C, podendo atingir até 720 °C em períodos curtos (Gliessman, 2000). Além disso, de acordo com Calcaterra et al. (2014) e Tomas et al. (2009), episódios frequentes de incêndio podem simplificar a estrutura do habitat, removendo a biomassa acima do solo, aumentando a temperatura e a exposição solar. Somado a isso, a simplificação do ambiente por meio de queimadas pode alterar o microclima (Ribas e Schoereder, 2007),

e a adaptação de formigas a diferentes microclimas pode ser um dos fatores responsáveis pela modificação da composição cuticular (Buellesbach et al., 2018; Lima et al. 2025a).

A simplificação do ambiente e a criação de microclimas podem, por exemplo, expor as formigas a diferentes regimes de temperatura e umidade relativa do ar, sendo esses um dos principais fatores que influenciam a composição cuticular (Blomquist e Ginzl, 2021) e em um cenário da ocorrência de altas temperaturas, para mitigar tais efeitos, os insetos tendem a produzir hidrocarbonetos de alto ponto de fusão, como alcanos lineares ou HCs de cadeia longa, enquanto produzem menos alcanos ramificados e alcenos (Wagner et al., 2001; Michelutti et al., 2018; Duarte et al., 2019). Nesse sentido, isso explica a razão dos alcanos lineares serem encontrados em maiores teores na cutícula de operárias de áreas com maior frequência de incêndio, enquanto alcanos ramificados e alcenos predominam nas áreas de baixa frequência de incêndio, o que pode ser interpretado como uma adaptação fisiológica para reduzir a perda de água em ambientes de alta temperatura e baixa umidade (Gibbs, 1995; Wagner et al. 2001).

As diferenças nas respostas também podem estar relacionadas a características biológicas específicas. Uma destas características pode ser a estrutura do ninho, como sua profundidade e a complexidade. Em formigas do gênero *Dorymyrmex*, por exemplo, os ninhos tendem a ser mais profundos e complexos em relação ao número de câmaras (Tschinkel, 2015; O'Fallon et al., 2023) do que os de outras espécies analisadas neste estudo, como é o caso de *D. grandis* (Paiva e Brandão, 1995), *P. naegelii* (Belchior et al. 2012) e espécies do gênero *Ectatomma* (Antonialli-Jr e Giannotti, 2001; Lapola et al., 2003; Vieira e Antonialli-Jr, 2006) que constroem ninhos relativamente simples e pouco profundos. Quanto maior a profundidade no solo, maior sua estabilidade térmica, mantendo então, níveis mais estáveis de temperatura e umidade no interior do ninho (Ibarra et al., 2024), o que contribuiria para a manutenção de perfis cuticulares mais consistentes mesmo sob frequentes episódios de incêndios.

Além disso, diversos estudos apontam que formigas do gênero *Dorymyrmex* são frequentemente encontradas em ambientes perturbados e apresentam preferência por áreas abertas e expostas, como aquelas afetadas por fogo ou ação antrópica (Hoffman e Andersen, 2003; Graham et al., 2008; Pereda-Gomez et al. 2020), o que reforça que são mais adaptadas a estas condições adversas. Por exemplo, de acordo com Cuezco e Guerrero (2012), formigas do gênero *Dorymyrmex* geralmente nidificam em habitats secos ou perturbados, muitas vezes em solos sem cobertura vegetal. É provável que isto,

faça com que a cutícula destas formigas tenha uma composição mais estável variando menos entre os locais de alta ou baixa frequência de incêndio.

As amostras das cutículas das espécies de *E. brunneum* e *E. opaciventre* não variaram significativamente entre as duas áreas estudadas, apesar de também construírem ninhos superficiais, como ocorre geralmente nas demais espécies de *Ectatomma* (Antoniali-Jr e Giannotti, 1997). Contudo, de acordo com a literatura estas duas espécies são comumente encontradas em ambientes abertos e secos como cerrado ou savana, forrageando sempre em lugares abertos e secos (Fernández, 1991; Pie, 2004; Gomes et al. 2009; Pacheco e Vasconcelos, 2011). *E. opaciventre* entre as demais *Ectatomma*, é a única espécie com hábitos exclusivamente xerófilos (Fernandez, 19991). É possível então, por conta destas características, que suas cutículas tenham a composição mais estáveis e também não variem tanto entre as duas áreas.

A dieta também é um fator importante na determinação do perfil cuticular das formigas (Liang e Silverman 2000; Valadares et al. 2015; van Wilgenburg et al. 2022), com influência significativa no reconhecimento colonial (Richard et al. 2004; Valadares et al. 2015). Portanto, a influência dos episódios de incêndio sobre a fisiologia das formigas também pode estar relacionada às alterações na disponibilidade de recursos (Tomas et al. 2009). Por exemplo, de acordo com Lázaro-Gonzalez et al. (2013), o fogo modifica o ambiente abiótico e biótico, levando a formiga *Aphaenogaster gibbosa* a ajustar sua atividade diária de forrageio e sua composição alimentar e por consequência a composição cuticular (Wagner et al. 2001; Sprenger et al. 2018).

No atual cenário de mudanças climáticas, a frequência e severidade dos incêndios no Pantanal tem intensificado (Libonati et al. 2020) aumentando o estresse térmico sobre a fauna local. Para insetos, que são animais ectotérmicos, o aumento das temperaturas pode gerar fortes pressões evolutivas (Menzel et al. 2017), influenciando em adaptações fisiológicas, como a modificação da composição da cutícula.

Podemos concluir, portanto, que formigas que forrageiam ou nidificam em áreas frequentemente sujeitas a incêndios podem apresentar modificações na composição da cutícula para se adequar a tais condições, comprovando nossa hipótese. Em nosso estudo, formigas de ambientes de alta frequência de incêndio tendem a possuir maiores números e teores de alcanos lineares em sua cutícula enquanto as de baixa frequência de incêndio, maior número e teor de alcanos ramificados e alcenos. Também avaliamos que a produção de classes ou tamanhos de cadeias mais longas pelas espécies pode ser outra estratégia

para lidar com as altas temperaturas provocadas por incêndios e a perda de água na cutícula nestes ambientes.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Amiro, B.D., Stocks, B.J., Alexander, M.E., Flannigan, M.D. & Wotton, B.M. (2001): Fire, climate change, carbon and fuel management in the Canadian boreal forest. – *International Journal of Wildland Fire* 10: 405-413.

Anjos, D., Campos, R., Campos, R. & Ribeiro, S. (2017): Monitoring effect of fire on ant assemblages in Brazilian rupestrian grasslands: contrasting effects on ground and arboreal fauna. – *Insects* 8: 64.

Antonialli Jr, W.F. & Giannotti, E. (1997): Nest architecture and population dynamics of the Ponerinae ant *Ectatomma opaciventre* Roger (Hymenoptera: Formicidae). – *Journal of Advanced Zoology* 18: 64-71.

Antonialli Jr, W.F. & Giannotti, E. (2001): Nest architecture and population dynamics of the ponerine ant *Ectatomma edentatum*. – *Sociobiology* 38: 3A.

Arrua, B.A., Carvalho, L.S., Teles, T.S., Oliveira, M.R. & Ribeiro, D.B. (2023): Fire has a positive effect on the abundance of sun spiders (Arachnida: Solifugae) in the Cerrado-Pantanal ecotone. – *Fire* 6: 69.

Arruda, F.V., Teresa, F.B., Layme, V.M.G., Vicente, R.E., Camarota, F. & Izzo, T.J. (2022): Fire and flood: How the Pantanal ant communities respond to multiple disturbances? – *Perspectives in Ecology and Conservation* 20: 197-204.

Baumgart, L., Wittke, M., Morsbach, S., Abou, B. & Menzel, F. (2022): Why do ants differ in acclimatory ability? Biophysical mechanisms behind cuticular hydrocarbon acclimation across species. – *Journal of Experimental Biology* 225: jeb243847.

Belchior, C., Del-Claro, K. & Oliveira, P.S. (2012): Seasonal patterns in the foraging ecology of the harvester ant *Pogonomyrmex naegelii* (Formicidae, Myrmicinae) in a Neotropical savanna: daily rhythms, shifts in granivory and carnivory, and home range. – *Arthropod-Plant Interactions* 6: 571–582.

Beros, S., Foitzik, S. & Menzel, F. (2017): What are the mechanisms behind a parasite-induced decline in nestmate recognition in ants? – *Journal of Chemical Ecology* 43: 869–880.

Blight, O., Berville, O., Vogel, V., Hefetz, A., Renucci, M., Orgeas, J., Provost, E. & Keller, L. (2012): Variation in the level of aggression, chemical and genetic distance among three supercolonies of the Argentine ant in Europe. – *Molecular Ecology* 21: 4106–4121.

Blomquist, G.J. & Bagnères, A.G. (2010): Structure and analysis of insect hydrocarbons. In: Blomquist, G.H. (ed.): Insect hydrocarbons. – Cambridge University Press, Cambridge, pp. 19–34.

Blomquist, G.J. & Ginzel, M.D. (2021): Chemical ecology, biochemistry, and molecular biology of insect hydrocarbons. – Annual Review of Entomology 66: 45–60.

Bond, W.J. & Keeley, J.E. (2005): Fire as a global ‘herbivore’: the ecology and evolution of flammable ecosystems. – Trends in Ecology and Evolution 20: 387–394.

Buellesbach, J., Whyte, B.A., Cash, E., Gibson, J.D., Scheckel, K.J., Sandidge, R. & Tsutsui, N.D. (2018): Desiccation resistance and micro-climate adaptation: cuticular hydrocarbon signatures of different Argentine ant supercolonies across California. – Journal of Chemical Ecology 44: 1101–1114.

Cardoso, E.L., Crispim, S.M.A., Rodrigues, C.A.G. & Barioni Jr, W. (2003): Efeitos da queima* na dinâmica da biomassa aérea de um campo nativo no Pantanal. – Pesquisa Agropecuária Brasileira 38: 747–752.

Calcaterra, L.A., Blanco, Y.D., Srur, M. & Briano, J. (2014): Fire effect on ground-foraging ant assemblages in northeastern Argentina. – Journal of Insect Conservation 18: 339–352.

Costa, Y.T. & Rodrigues, S.C. (2015): Efeito do fogo sobre vegetação e solo a partir de estudo experimental em ambiente de cerrado. – Revista do Departamento de Geografia 30: 149–165.

Cuezzo, F. & Guerrero, R.J. (2012): The ant genus *Dorymyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae: Dolichoderinae) in Colombia. – Psyche: A Journal of Entomology 1: 51605.

Cunha, D.A.S., Menezes, R.S.T., Cardoso, C.A.L. & Antonialli-Jr, W.F. (2021): Is it possible to obtain the chemical profile from ethanol-preserved specimens? The hydrocarbon and fatty acid composition of the social wasp *Polybia paulista* (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini). – Environmental Entomology 50: 580–588.

Dias, A.M. & Lattke, J.E. (2021): Large ants are not easy – the taxonomy of *Dinoponera* Roger (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). – European Journal of Taxonomy 784: 1–66.

Duarte, B.F., Michelutti, K.B., Antonialli-Jr, W.F. & Cardoso, C.A.L. (2019): Effect of temperature on survival and cuticular composition of three different ant species. – Journal of Thermal Biology 80: 178–189.

Fernández, F. (1991): Las hormigas cazadoras de genero *Ectatomma* (Hymenoptera: Formicidae) en Colombia. – Caldasia 16: 551–564.

Ferreira, B.H.S., Oliveira, M.R., Arrua, B.A., Nacagava, V.A.F., Fernandes, R.A.M., Pereira, A.D.M.M., Santos, A.C., Rocha, M., Xavier, S., Ferraz, R.A., Pott, A. & Damasceno-Jr, G.A., Ribeiro, D.B., Garcia, L.C. (2024): Flooding and fire frequency

promotes beta diversity in tree and non-tree species in tropical wetlands. – *Forest Ecology and Management* 569: 122175.

Flannigan, M., Stocks, B., Turetsky, M. & Wotton, M. (2009): Impacts of climate change on fire activity and fire management in the circumboreal forest. – *Global Change Biology* 15: 549–560.

Gibbs, A. (1995): Physical properties of insect cuticular hydrocarbons: model mixtures and lipid interactions. – *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* 112: 667–672.

Gibbs, A.G. (2002): Lipid melting and cuticular permeability: new insights into an old problem. – *Journal of Insect Physiology* 48: 391–400.

Gibbs, A. & Pomonis, J.G. (1995): Physical properties of insect cuticular hydrocarbons: the effects of chain length, methyl-branching and unsaturation. – *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* 112: 243–249.

Gliessman, S.R. (2000): *Agroecologia: processos ecológicos em agricultura sustentável*. – Editora UFRGS, Porto Alegre, 637 pp.

Gomes, L., Desuó, I.C., Gomes, G. & Giannotti, E. (2009): Behavior of *Ectatomma brunneum* (Formicidae: Ectatomminae) preying on dipterans in field conditions. – *Sociobiology* 53: 913–926.

Grime, J.P. (1977): Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. – *The American Naturalist* 111: 1169–1194.

Graham, J.H., Krzysik, A.J., Kovacic, D.A., Duda, J.J., Freeman, D.C., Emlen, J.M., Zak, J.C., Long, W.R., Wallace, M.P., Chamberlin-Graham, C. & Nutter, J.P. (2008): Ant community composition across a gradient of disturbed military landscapes at Fort Benning, Georgia. – *Southeastern Naturalist* 7: 429–448.

Hammer, Ø., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. (2001): PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. – *Palaeontologia Electronica* 4: 1–9.

Hardesty, J., Myers, R. & Fulks, W. (2005): Fire, ecosystems, and people: a preliminary assessment of fire as a global conservation issue. – *The George Wright Forum* 22: 78–87.

Harris, R.M.B., Remenyi, T., Fox-Hughes, P., Love, P. & Bindoff, N.L. (2018): Exploring the future of fuel loads in Tasmania, Australia: shifts in vegetation in response to changing fire weather, productivity, and fire frequency. – *Forests* 9: 210.

Hoffman, B.D. & Andersen, A.N. (2003): Responses of ants to disturbance in Australia, with particular reference to functional groups. – *Austral Ecology* 28: 444–464.

Ibarra, F.G., Jouquet, P., Bottinelli, N., Bultelle, A. & Monnin, T. (2024): Experimental evidence that increased surface temperature affects bioturbation by ants. – *Journal of Animal Ecology* 93: 319–332.

INPE – Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. (2020): Banco de Dados do Programa de Monitoramento de Queimadas e Incêndios. – <http://www.inpe.br/queimadas/bdqueimadas>

Johnson, R.A. (2021): A taxonomic revision of South American species of the seed-harvester ant genus *Pogonomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). Part II. – *Zootaxa* 5033: 1–230.

Khidr, S.K., Linforth, R.T. & Hardy, I.C.W. (2013): Genetic and environmental influences on the cuticular hydrocarbon profiles of *Goniozus* wasps. – *Entomologia Experimentalis et Applicata* 147: 175–185.

Kugler, C. & Brown, W.L. Jr. (1982): Revisionary and other studies on the ant genus *Ectatomma*, including the descriptions of two new species. – *Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America* 24: 1–7.

Lapola, D.M., Antonialli-Jr, W.F. & Giannotti, E. (2003): Arquitetura de ninhos da formiga neotropical *Ectatomma brunneum* F. Smith, 1858 (Formicidae, Ponerinae) em ambientes alterados. – *Revista Brasileira de Zoociências* 5: 177–188.

Lázaro-González, A., Arnan, X., Boulay, R., Cerdá, X. & Rodrigo, A. (2013): Short-term ecological and behavioural responses of Mediterranean ant species *Aphaenogaster gibbosa* (Latr. 1798) to wildfire. – *Insect Conservation and Diversity* 6: 627–638.

Liang, D. & Silverman, J. (2000): “You are what you eat”: Diet modifies cuticular hydrocarbons and nestmate recognition in the Argentine ant, *Linepithema humile*. – *Naturwissenschaften* 87: 412–416.

Libonati, R., DaCamara, C.C., Peres, L.F., Carvalho, L.A.S. & Garcia, L.C. (2020): Rescue Brazil’s burning Pantanal wetlands. – *Nature* 588: 217–219.

Lima, J.C.S., Bailez, O., Guerrero, J.R., Arêdes, A., Canela, M.C. & Viana-Bailez, A.M. (2025a): Seasonal and habitat-related variations in the cuticular chemical profile of *Atta sexdens* (Hymenoptera: Formicidae) foraging workers. – *Neotropical Entomology* 54: 48.

Lima, J.C.S., Cavalcante, E.S., Gonçalves, C.R., Lima-Junior, S.E., Cardoso, C.A.L. & Antonialli-Junior, W.F. (2025b): Effect of seasonal variation on the cuticular chemical composition of *Atta laevigata* (Smith 1858) (Hymenoptera: Formicidae). – *Journal of Chemical Ecology* 51: 15.

Lopes, C.T. & Vasconcelos, H.L. (2011): Fire increases insect herbivory in a neotropical savanna. – *Biotropica* 43: 612–618.

MacMahon, J.A., Mull, J.F. & Crist, T.O. (2000): Harvester ants (*Pogonomyrmex* spp.): their community and ecosystem influences. – *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 31: 265–291.

- Marques, J.F., Alves, M.B., Silveira, C.F., Silva, A.A., Silva, T.A., Santos, V.J. & Calijuri, M.L. (2021): Fires dynamics in the Pantanal: impacts of anthropogenic activities and climate change. – *Journal of Environmental Management* 299: 113586.
- Martin, S.J., Vitikainen, E., Shemilt, S., Drijfhout, F.P. & Sundström, L. (2013): Sources of variation in cuticular hydrocarbons in the ant *Formica exsecta*. – *Journal of Chemical Ecology* 39: 1415–1423.
- Mazomenos, B.E., Athanassiou, C.G., Kavallieratos, N., Milonas, P. (2004): Evaluation of the major female *Eurytoma amygdali* sex pheromone components, (Z,Z)-6,9-tricosadiene and (Z,Z)-6,9-pentacosadiene for male attraction in field tests. – *Journal of Chemical Ecology* 30: 245–1255.
- Menzel, F., Morsbach, S., Martens, J.H., Räder, P., Hadjaje, S., Poizat, M. & Abou, B. (2019): Communication versus waterproofing: the physics of insect cuticular hydrocarbons. – *Journal of Experimental Biology* 222: jeb210807.
- Menzel, F., Blaimer, B.B., Schmitt, T. (2017): How do cuticular hydrocarbons evolve? Physiological constraints and climatic and biotic selection pressures act on a complex functional trait. – *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284: 20161727.
- Menzel, F., Zumbusch, M. & Feldmeyer, B. (2018): How ants acclimate: impact of climatic conditions on the cuticular hydrocarbon profile. – *Functional Ecology* 32: 657–666.
- Michelutti, K.B., Soares, E.R.P., Sguarizi-Antonio, D., Piva, R.C., Suárez, Y.R., Cardoso, C.A.L. & Antonialli-Junior, W.F. (2018): Influence of temperature on survival and cuticular chemical profile of social wasps. – *Journal of Thermal Biology* 71: 221–231.
- Mouillot, F. & Field, C.B. (2005): Fire history and the global carbon budget: a 1×1 fire history reconstruction for the 20th century. – *Global Change Biology* 11: 398–420.
- Myers, R.L. (2006): Convivir con el fuego - Manteniendo los ecosistemas y los medios de subsistencia mediante el Manejo Integral del Fuego. – *The Nature Conservancy*, Vol. 1, pp. 1–28.
- O’Fallon, S., Drager, K., Zhao, A., Suarez, A. & Pinter-Wollman, N. (2023): Foraging behaviour affects nest architecture in a cross-species comparison of ant nests. – *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 378: 20220146.
- Oliveira, M.R., Ferreira, B.H.S., Souza, E.B., Lopes, A.A., Bolzan, F.P., Roque, F.O., Pott, A., Pereira, A.M.M., Garcia, L.C., Damasceno-Jr, G.A., Costa, A., Rocha, M., Xavier, S., Ferraz, R.A. & Ribeiro, D.B. (2022): Indigenous brigades change the spatial patterns of wildfires, and the influence of climate on fire regimes. – *Journal of Applied Ecology* 59: 1279–1290.

- Pacheco, R. & Vasconcelos, H.L. (2012): Habitat diversity enhances ant diversity in a naturally heterogeneous Brazilian landscape. – *Biodiversity and Conservation* 21: 797–809.
- Paiva, R.V.S. & Brandão, C.R.F. (1995): Nests, worker population, and reproductive status of workers in the giant queenless ponerine ant *Dinoponera* Roger (Hymenoptera: Formicidae). – *Ethology Ecology & Evolution* 7: 297–312.
- Parr, C.L. & Andersen, A.N. (2008): Fire resilience of ant assemblages in long-unburnt savanna of northern Australia. – *Austral Ecology* 33: 830–838.
- Parr, C.L., Andersen, A.N., Chastagnol, C. & Duffaud, C. (2007): Savanna fires increase rates and distances of seed dispersal by ants. – *Oecologia* 151: 33–41.
- Paolucci, L.N., Schoereder, J.H., Brando, P.M. & Andersen, A.N. (2017): Fire-induced forest transition to derived savannas: cascading effects on ant communities. – *Biological Conservation* 214: 295–302.
- Pausas, J.G. & Keeley, J.E. (2009): A burning story: the role of fire in the history of life. – *BioScience* 59: 593–601.
- Pausas, J.G. & Parr, C.L. (2018): Towards an understanding of the evolutionary role of fire in animals. – *Evolutionary Ecology* 32: 113–125.
- Pereda-Gomez, M.E., Pessacq, P. & Elizalde, L. (2020): Stress-tolerant ants and the impact of quarries on an ant community in Patagonia. – *Journal of Arid Environments* 173: 104017.
- Pie, M.R. (2004): Foraging ecology and behaviour of the ponerine ant *Ectatomma opaciventre* Roger in a Brazilian savannah. – *Journal of Natural History* 38: 717–729.
- Ribas, C.R. & Schoereder, J.H. (2007): Ant communities, environmental characteristics and their implications for conservation in the Brazilian Pantanal. – *Biodiversity and Conservation* 16: 1511–1520.
- Richard, F.J., Hefetz, A., Christides, J.P. & Errard, C. (2004): Food influence on colonial recognition and chemical signature between nestmates in the fungus-growing ant *Acromyrmex subterraneus subterraneus*. – *Chemoecology* 14: 9–16.
- Richard, F.J., Poulsen, M., Drijfhout, F. & Jones, G. (2007): Specificity in chemical profiles of workers, brood and mutualistic fungi in *Atta*, *Acromyrmex*, and *Sericomyrmex* fungus-growing ants. – *Journal of Chemical Ecology* 33: 2281–2292.
- Sanders, N.J. & Gordon, D.M. (2002): Resources and the flexible allocation of work in the desert ant, *Aphaenogaster cockerelli*. – *Insectes Sociaux* 49: 371–379.
- Santos, P.G., Santos, E.G., Carvalho, I.G., Cardoso, C.A.L., Lima-Junior, S.E. & Antonialli-Junior, W.F. (2024): Hydrocarbons in Formicidae: influence of chemical footprints on ant behavioral strategies. – *The Science of Nature* 111: 24.

Santos-Junior, L.C., Michelutti, K.B., Bernardi, R.C., Silva, E.P., Cardoso, C.A.L. & Antonialli-Junior, W.F. (2022): You smell different! Temperature interferes with intracolony recognition in *Odontomachus brunneus*. – *Sociobiology* 69: e6235.

Sprenger, P.P., Burkert, L.H., Abou, B., Federle, W. & Menzel, F. (2018): Coping with the climate: cuticular hydrocarbon acclimation of ants under constant and fluctuating conditions. – *Journal of Experimental Biology* 221: jeb171488.

Sprenger, P.P., Gerbes, L.J., Sahm, J., Menzel, F. (2021a): Cuticular hydrocarbon profiles differ between ant body parts: implications for communication and our understanding of CHC diffusion. – *Current Zoology* 67: 531–540.

Sprenger, P.P., Hartke, J., Schmitt, T., Menzel, F., Feldmeyer, B. (2021b): Candidate genes involved in cuticular hydrocarbon differentiation between cryptic, parabiogenic ant species. – *G3* 11: jkab078.

Sprenger, P.P. & Menzel, F. (2020): Cuticular hydrocarbons in ants (Hymenoptera: Formicidae) and other insects: how and why they differ among individuals, colonies, and species. – *Myrmecological News* 30: 1–20.

Tschinkel, W.R. (2015): The architecture of subterranean ant nests: beauty and mystery underfoot. – *Journal of Bioeconomics* 17: 271–291.

TIBCO Software Inc. (2020): Data Science Workbench, version 14. – <http://tibco.com>

Tomas, W.F., Mourão, G.M., Campos, Z., Salis, S.M. & Santos, S.A. (2009): Intervenções humanas na paisagem e nos habitats do Pantanal. – Embrapa Pantanal, Corumbá, MS, 58 pp.

Valadares, L., Nascimento, D. & Nascimento, F.S. (2015): Foliar substrate affects cuticular hydrocarbon profiles and intraspecific aggression in the leafcutter ant *Atta sexdens*. – *Insects* 6: 141–151.

Van den Dool, H. & Kratz, P.D. (1963): A generalization of the retention index system including linear temperature programmed gas-liquid partition chromatography. – *Journal of Chromatography* 2: 463–471.

van Wilgenburg, E., Mariotta, I.V.M. & Tsutsui, N.D. (2022): The effect of diet on colony recognition and cuticular hydrocarbon profiles of the invasive Argentine ant, *Linepithema humile*. – *Insects* 13: 335.

Vasconcelos, H.L., Leite, M.F., Vilhena, J.M., Lima, A.P. & Magnusson, W.E. (2008): Ant diversity in an Amazonian savanna: relationship with vegetation structure, disturbance by fire, and dominant ants. – *Austral Ecology* 33: 221–231.

Vasconcelos, H.L., Maravalhas, J.B. & Cornelissen, T. (2017): Effects of fire disturbance on ant abundance and diversity: a global meta-analysis. – *Biodiversity and Conservation* 26: 177–188.

Vieira, A.S. & Antonialli-Jr, W.F. (2006): Populational fluctuation and nest architecture of *Ectatomma brunneum* (Hymenoptera: Formicidae) in remaining areas of pasture, Dourados-MS, Brazil. – *Sociobiology* 47: 275–287.

Viganó, H.H.G., Souza, C.C., Neto, J.F.R., Cristaldo, M.F., Jesus, L. (2018): Prediction and modeling of forest fires in the Pantanal. – *Revista Brasileira de Meteorologia* 33: 306–316.

Wagner, D., Tissot, M. & Gordon, D. (2001): Task-related environment alters the cuticular hydrocarbon composition of harvester ants. – *Journal of Chemical Ecology* 27: 1805–1819.

White, S.T. & Pickett, P.S. (1985): The ecology of natural disturbance and patch dynamics. – In: *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Orlando, FL, pp. 3–13.

Zavala, L.M., De Celis, R. & Jordan, A. (2014): How wildfires affect soil properties: a brief review. – *Cuadernos de Investigación Geográfica* 40: 311–332.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela 1. Média e desvio padrão dos compostos cuticulares da espécie *Dinoponera grandis*. ND=Composto não detectado.

Tempo de Retenção	Compostos	Índice calculado	Índice da literatura	Alta Frequência	Baixa Frequência
15,066	x-Eicosene (C _{20:x})	1993	1994	35.91±2.68	33.48±11.28
15,233	Eicosane (C ₂₀)	1999	2000	39.35±8.72	5.02±10.57
17,845	Heneicosane (C ₂₁)	2100	2100	19.60±7.29	7.76±2.78
20,355	x-Docosene (C _{22:x})	2191	2190	ND	12.64±5.83
37,592	Nonacosane (C ₂₉)	2900	2900	5.15±3.12	2.46±5.11
38,285	13-Methylnonacosane (13-Me C ₂₉)	2929	2932	ND	2.34±4.93
46,355	13-;17-Methyltritriacontane (13-;17-Me C ₃₃)	3323	3329	ND	0.85±1.80
Total compostos identificados (%)				100	64.56

Tabela 2. Média e desvio padrão dos compostos cuticulares da espécie *Dorymyrmex goeldii*. ND=Composto não detectado.

Tempo de Retenção	Compostos	Índice calculado	Índice da literatura	Alta Frequência	Baixa Frequência
15,066	x-Eicosene (X:C _{20:1})	1993	1994	23.05±18.29	40.40±27.18
15,233	Eicosane (C ₂₀)	1999	2000	29.26±31.83	23.98±27.74
17,845	Heneicosane (C ₂₁)	2100	2100	10.00±14.83	9.29±6.96
20,355	x-Docosene (X:C _{22:1})	2191	2190	4.04±7.83	1.92±2.34
28,611	Pentacosane (C ₂₅)	2500	2500	8.61±18.16	4.31±13.62
33,076	Heptacosane (C ₂₇)	2700	2700	0.80±1.68	3.87±5.45
37,592	Nonacosane (C ₂₉)	2900	2900	ND	10.05±16.18
38,285	13-Methylnonacosane (13-Me C ₂₉)	2929	2932	ND	0.45±1.02
39,204	3-Methylnonacosane (3-Me C ₂₉)	2971	2968	2.80±5.91	1.99±3.22
42,442	x,y-Dimethylhentriacontane (x,y-DiMe C ₃₁)	3126	3130	8.56±18.07	ND
46,355	13-,17-Methyltrtriacontane (13-,17-Me C ₃₃)	3323	3326	5.32±11.21	ND
Total compostos identificados (%)				92.43	96.24

Tabela 3. Média e desvio padrão dos compostos cuticulares da espécie *Ectatomma brunneum*. ND=Composto não detectado.

Tempo de Retenção	Compostos	Índice calculado	Índice da literatura	Alta Frequência	Baixa Frequência
15,066	x-Eicosene (X:C _{20:1})	1993	1994	20.06±3.77	30.16±7.93
15,233	Eicosane (C ₂₀)	1999	2000	22.59±9.29	18.53±7.36
17,845	Heneicosane (C ₂₁)	2100	2100	12.94±5.56	10.13±4.56
18,839	9-;11-Methylheneicosane (9-;11-Me C ₂₁)	2135	2136	5.07±4.85	1.31±2.06
20,355	x-Docosene (X:C _{22:1})	2191	2190	8.42±4.62	9.23±4.88
22,753	x-Tricosene (X:C _{23:1})	2282	2280	4.32±4.78	2.84±4.69
26,524	8-Methyltetracosane (8-Me C ₂₄)	2428	2426	3.09±4.06	2.27±4.52
29,448	5-Methylpentacosane (5-Me C ₂₅)	2546	2547	ND	0.21±0.20
30,081	3-Methylpentacosane (3-Me C ₂₅)	2572	2573	2.11±2.69	1.57±3.12
33,076	Heptacosane (C ₂₇)	2700	2700	4.82±7.23	9.97±15.84
36,638	2-Methyloctocosane (2-Me C ₂₈)	2854	2854	ND	0.73±1.10
37,592	Nonacosane (C ₂₉)	2900	2900	8.28±11.62	3.28±5.07
39,204	3-Methylnonacosane (3-Me C ₂₉)	2971	2968	ND	1.22±2.21
42,442	x,y-Dimethylhentriacontane (x,y-DiMe C ₃₁)	3126	3130	ND	0.98±1.40
45,045	2-Methyldotriacontane (2-Me C ₃₂)	3256	3254	ND	0.46±1.02
47,554	x,y-Dimethyltritriacontane (x,y-DiMe C ₃₃)	3386	3387	ND	0.20±0.61
49,935	Tetratriacontane (C ₃₄)	3495	3500	ND	0.21±0.63
Total compostos identificados (%)				96.27	93.32

Tabela 4. Média e desvio padrão dos compostos cuticulares da espécie *Ectatomma opaciventre*. ND=Composto não detectado.

Tempo de Retenção	Compostos	Índice calculado	Índice da literatura	Alta Frequência	Baixa Frequência
15,066	x-Eicosene (X:C _{20:1})	1993	1994	20.80±14.72	17.88±6.99
15,233	Eicosane (C ₂₀)	1999	2000	11.23±9.71	23.44±9.44
16,761	2-Methyleicosane (2-Me C ₂₀)	2063	2063	0.31±0.49	0.08±0.16
17,845	Heneicosane (C ₂₁)	2100	2100	8.13±4.40	10.59±3.36
18,839	9-;11-Methylheneicosane (9-;11-Me C ₂₁)	2135	2136	12.49±9.28	7.54±4.83
20,355	x-Docosene (X:C _{22:1})	2191	2190	11.02±5.54	13.85±4.60
20,481	Docosane (C ₂₂)	2200	2200	0.16±0.22	ND
22,753	x-Tricosene (X:C _{23:1})	2282	2280	10.50±8.04	6.43±4.73
26,524	8-Methyltetracosane (8-Me C ₂₄)	2428	2426	6.84±5.42	4.11±3.56
29,448	5-Methylpentacosane (5-Me C ₂₅)	2546	2547	0.12±0.14	0.27±0.33
30,081	3-Methylpentacosane (3-Me C ₂₅)	2572	2573	4.00±3.10	2.57±2.26
33,076	Heptacosane (C ₂₇)	2700	2700	4.81±9.62	2.64±3.07
36,638	2-Methyloctocosane (2-Me C ₂₈)	2854	2854	0.67±0.91	0.35±0.75
37,592	Nonacosane (C ₂₉)	2900	2900	1.71±3.30	0.66±1.08
39,204	3-Methylnonacosane (3-Me C ₂₉)	2971	2968	ND	0.80±1.59
39,854	Triacontane (C ₃₀)	3000	3000	0.18±0.37	ND
42,442	x,y-Dimethylhentriacontane (x,y-DiMe C ₃₁)	3126	3130	ND	1.24±2.46
45,045	2-Methyldotriacontane (2-Me C ₃₂)	3256	3254	ND	0.45±0.91
Total de compostos identificados (%)				92.97	92.90

Tabela 5. Média e desvio padrão dos compostos cuticulares da espécie *Ectatomma planidens*. ND=Composto não detectado.

Tempo de Retenção	Compostos	Índice calculado	Índice da literatura	Alta Frequência	Baixa Frequência
15,066	x-Eicosene (X:C _{20:1})	1993	1994	32.04±6.95	28.41±9.31
15,233	Eicosane (C ₂₀)	1999	2000	31.31±8.95	22.28±5.95
16,761	2-Methyleicosane (2-Me C ₂₀)	2063	2063	ND	0.12±0.25
17,845	Heneicosane (C ₂₁)	2100	2100	16.60±3.29	10.57±3.53
18,839	9-,11-Methylheneicosane (9-,11-Me C ₂₁)	2135	2136	ND	4.37±6.20
19,040	5-Methylheneicosane (5-Me C ₂₁)	2142	2140	ND	0.31±0.52
20,355	x-Docosene (C _{22:x})	2191	2190	3.99±5.28	12.75±3.63
20,481	Docosane (C ₂₂)	2200	2200	ND	0.31±0.52
22,753	x-Tricosene (C _{23:x})	2282	2280	ND	2.44±5.14
26,524	8-Methyltetracosane (8-Me C ₂₄)	2428	2426	ND	1.83±3.86
28,611	Pentacosane (C ₂₅)	2500	2500	0.65±1.37	ND
29,448	5-Methylpentacosane (5-Me C ₂₅)	2546	2547	ND	0.33±0.22
30,081	3-Methylpentacosane (3-Me C ₂₅)	2572	2573	ND	1.32±2.73
33,076	Heptacosane (C ₂₇)	2700	2700	0.90±1.90	0.95±1.88
36,638	2-Methyloctocosane (2-Me C ₂₈)	2854	2854	ND	0.36±0.76
37,592	Nonacosane (C ₂₉)	2900	2900	5.32±11.22	ND
39,613	x-Triacontene (C _{30:x})	2995	2995	ND	0.18±0.37
41,855	Hentriacontane (C ₃₁)	3100	3100	3.72±7.87	ND
42,442	x,y-Dimethylhentriacontane (x,y-DiMe C ₃₁)	3126	3130	ND	1.16±2.96
45,045	2-Methyldotriacontane (2-Me C ₃₂)	3256	3254	ND	1.18±3.06
47,554	x,y-Dimethyltritriacontane (x,y-DiMe C ₃₃)	3386	3387	ND	0.71±1.49
Total de compostos identificados (%)				94.53	89.76

Tabela 5. Média e desvio padrão dos compostos cuticulares da espécie *Pogonomyrmex naelegii*. ND=Composto não detectado.

Tempo de Retenção	Compostos	Índice calculado	Índice da literatura	Alta Frequência	Baixa Frequência
15,066	x-Eicosene (C _{20:x})	1993	1994	10.99±3.11	12.09±1.98
17,845	Eicosane (C ₂₀)	2100	2100	14.87±5.69	16.63±3.40
16,761	2-Methyleicosane (2-Me C ₂₀)	2063	2063	11.85±3.84	13.89±1.21
18,839	9-;11-Methylheneicosane (9-;11-Me C ₂₁)	2135	2136	30.24±10.37	31.87±5.69
19,040	5-Methylheneicosane (5-Me C ₂₁)	2142	2140	1.56±2.98	ND
20,355	x-Docosene (X:C _{22:1})	2191	2190	2.53±1.90	4.28±0.47
20,481	Docosane (C ₂₂)	2200	2200	ND	0.12±0.35
22,753	x-Tricosene (X:C _{23:1})	2282	2280	1.58±2.32	0.20±0.42
23,140	Tricosano (C ₂₃)	2300	2300	6.19±3.89	8.22±1.83
28,611	Pentacosane (C ₂₅)	2500	2500	1.19±0.70	1.82±0.26
29,448	5-Methylpentacosane (5-Me C ₂₅)	2546	2547	1.04±1.84	ND
37,592	Nonacosane (C ₂₉)	2900	2900	0.75±1.31	0.02±0.06
39,204	3-Methylnonacosane (3-Me C ₂₉)	2971	2968	0.52±0.60	1.08±0.28
39,613	x-Triacontene (C _{30:x})	2995	2995	0.20±0.34	0.17±0.16
41,855	Hentriacontane (C ₃₁)	3100	3100	0.42±0.92	ND
42,442	x,y-Dimethylhentriacontane (x,y-DiMe C ₃₁)	3126	3130	0.13±0.16	0.17±0.16
45,045	2-Methyldotriacontane (2-Me C ₃₂)	3256	3254	0.36±0.57	0.13±0.34
47,554	x,y-Dimethyltritriacontane (x,y-DiMe C ₃₃)	3386	3387	0.08±0.13	0.12±0.12
Total de compostos identificados (%)				84.47	90.66

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados apresentados demonstram de forma integrada que a composição dos hidrocarbonetos cuticulares em formigas é adaptável e influenciada pelas mudanças do ambiente. No Pantanal, a recorrência de incêndios, intensificada por mudanças climáticas, atua como força seletiva, promovendo o aumento de alcanos lineares de cadeias longas, que conferem maior impermeabilização cuticular e resistência à dessecação. De modo complementar, a análise temporal de *Atta laevigata* revelou que variações climáticas modulam de maneira consistente o perfil químico, com maior variação nos períodos quentes e úmidos.

Esses achados, obtidos por meio de análises cromatográficas, evidenciam que os HCs são mecanismos fisiológicos e de comunicação cruciais para a manutenção da integridade e da coesão social das colônias. Ao mesmo tempo, destacam o impacto das mudanças climáticas e das perturbações antrópicas, como os incêndios, sobre a ecologia e a evolução das comunidades de formigas. Compreender essa plasticidade química cuticular em diferentes contextos ambientais é fundamental para prever respostas adaptativas, avaliar vulnerabilidades e orientar estratégias de conservação em ecossistemas tropicais e subtropicais sujeitos a distúrbios, principalmente os de origem antrópica.