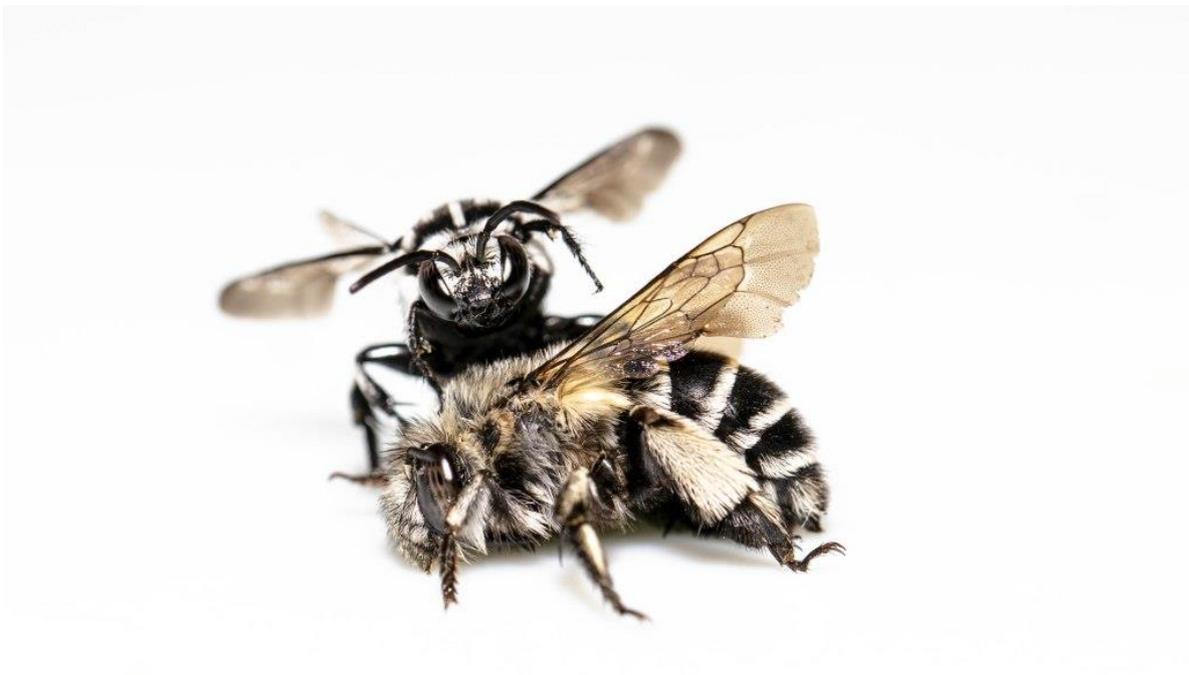




Sección de Biología
Universidad de La Laguna

Los perfiles de hidrocarburos cuticulares en abejas: análisis de la viabilidad como potenciales marcadores del cambio global.

The cuticular hydrocarbon profiles in bees: Analysis of viability as potential makers of global change



Trabajo de Fin de Grado

JESÚS PADRÓN GARCÍA

Tutorizado por Carlos Ruiz Carreira. Departamento de Biología

Animal, Edafología y Geología

Grado en Biología. Septiembre 2020

Contenido

Resumen.....	3
Abstract.	3
Introducción.	4
Objetivos.	5
Propiedades fisicoquímicas de los hidrocarburos cuticulares.....	6
Variabilidad interespecífica en los hidrocarburos cuticulares.	8
Variabilidad intraespecífica en los hidrocarburos cuticulares.....	10
Funciones.	11
Estrés hídrico.	12
Señalización y comunicación social.....	13
Otras funciones.	17
Aplicaciones de los hidrocarburos cuticulares en el Antropoceno.....	17
Detección de patógenos.....	17
Quimiotaxonomía.	19
Marcadores del cambio climático.....	20
Marcadores de estrés nutricional.....	22
Conclusiones.....	23
Bibliografía.	24

Resumen.

La señalización química es una de las formas más primitivas de comunicación en organismos vivos. Los hidrocarburos son una clase de compuestos carbonados que recubren la cutícula de todos los artrópodos conocidos, formando una capa semi fluida que proporciona protección contra agentes potencialmente dañinos en el medio y una vía de comunicación a nivel intra e interespecífico. Estas dos funciones presentan requerimientos opuestos que son el principal factor en torno al cual se modula el conjunto de hidrocarburos que posee un individuo o especie dada, llamado perfil cuticular. A su vez, este perfil experimenta cambios en respuesta a variaciones en su entorno ambiental y social, tales como el clima, la dieta, la edad o el ataque de patógenos. El hecho de que el perfil cuticular esté dotado de un gran dinamismo ante estos parámetros abre la posibilidad de que pueda ser utilizados como marcadores ambientales o agrícolas, siendo también pertinente que se conozcan las precauciones a tomar en su uso. Esto resulta de particular interés en su aplicación a insectos de gran relevancia medioambiental y humana como las abejas y abejorros (Apoidea), que cuentan con una gran diversidad de especies con estilos de vida diferentes, fomentando adaptaciones particulares de su perfil cuticular.

Palabras clave: Hidrocarburos, perfil cuticular, Apoidea, estrés hídrico, comunicación social, aplicaciones.

Abstract.

Chemical signaling is one of the most primitive forms of communication across all living beings. Hydrocarbons are a type of carbonated compound that covers the cuticle of all known arthropods, forming a semi fluid layer that provides protection against potentially harmful agents in the environment and a form of communication at intra and interspecific levels. These two functions have opposing requirements that are the main factor around which the hydrocarbons of a given individual or species, named cuticular profile, are modulated. This same profile experiences composition change in response to alterations of the environmental and social status, such as climate, diet, age or pathogens. The fact that the cuticular profile holds such dynamism to these parameters opens the possibility that it can be used as agricultural and environmental indicators, while also being aware of the precautions to take during their use. This is particularly interesting when applied to insects of great environmental

and human relevance, namely bees (Apoidea), which present a wide variety of lifestyles, encouraging particular adaptations of their cuticular profile.

Keywords: Hydrocarbons, cuticular profile, Apoidea, water stress, social communication, applications.

Introducción.

La comunicación química es una de las formas de comunicación más antiguas, encontrándose presente en los organismos más primitivos que se conocen. No por ello constituye un mecanismo de comunicación obsoleto para formas de vida actuales, puesto que el uso de señales químicas se encuentra presente en la totalidad de los organismos conocidos, siendo la causa de los comportamientos observados desde su maquinaria genética hasta los hábitos sociales de muchas especies (Wilson, 1970).

De forma algo más específica, las feromonas se encuentran entre las señales químicas más destacables, siendo sustancias volátiles que resultan efectivas en muy bajas concentraciones con el fin de provocar determinados comportamientos en otros individuos (Wyatt, 2003). Los conocimientos sobre la complejidad de estas señales químicas están particularmente bien fundados en los insectos, en los cuales se han descrito más de mil sustancias diferentes de este tipo (Howard y Bloomquist, 2005). Sin embargo, existen otro tipo de señales químicas que también aparecen ampliamente distribuidas en insectos. Se trata de los hidrocarburos cuticulares, cuyas funciones, mecanismos de regulación y forma en que se manifiestan en dicho grupo solo se comprenden de forma superficial por la comunidad científica (Menzel, Blaimer y Schmitt, 2017).

Los hidrocarburos cuticulares son compuestos que cubren el área epicuticular del exoesqueleto de todos los insectos conocidos, formando una capa que rodea al animal junto a otras sustancias como ésteres, alcoholes y ácidos grasos (Lockey, 1988). Esta capa protege a los insectos de la exposición a agentes externos que pueden ser dañinos como la abrasión o la desecación, y a su vez, proporciona una vía de comunicación para estos animales (Lockey, 1988; Howard y Blomquist, 2005).

Dependiendo de su estructura particular, los hidrocarburos cuticulares pueden actuar como feromonas de corto alcance (Howard y Blomquist, 2005; Mant et al., 2005; Nojima,

Shimomura, Honda, Yamamoto y Ohsawa, 2007). El conjunto de información proporcionado es determinado por el perfil de hidrocarburos cuticulares, esto es, la composición específica de hidrocarburos presentes en cada individuo, casta social o especie. Este perfil está compuesto por una diversidad de hidrocarburos que pueden variar en tamaño y estructura con una gran variedad de formas (Kather y Martín, 2012). Por ejemplo, se han descrito casi 1000 hidrocarburos diferentes en 78 especies de hormigas (Martin y Drijfhout, 2009).

La variación en los perfiles de hidrocarburos ocurre tanto a nivel intra como interespecífico, es decir no sólo se produce entre especies, sino que se ha observado como diferentes individuos de una misma especie presentan perfiles cuticulares distintos, diferencias que dependen de factores tales como la edad, el sexo, lugar de nidificación y casta social en especies de hábitos coloniales. Para estos casos, sin embargo, es más habitual que las diferencias sean cuantitativas, es decir, que se presenten en forma de diferentes proporciones de compuestos en vez de ausencia o presencia de los mismos (Kather y Martín, 2012). Por otra parte, se ha demostrado la existencia de factores abióticos, tales como la temperatura o la humedad, que también pueden generar alteraciones en los perfiles cuticulares de los insectos dentro de una misma especie (Otte, Hilker y Geiselhardt, 2018).

Objetivos.

Debido a la diversidad de funciones que presentan los hidrocarburos cuticulares, así como el amplio desconocimiento existente respecto a su fisiología y variabilidad, en esta revisión analizaremos la funcionalidad y variabilidad de los perfiles cuticulares de insectos, centrándonos en la superfamilia de himenópteros Apoideos, que incluye a las especies conocidas vulgarmente como abejas y abejorros, en un sentido amplio. El objetivo de esta revisión es comprender la variabilidad del perfil cuticular tanto a nivel intra e interespecífico debido a diferentes factores bióticos y abióticos para su uso potencial como marcadores de las poblaciones de Apoidea. El conocimiento detallado de sus funciones puede ser de gran importancia para sus aplicaciones en manejo y conservación de especies amenazadas, en o en la identificación de especies crípticas entre otros aspectos de notable utilidad humana.

Propiedades fisicoquímicas de los hidrocarburos cuticulares.

La amplia diversidad de hidrocarburos cuticulares es el resultado de dos caminos biosintéticos (Howard y Blomquist, 2005; Morgan, 2010) consistentes en la modificación de cadenas de átomos de carbono de longitud variable por la inserción de enlaces dobles (formando alquenos u olefinas), o grupos metilo (formando los metilalcanos); los cuales son capaces de combinarse de forma ocasional para generar formas que contienen simultáneamente insaturaciones y grupos metilo, las cuales reciben de nombre de metilalquenos (Kather y Martin, 2015). Estas cadenas carbonadas suelen oscilar entre los 21 a los 40 átomos de longitud, si bien existen formas de longitud inferior y superior a estas (Akino, 2006; Cvačka, Jiroš, Šobotník, Hanus y Svatoš, 2006; Sutton et al., 2013; Bien et al., 2019).

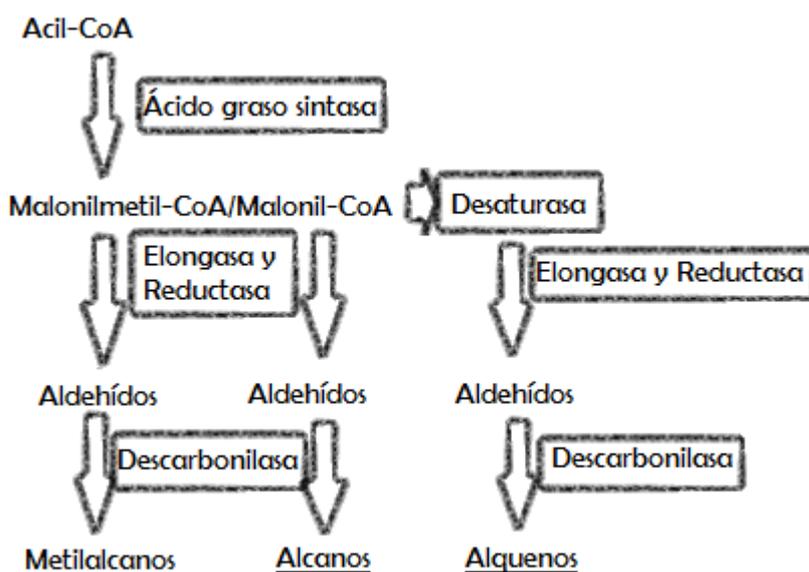


Fig. 1: Representación esquemática de las rutas de biosíntesis de los hidrocarburos cuticulares. La desaturasa para la ruta de alquenos puede actuar sobre malonilmetil-CoA para generar metilalquenos, combinando las dos rutas principales.

Las diferentes clases de hidrocarburos cuticulares difieren en propiedades fisicoquímicas que determinan su eficacia como agentes hidrofóbicos o como señales químicas, influenciando la viscosidad de la capa de hidrocarburos que rodea la cutícula (Menzel et al., 2017). Si comparamos la estructura de los hidrocarburos metilados o insaturados con las cadenas carbonadas de los n-alcanos, estos últimos parecen agregarse de forma mucho más organizada gracias a una conformación lineal por las fuerzas de Van der Waals. Cuando las

temperaturas son bajas, los hidrocarburos con enlaces estables promovidos por las fuerzas de Van der Waals pueden incluso cristalizar (Brooks, Brunelli, Pattison, Jones y Fitch, 2015; Maroncelli, Qi, Strauss y Snyder, 1982), lo cual mejora su capacidad para prevenir la desecación. Al mismo tiempo, aumenta la viscosidad de la capa de hidrocarburos, lo cual puede constituir un impedimento para la difusión de sustancias y el intercambio de hidrocarburos entre individuos, posiblemente limitando la capacidad de estos como señales químicas, debido también a la falta de una estructura única y distinguible.

Una mayor longitud de cadena de átomos de carbono favorece su estabilidad por fuerzas de Van der Waals, de tal forma que la adición de una unidad de $-CH_2$ a una cadena incrementa su valor de **temperatura de fusión o T_m** en aproximadamente $2^\circ C$ (Gibbs y Rajpurohit, 2010). En cambio, la adición de grupos metilo o dobles enlaces introduce disrupciones en la estructura cristalina, reduciendo la agregación de las moléculas, y con ello, su valor de T_m . La magnitud en la que este valor se reduce depende de la posición de los grupos metilo o las insaturaciones, pero es usualmente de efecto mucho mayor que la longitud de la cadena de átomos de carbono (Gibbs y Rajpurohit, 2010). El valor de T_m es de gran importancia, puesto que una vez superado, la pérdida de agua a través de la capa de hidrocarburos se incrementa (Gibbs, 2002). Por otra parte, refiriéndonos a funciones comunicativas, hay evidencias de que la longitud del compuesto no es un factor relevante para la capacidad de señalización química de los hidrocarburos (Châline, Sandoz, Martin, Ratnieks, y Jones, 2005; Dani et al., 2005; van Wilgenburg, Sulc, Shea y Tsutsui, 2010). Estos estudios demostraron que los insectos son capaces de discriminar fácilmente entre hidrocarburos con diferentes posiciones de grupos metilo y dobles enlaces a longitudes idénticas de cadenas de átomos de carbono, pero que no son capaces de diferenciar alcanos lineales homólogos, es decir, que poseen diferentes longitudes. De esta manera, los hidrocarburos insaturados o con grupos metilo asociados, pese a aumentar la fluidez de la capa cuticular, proporcionan una mejor vía para la comunicación química dada su conformación única con centros quirales, vía que no se ve afectada por la longitud de la cadena carbonada.

Es por esto que, a nivel fisiológico, el perfil de hidrocarburos cuticulares experimenta dos niveles de presión selectiva. En primer lugar, los compuestos deben tener un punto de fusión lo suficientemente alto como para proteger la cutícula del insecto a temperatura ambiente. Por otra parte, estos deben permanecer en una fase lo suficientemente fluida como para

permitir que las sustancias relevantes para la comunicación química puedan extenderse por la cutícula (Geiselhardt, Lamm, Gack y Peschke, 2010; Gibbs, 2002) y ser captadas por otros individuos. Es probable que la variación de perfiles de hidrocarburos en insectos se encuentre delimitada por estos dos requerimientos potencialmente contrarios (Menzel et al., 2017). Por tanto los perfiles de hidrocarburos de los insectos contienen una gran variedad de compuestos diferentes con sus propiedades fisicoquímicas particulares, haciendo de la *Tm* un rango de temperaturas en lugar de un punto concreto, con lo cual la desagregación de la capa de hidrocarburos tiene lugar de forma continua en lugar de a una temperatura concreta, solo desagregándose los compuestos con menor resistencia térmica en los puntos más bajos del intervalo (Gibbs, 1995).

Variabilidad interespecífica en los hidrocarburos cuticulares.

Los insectos manifiestan una gran diversidad de compuestos que, así como las proporciones relativas con que aparecen. En este apartado presentamos una compilación de los datos expuestos por diversas investigaciones con el fin de alcanzar una conclusión general en torno a la frecuencia de aparición de determinadas clases de hidrocarburos, centrándonos en Apoidea.

Un estudio analizó los perfiles cuticulares de 241 especies de himenópteros (Kather y Martin, 2015). Los resultados indicaron que los grupos más primitivos presentan ya la gran mayoría de alquenos y metilalcanos conocidos, sugiriendo que estos, junto a las rutas de biosíntesis asociadas se encontraban ya presentes al comienzo de la historia evolutiva de los himenópteros. Sin embargo, ciertas clases de hidrocarburos de mayor complejidad como los alcatrienos (alquenos con tres enlaces dobles), son producidos por un escaso número de especies (Kather y Martin, 2015).

Las metilolefinas o metilalquenos sólo se encontraron en especies del infraorden Aculeata, lo cual indica que la capacidad de combinar las dos rutas biosintéticas apareció de forma algo más tardía. Cuanto más complejo estructuralmente es un hidrocarburo, menos especies lo producen. En cambio, los hidrocarburos más básicos como los alcanos son producidos de manera casi universal entre los himenópteros. Los resultados mostraron que hubo correlación

negativa entre los alquenos y los metilalcanos, indicando que las especies tienden a especializarse en unos compuestos u otros (Kather y Martin, 2015).

Por otra parte, un estudio comparativo de los perfiles de diferentes especies de artrópodos incluyendo abejas y especies con diferentes hábitos sociales (solitarios, subsociales, coloniales primitivos y coloniales avanzados) mostró la existencia de tres hidrocarburos que sólo se encuentran en himenópteros (Pizzi, 2016). Las abejas en particular parecen haber diversificado la producción de diferentes alquenos, como es el caso del género *Bombus*, que presenta alquenos con una amplia diversidad de patrones dependiendo de la especie (Martin, Carruthers, Williams y Drijfhout, 2010). En otro estudio centrado en obreras de este género se realizan análisis de las secreciones de las glándulas tarsales y del tendón, que podrían ser fuentes secundarias de hidrocarburos cuticulares para las patas del animal. Los resultados revelan una configuración de alcanos y alquenos, incluyendo alcadienos (alquenos con dos enlaces dobles; Ayasse y Jarau, 2014).

En la especie eusocial *Melipona bicolor*, de la tribu Meliponini dentro de la familia Apidae, se ha resaltado esta misma tendencia a combinar alcanos lineales con alquenos (Abdalla, Jones, Morgan y Cruz-Landim, 2003). Sin embargo, otra especie social de la tribu Meliponini, *Tetragonisca angustula*, presenta perfiles de hidrocarburos en los que no solo aparecen alcanos y alquenos, sino también porciones considerables de formas metiladas particularmente abundantes en centinelas de la colonia (Balbuena, González y Farina, 2018). Tengamos en cuenta que la diversificación en la producción de alquenos en las abejas no implica la pérdida total de biosíntesis y uso de otros compuestos en determinados casos.

En hembras de las abejas solitarias *Osmia lignaria* y *Megachile rotundata*, pertenecientes a la familia Megachilidae y de gran interés agrícola, se observa la misma tendencia, con la predominancia de alcanos lineales y alquenos (Buckner et al., 2009). En otro estudio dedicado únicamente a *M. rotundata* se describió también la presencia de metilalcanos, si bien en proporciones bastante reducidas en comparación a alcanos lineales y alquenos (Guédot et al., 2013).

En *O. lignaria* y *M. rotundata* también se analizó la composición de las secreciones de la glándula de Dufour, una glándula abdominal exocrina que aparece en las hembras de abejas, avispa y hormigas, asociado al agujón o al ovopositor. Los resultados revelaron ciertas

coincidencias entre los perfiles cuticulares y glandulares de estas especies, siendo los alcanos lineales y los alquenos los hidrocarburos más abundantes de ambos, con una pequeña porción de metilalcanos. Sin embargo, las proporciones de cada compuesto variaron entre un perfil y el otro. (Pitts-Singer et al., 2017).

El análisis del perfil cuticular de *Ceratina calcarata*, perteneciente a la subfamilia Xylocopinae que presenta hábitos subsociales, considerados predecesores de costumbres coloniales avanzadas, reveló un predominio de alcanos lineales y alquenos como hidrocarburos cuticulares del insecto. Por su parte, dos de los alcanos encontrados se describieron como feromonas sexuales altamente conservadas en insectos (Pizzi, 2016).

Como podemos observar, independientemente del estilo de vida de las especies, las abejas parecen especializarse en la producción de alquenos combinados con altas proporciones de alcanos lineales de interés por su capacidad impermeabilizadora de la cutícula, si bien también tienden a aparecer formas metiladas en proporciones reducidas. Se puede esperar que el mantenimiento activo de varias rutas de biosíntesis diferentes para producir compuestos con utilidad semejantes sería innecesario y dificultaría la adquisición del perfil definitivo para un individuo determinado, lo cual explicaría la especialización de un determinado taxón en cada tipo de compuesto.

Variabilidad intraespecífica en los hidrocarburos cuticulares.

Muchas especies sociales destacan por la aparición de diferentes perfiles entre los diferentes individuos, lo que permite discriminación y reconocimiento entre unos y otros. En este apartado se mostrarán los resultados de algunos estudios que señalan cómo se manifiesta la variación intraespecífica en miembros de la superfamilia Apoidea.

Una investigación realizada sobre una especie social, la abeja sin aguijón *Melipona bicolor*, donde se analizaron los perfiles cuticulares de diferentes castas (Abdalla et al, 2003) mostró que esta especie presenta un perfil cuticular muy definido y estable desde el estado larvario. Este mismo perfil, sin embargo, varía considerablemente de una casta social a otra en lo referido a las proporciones en las que aparece cada compuesto; variaciones que podemos suponer que se atribuyen al funcionamiento intrínseco de la colonia (véase “señalización y comunicación social”). Por ejemplo, las obreras cuidadoras presentaron un perfil pobre en

ciertos hidrocarburos cuando se la compara a las reinas, lo cual resalta la posibilidad de que estas diferencias permitan a otros miembros de la colonia discriminar estas dos castas, teniendo en cuenta su cercanía en el nido. Además de esto se conjetura que el perfil de las cuidadoras les brinde la oportunidad de competir con las reinas depositando sus propios huevos sin ser detectadas.

Otro ejemplo es el de los zánganos, que presentaron un perfil poco diverso, lo cual puede deberse a que su función social en la colmena es pobre, y que por ello no requieren de una identidad química especialmente definida más allá de la identificación sexual. Además de esto, puede ser preferible que los zánganos carezcan de una identidad química precisa, dado que puede ser preferible que las reinas copulen con machos ajenos a la colonia.

De la misma forma, un estudio sobre otra especie social, la abeja sin aguijón *Tetragonisca angustula* revela diferencias en los perfiles cuticulares de los diferentes miembros de dos colonias de esta especie. Esta especie se caracteriza por la existencia de dos tipos de centinelas que patrullan el exterior de la colonia en busca de intrusos, algunos se dedican a revolotear alrededor de la entrada mientras que otros permanecen en el tubo de entrada (Balbuena et al., 2018).

El análisis del perfil cuticular reveló que, aparentemente, los centinelas que revolotean cerca de la entrada presentan mayores proporciones de alcanos lineales que aquellas abejas que desempeñan sus tareas dentro del nido, lo cual puede asociarse a que estos centinelas generalmente pasan más tiempo expuestos a la desecación, con lo cual requieren mayores cantidades de hidrocarburos que proporcionen protección ante esas condiciones (véase “Estrés hídrico”). Por otra parte, se observó que ambos tipos de centinelas poseen mayor cantidad de metilalcanos que las forrajeras y abejas que se encuentran dentro del nido. Se podría conjeturar que la presencia de estas formas metiladas puede estar implicada en funciones de reconocimiento y discriminación de intrusos que desempeña esta casta social.

Funciones.

Los hidrocarburos cuticulares cumplen una gran variedad de funciones en los insectos, que van desde evitar el estrés hídrico a participar en la señalización y comunicación inter e intraespecífica. En esta sección se destacan las funciones más relevantes.

Estrés hídrico.

Una función fundamental es prevenir que el animal experimente desecación debida a estrés ambiental, habiéndose demostrado que los insectos cuya cutícula se desprovee de su capa de hidrocarburos experimentan una pérdida de agua de 10 a 100 veces mayor (Hadley, 1994; Gibbs y Rajpurohit, 2010). La mayoría de los insectos pueden excretar hidrocarburos y adherirlos a su cutícula, y algunos a superficies externas como las paredes de nidos, proporcionando una función impermeabilizadora, mediante la agregación de las diferentes moléculas de hidrocarburos de carácter hidrofóbico, que forman una barrera física impermeable. Un ejemplo en abejas es la glándula de Dufour, que destaca por su función en las hembras de la familia Colletidae, o abejas del celofán, ya que segregan una sustancia similar al celofán mediante esta glándula cuya función principal es la impermeabilización de las paredes interiores de las celdas de los nidos (Almeida, 2008). Otros casos particulares de esta función impermeabilizadora se dan en las abejas *Halictus hesperus* (Brooks y Cane, 1984), *Proxycopa olivieri* y *Xylocopa sulcatipes* (Kronenger y Hefetz, 1984).

Además, el perfil de hidrocarburos de un individuo no es un complejo estático, sino una unidad de gran dinamismo que puede variar su composición en hidrocarburos con diferentes propiedades como respuesta a múltiples factores (ver más abajo; Otte et al., 2018; Chown, Sørensen, y Terblanche, 2011). Estos cambios de composición de compuestos cuticulares ocurren en cortos períodos de tiempo de alrededor de un día (Howard, Howard y Colquhoun, 1995; Kwan y Rundle, 2010; Savarit y Ferveur, 2002; Stinziano, Sové, Rundle y Sinclair, 2015).

Existen dos tipos de respuesta al estrés hídrico. Un primer mecanismo consiste en ***cambios en la composición de hidrocarburos*** presentes en la cutícula. Por ejemplo, en un estudio realizado en la hormiga *Pogonomyrmex barbatus*, la exposición a climas cálidos y secos resultó en cambios de composición de hidrocarburos cuticulares en las obreras que fundamentalmente desempeñan su labor fuera del hormiguero (Wagner et al., 1998; Wagner, Tissot y Gordon, 2001). Estos resultados coinciden con otros estudios que mostraron que escorpiones y escarabajos de zonas áridas experimentaban cambios en sus perfiles de hidrocarburos cuticulares de manera estacional (Hadley, 1977; Toolson y Hadley, 1979). Es importante resaltar que igualmente se pueden producir respuestas fenotípicas similares por la exposición a temperaturas demasiado bajas, que también suponen un riesgo de desecación

(Ala-Honkola et al., 2018). Otros estudios observaron cambios en el perfil cuticular aparentemente asociados al fotoperíodo (Gershman, Toumishey y Rundle, 2014; Kent, Azanchi, Smith, Chu y Levine, 2007). Todo esto sugiere la posibilidad de que las alteraciones fenotípicas en el perfil de hidrocarburos puedan encontrarse asociadas a variaciones estacionales.

Otro mecanismo de respuesta a condiciones de estrés hídrico es el ***aumento en la cantidad de hidrocarburos cuticulares***. Este mecanismo se observó en escarabajos (Hadley, 1977; Engl et al., 2018), moscas (Noorman y Den Otter, 2002), escorpiones (Gefen, Talal, Brendzel, Dror y Fishman, 2015) así como dos hormigas del género *Myrmica* (Sprenger et al., 2018). Esta respuesta parece ser exclusiva de algunos grupos y específica frente al aumento de temperatura, no teniendo lugar ante una disminución de esta (Kalra, Parkash y Aggarwal, 2014; Menzel, Zumbusch y Feldmeyer, 2018; Hadley 1977).

Señalización y comunicación social.

Otra de las funciones más importantes de los hidrocarburos cuticulares, es la creación de una vía de señalización y comunicación química tanto intra como interespecífica que permite a los insectos reconocer la naturaleza de otros individuos, dando lugar a una enorme diversidad de interacciones dependiendo del vínculo que estos presenten (Lockey, 1988; Howard y Blomquist, 2005).

Es importante destacar que los hidrocarburos cuticulares actúan esencialmente como señales químicas. La labor de recibirlas se atribuye típicamente a la recepción antenal (Fielde, 1901, 1903). Concretamente las sensilas *basicónicas* parecen ser las responsables de percibir los hidrocarburos cuticulares (Nakanishi, Nishino, Watanabe, Yokohari y Nishikawa, 2009, 2010; Sharma et al., 2015). Se ha demostrado que la morfología de las sensilas se encuentra sujeta a un cierto dimorfismo sexual (Ghaninia et al., 2018), sugiriendo una relación entre la morfología y funcionalidad de estos órganos dependiendo del sexo, la casta social y sus necesidades de reconocimiento de otros individuos. Algunos autores sugieren que los insectos podrían reconocer un nuevo fenotipo para un individuo comparándolo con el suyo propio (Mateo, 2010; Otte, Hilker y Geiselhardt, 2016; Weddle et al., 2013), asumiendo que los insectos sean capaces de efectuar dicha comparación para reconocer congéneres.

Un aspecto de interés es la aparente disminución de receptores químicos que se da en abejas cuando éstas abandonan los hábitos sociales y desarrollan un estilo de vida solitario de forma secundaria. Se realizó un estudio (Wittwer et al., 2017) en torno a la familia Halictidae, que incluye tanto a especies primitivas de vida solitaria, como a especies que han desarrollado un estilo de vida colonial y otras que han perdido este carácter y regresado a vivir en solitario, así como algunas especies que presentan polimorfismo social, con poblaciones solitarias y otras sociales. En este estudio quedó evidenciado que, de forma general, las especies eusociales presentan una mayor densidad de sensilas *basiconicas* que aquellas con hábitos solitarios, si bien no se observaron diferencias entre especies primitivas y sociales al adquirirse los hábitos coloniales. Es probable que este carácter fuese el que permitiese el desarrollo de tales costumbres sociales en primer lugar. En todo caso, estos resultados se mantuvieron incluso dentro de una misma especie que combina ambos tipos de vida. Lo más probable es que las especies solitarias requieran una menor precisión cuando reciben e integran señales de otras abejas que las especies coloniales, pues no necesitan identificar si otros individuos pertenecen a su colmena o si pertenecen a una determinada casta social.

De esta manera, los insectos reciben señales por vía olfatoria que les permiten identificar a otros individuos. Esto es de una importancia fundamental para comportamientos tales como la depredación, la parasitación o el reconocimiento de individuos del sexo opuesto con los que aparearse (Otte et al., 2018). Un ejemplo de esta función comunicativa se da en hembras de las abejas solitarias *Osmia lignaria* y *Megachile rotundata*, las cuales marcan sus nidos con señales olfatorias de sus propias cutículas y secreciones abdominales, posiblemente al salir y entrar en este, que les sirven para distinguir los nidos ajenos del propio (Buckner et al., 2009). Asimismo, la detección de una fracción predominante de alquenos cuticulares en *M. rotundata* que presentan variaciones entre hembras vírgenes jóvenes y hembras adultas, y la consiguiente estimulación de la actividad sexual de los machos por el perfil cuticular de las hembras jóvenes indica que estas variaciones permiten determinar el estado sexual de unos individuos y otros, asistiendo al reconocimiento visual en el apareamiento (Paulmier et al., 1999).

En especies sociales, determinadas conductas transmiten señales mediadas por la percepción de hidrocarburos cuticulares. Esto queda evidenciado en individuos recolectores de *Apis mellifera*, los cuales regresan a la colonia tras encontrar fuentes de alimento provechosas y

realizan maniobras de vuelo alrededor del nido que exponen porciones volátiles de sus hidrocarburos al resto de miembros de la colonia, promoviendo su reclutamiento para la recolección de alimento (Balbuena, González y Farina, 2019). Conductas de reclutamiento similares se han documentado en el género *Bombus* (Ayasse y Jarau, 2014).

De igual forma, los hidrocarburos cumplen una función fundamental en las abejas reinas. En particular, se han descrito hidrocarburos presentes en su perfil cuticular que utilizan para reprimir la actividad sexual de las obreras que intentan depositar sus propios huevos. Esto ocurre bien con la finalidad de inhibir competiciones internas y someter así a las obreras o como una simple señal de la presencia de una reina fértil y saludable que puede acarrear la función reproductiva en la colonia (Ayasse y Jarau, 2014; Oi et al., 2015; Pizzi, 2016).

Por otra parte, la existencia de diferencias cuantitativas entre individuos de colonias diferentes dentro de la misma especie indica que tiene lugar algún tipo de homogeneización del olor que permite a los insectos discernir si un ejemplar pertenece a su colonia o no. Esta función parece verse asociada al intercambio de hidrocarburos tanto cuando ocurren interacciones entre miembros de la colonia como cuando los componentes cuticulares se adhieren a las paredes del nido y pasan de un individuo a otro (Bos, Grinsted y Holman, 2011).

Sin embargo, por muy atractivas que resulten conductas de homogeneización de olor colonial por medio del entorno o interacción entre individuos, no pueden generalizarse. Puesto que pese a encontrarse bien fundada en hormigas (Lenoir, Fresneau, Errand y Hefetz, 1999), se ha demostrado que apoideos como los abejorros (género *Bombus*) (Ayasse y Jarau, 2014) no parecen participar demasiado en conductas de alimentación entre individuos (trofalaxis) y aseo o acicalamiento social (*allogrooming*). La generación de los perfiles cuticulares característicos de una colonia en *Apis mellifera* podrían darse no por conductas sociales que provoquen intercambio de compuestos, sino por una combinación de factores genéticos de parentesco y la exposición a condiciones ambientales fuera y dentro del nido que modulan la ruta de biosíntesis de hidrocarburos cuticulares (Vernier et al., 2019).

Los hidrocarburos cuticulares juegan un papel clave en la señalización en las especies patógenas y parásitas. Algunas especies parásitas de insectos sociales presentan una estrategia conocida como **camuflaje químico**, que consiste en aprovecharse de la adhesión de hidrocarburos del material del nido procedentes de sus huéspedes para incorporarlos a su

cutícula, consiguiendo así integrarse en colonia de la especie huésped (Lenoir, d'Etterre, Errard y Hefetz, 2001; Emery y Tsutsui, 2016). El hecho de que incluso las variaciones existentes entre colonias diferentes de la misma especie aparezcan en el perfil del parásito indican que este obtiene hidrocarburos directamente de los huéspedes cuando invade la colonia (Martin y Bayfield, 2014).

Otra estrategia de ciertas especies parásitas de insectos de costumbres sociales es la **insignificancia química**, portando perfiles de hidrocarburos cuticulares pobres en señales químicas que puedan alertar a los miembros de la colonia de su presencia, predominando formas como los n-alcános (Nehring, Dani, Turillazzi, Boomsma y d'Etterre, 2015). En estos casos se consigue la falta de una respuesta defensiva por parte de la colonia al no poder esta identificar a la especie parásita como un agente ajeno a esta (Polidori, Geyer y Schmitt, 2020). Cabe mencionar que en muchas especies las estrategias de camuflaje e insignificancia química pueden combinarse. De manera que el parásito se adentra en la colonia portando escasas señales químicas en su perfil para posteriormente adquirirlas directamente de su huésped una vez consigue infiltrarse (Lenoir et al., 2001; Lorenzi y d'Etterre, 2019).

Sin embargo, otras especies parásitas optan por una estrategia conocida como **mimetismo químico** que consiste en imitar el perfil de hidrocarburos de su huésped directamente, sintetizándolos ellas mismas (Lenoir et al., 2001, von Beeren, Hashim y Witte, 2012; Guillem et al., 2014). El hecho de que se observen ligeras variaciones isoméricas indica que el parásito sintetiza sus propios perfiles cuticulares en similitud con los de sus huéspedes, dada la gran dificultad que implicaría replicarlo completamente (Strohm et al., 2008).

Otra estrategia es la producción de compuestos con **función repelente** como el dodecil acetato. El uso de este compuesto repelente, asiste a la hora de conseguir invadir una colonia ajena a (Ayasse y Jarau, 2014). Aparte de lo ya mencionado, los hidrocarburos cuticulares también pueden mediar en el reconocimiento entre especies convivientes mutualistas o parabióticas (Menzel, Blüthgen y Schmitt, 2008; Lang y Menzel, 2011; Menzel, Orivel, Kaltenpoth y Schmitt, 2014).

Finalmente, este mecanismo de comunicación juega un papel evolutivo particularmente destacable, ya que la selección reiterada de determinados individuos en base a su perfil de hidrocarburos, el cual puede ser promovido por una serie de factores ambientales, podría

generar un cierto aislamiento reproductivo (Coyne y Orr 2004), lo que supone un motor para la aparición de nuevas especies (Pfennig et al., 2010).

Otras funciones.

Algunas otras funciones menos estudiadas que parecen estar asociadas a los hidrocarburos cuticulares es la protección contra microbios, formando una especie de barrera física (Wurdack, Polidori, Keller, Feldhaar y Schmitt, 2017), la lubricación de la cutícula (Cooper et al., 2009), y la asistencia a la hora de adherirse a ciertas superficies (Drechsler y Federle, 2006; Wüst y Menzel, 2017). Al igual que ocurre con las funciones protectoras y señalizadoras de los hidrocarburos cuticulares, no podemos descartar la existencia de requerimientos particulares para cada una de estas funciones que podrían encontrarse en conflicto, siendo necesarias investigaciones que profundicen nuestros conocimientos sobre estas funciones adicionales.

Aplicaciones de los hidrocarburos cuticulares en el Antropoceno.

Los hidrocarburos cuticulares presentan algunas características entre las que destacan 1) alta variabilidad intra e interespecífica, 2) especificidad, 3) universalidad al estar presentes en todos los artrópodos en sus diferentes fases de sus ciclos de vida, 4) sensibilidad de respuesta a factores de estrés, 5) alta estabilidad biológica, habiéndose documentado como perfiles cuticulares permanecieron inalterados durante 20 años almacenados a temperatura ambiente (Martin et al., 2009), y 6) facilidad de análisis, bajo costo y alta precisión en su caracterización mediante cromatografía de gases acoplada a espectrometría de masas (GC/MS por sus siglas en inglés).

Debido a las características mencionadas, los hidrocarburos cuticulares se presentan como marcadores prometedores para analizar los efectos del cambio global en las abejas y otros insectos. A continuación, destacamos algunas de sus aplicaciones experimentales que están desarrollándose en la actualidad en el campo de la biología.

Detección de patógenos.

Si tenemos en cuenta la ya establecida importancia de los hidrocarburos como vía de comunicación y señalización química, resulta interesante la proposición de que los individuos afectados por parásitos puedan reflejarlo en su perfil cuticular con el fin de activar un sistema

de defensa colectivo que trate de retener su invasión de la colonia, a la par que el parásito trata de evitar ser percibido y continuar su avance.

De acuerdo con esta idea, existen evidencias claras de la existencia de estas alteraciones en el perfil cuticular que a su vez modulan el funcionamiento de la colonia. Por ejemplo, ciertos hongos entomopatógenos como *Beauveria bassiana* y *Metarhizium anisopliae* pueden degradar el perfil de hidrocarburos de los insectos y causar alteraciones significativas en unas horas (Otte et al., 2018).

Un caso bastante estudiado por su efecto en la apicultura es el del ácaro *Varroa destructor*, un ácaro ectoparásito que emplea el mimetismo químico para invadir a sus huéspedes, la abeja melífera asiática *Apis cerana* y más recientemente a la abeja melífera europea *Apis mellifera* (Le Conte et al., 2015). Este ácaro es fuente de graves daños en las colmenas de esta especie y con ello pérdidas económicas considerables, en gran medida gracias a su capacidad de transmitir otros patógenos al alimentarse de la hemolinfa de las abejas, como el virus DWV, causante del síndrome de deformación de las alas (Dainat, Evans, Chen, Gauthier y Neumann, 2012). Varios estudios han evidenciado que el ácaro provoca cambios en el perfil cuticular de los individuos afectados (Richar, Aubert y Grozinger, 2008). Salvy et al. (2001), sin embargo, presenta evidencias de que la edad del individuo tiene un efecto significativo en la forma en que cambia el perfil cuticular y que diferentes clases de compuestos nos permiten discernir la presencia del *V. destructor* en cada fase del ciclo de vida de *A. mellifera*. Por otra parte, tanto Richard, Aubert y Grozinger (2008) como Salvy et al. (2001) muestran resultados que dan a entender que las variaciones del perfil cuticular ante la presencia de parásitos y patógenos pueden ser específicas de cada colmena. Por lo cual es posible que estas variaciones estén predisuestas a factores de parentesco genético entre los individuos de una misma colonia.

De la misma forma que se registran alteraciones proporcionales en el perfil cuticular de los individuos infectados, Annoscia, Del Piccolo y Nazzi (2012) muestran que los individuos enfermos desde su período de incubación en zonas de cría sufren disminuciones en la cantidad total de hidrocarburos en su perfil, posiblemente por interferencias del patógeno en el desarrollo de la cutícula. Esto expone al individuo a mayores pérdidas de agua por transpiración y a posibles futuras infecciones por parte de otros parásitos como hongos o bacterias, comprometiendo su supervivencia y la del resto de la colonia.

Cuando un individuo es atacado por el ácaro, el resto de los miembros de la colonia parecen ser capaces de detectar las alteraciones y desencadenar mecanismos de respuesta fisiológicas y sociales (Hernández López, Riessberger-Gallé, Crailsheim y Schuehly, 2017). Sin embargo, los diferentes estudios no parecen demasiado concluyentes, pues se han observado diferentes tipos de reacciones a abejas afectadas. Richard et al. (2008) describe tanto reacciones violentas y rechazo hacia individuos estimulados inmunológicamente, posiblemente con la intención de expulsarlos de la colonia, como la observación de comportamientos de cuidado como el acicalamiento hacia los infectados. Se conjetura que estos casos sean debidos a un intento por parte de la colonia de “diluir” la carga patogénica total en la colonia y así obtener una cierta inmunidad colectiva. Es posible que la colonia reaccione de manera diferente dependiendo del tipo de amenaza y que las alteraciones en el perfil cuticular transmitan esta información al resto de individuos, poniéndose en marcha la respuesta más apropiada. Por ejemplo, Cappa, Bruschini, Protti, Turillazzi y Cervo, (2016) demuestra que los centinelas reaccionan de manera particularmente violenta a abejas forrajeras ajenas al nido que presentan alteraciones en su perfil cuticular causadas por *V. destructor*.

Quimiotaxonomía.

Dada la amplia diversidad proporcional de compuestos que podemos encontrar en el perfil cuticular de los insectos incluso a nivel de especie (Abdalla et al., 2003), los hidrocarburos constituyen una herramienta con gran potencial para la identificación de especies crípticas. Anyanwu, Molyneux y Phillips (2000) demuestran que se pueden usar ligeras variaciones cuantitativas en el perfil cuticular para separar cuatro variedades diferentes del mosquito *Anopheles gambiae sensu stricto* con un grado de segregación del 95%. Esto resulta particularmente prometedor si puede aplicarse a regiones en las que convivan estas variedades bajo unas mismas condiciones ambientales que puedan asemejar sus perfiles cuticulares. Por otra parte, Ye, Li, Zhu, Zhu y Hu (2007) muestran en un estudio posterior la capacidad de discriminar con éxito 6 especies de moscas necrófagas a partir de extractos cuticulares de exuvias de las mismas de manera simple y poco costosa. Consideramos que es necesario estudiar si estos modelos de segregación son extrapolables a otros insectos, entre ellos, la superfamilia Apoidea.

Además de esto, también existe un estudio (Moore, Adam y Drijfhout, 2013) en el que se presenta la posibilidad de usar las variaciones intrínsecas al desarrollo larvario de perfil cuticular de la mosca *Lucilia sericata* con la finalidad de datar el periodo *post mortem*. En este estudio se consigue estimar la fase del ciclo de vida, y en algunos casos, al día exacto de desarrollo del animal. Esto abre la posibilidad de usar esta herramienta para fines aplicados a las abejas, entre los que podría encontrarse su uso para determinar el momento de colapso de colmenas en la industria apícola.

Marcadores del cambio climático.

Como hemos mencionado anteriormente se conocen fenómenos de alteración del perfil cuticular de insectos ante variaciones climáticas como son aumentos de temperaturas, cambios de humedad, incrementos en la radiación solar, aumento de las precipitaciones o debido al estrés osmótico en especies acuáticas (e.g. Gingrich, 1975; Wagner et al., 1998, Wagner et al., 2001; Hadley, 1977; Toolson y Hadley, 1979; Botella-Cruz et al., 2017; Sprenger y Menzel, 2020).

Otra posible fuente de variación es la radiación solar. Un estudio realizado por Gingrich (1975) expuso que en la cucaracha *Periplaneta americana* se incrementa la concentración total de hidrocarburos tras la exposición a luz ultravioleta. Es posible que los hidrocarburos también protejan a los insectos de radiaciones citotóxicas, lo cual podría resultar de interés para medir el impacto del cambio climático por medio de perfiles cuticulares de abejas que manifiesten esta respuesta.

Estas propiedades abren un amplio y prometedor campo de aplicación como marcadores para estudiar los efectos del cambio climático en las abejas. Por ejemplo, una tendencia observada en insectos de costumbres sociales es que las castas que pasan la mayor parte del tiempo expuestas al estrés ambiental fuera del nido, donde desempeñan sus tareas, como forrajeras o centinelas tienden a poseer perfiles cuticulares con mayor proporción de compuestos como los alcanos lineales, que proporcionan mayor protección ante el riesgo de desecación (Sprenger, Burkert, Abou, Federle y Menzel, 2018; Abdalla et al., 2003; Balbuena et al., 2018). Esto implica que tal vez los individuos que permanecen fuera del nido sean especialmente valiosos como marcadores del estrés ambiental y que otras castas como las cuidadoras o las reinas no manifiesten estas alteraciones, o las manifiesten de manera atenuada, al

mantenerse resguardadas del estrés ambiental durante el funcionamiento habitual de la colonia. De igual forma, al estar presentes en todas las fases del ciclo de vida de los insectos, abre la posibilidad de analizar los efectos del aumento de temperatura sobre el desarrollo larvario de las abejas y otros insectos (e.g. Rajpurohit et al., 2017).

Sin embargo, pese a que ciertas alteraciones del perfil de hidrocarburos pueden ser predecibles, es importante tener en cuenta que estudios como el realizado por Sprenger et al. (2018) muestran que no todas las especies modulan su perfil de hidrocarburos de la misma forma en respuesta a tratamientos de temperatura, humedad y fluctuaciones de estos parámetros. Por ejemplo, este estudio se llevó a cabo sobre dos hormigas del género *Myrmica*, *M. ruginodis* y *M. rubra*, las cuales se diferencian en el hecho de que solo la primera de ellas presenta alcadienos como parte de su perfil cuticular. En consecuencia, la forma en la que cada especie moduló sus proporciones de hidrocarburos fue diferente. Parte de esta variación en las formas de respuesta de los insectos a su entorno podría también manifestarse en la forma de variaciones en la longitud de sus compuestos (Otte et al., 2018). Sin embargo, estos cambios en la biosíntesis de compuestos cuticulares podrían no resultar provechosos si tenemos en cuenta el escaso efecto de la longitud de un hidrocarburo en su punto de fusión.

A su vez, debemos tener en cuenta que, acorde a las propiedades fisicoquímicas de los hidrocarburos, los insectos modulan su perfil cuticular en torno a un conjunto de funciones con requerimientos que pueden ser dispares. La abundancia de compuestos lineales como los alcanos en un perfil cuticular proporciona la protección más eficiente contra agentes desecantes, pero perjudica el desempeño de otras funciones como la lubricación de las articulaciones del animal o la creación de una vía olfatoria de señalización química que se ve promovida por la presencia de compuestos de estructura disruptiva como los metil alcanos o los alquenos que no solo proporcionan más información química sino que incrementan la fluidez de la capa de hidrocarburos que recubre el cuerpo (Menzel et al., 2017; Sprenger et al., 2018). Con esto pretendemos mostrar que la modulación del perfil de hidrocarburos es compleja y atiende a varias necesidades del animal. Es por esto que consideramos necesario que se conozca el perfil estándar de las especies que sean objeto de estudio, incluyendo el tipo y proporciones de compuestos que estas suelen presentar, y a su vez, como reacciona su perfil cuticular a las alteraciones climáticas para compensarlas y mantener una viscosidad apropiada de la capa de hidrocarburos.

Marcadores de estrés nutricional.

Diferentes estudios han demostrado que la alimentación puede tener un efecto en su perfil de hidrocarburos (Otte et al., 2016), con estudios que muestran el efecto de la dieta en un período de dos semanas (Geiselhardt, Otte y Hilker, 2012).

Esencialmente, la dieta podría aportar al perfil cuticular de dos maneras. Por una parte en **forma de precursores** de la ruta de biosíntesis de hidrocarburos (Otte, Hilker y Geiselhardt, 2015; Pennanec'h, Bricard, Kunesch y Jallon, 1997); o bien **incorporando hidrocarburos de la dieta** al perfil cuticular directamente (Otte et al., 2018). Principalmente, se presentan evidencias de que hay especies que adquieren sus hidrocarburos directamente **del tipo de alimento ingerido**; de manera que se hayan coincidencias entre el perfil de una especie y aquellas de las que se alimenta (Liang y Silverman, 2000; Akino, Nakamura y Wakamura, 2004; Piskorski, Trematerra y Dorn, 2010; Portugal y Trigo 2005). Por otra parte, existen evidencias de que **la cantidad de alimento ingerido** también puede alterar el perfil cuticular. Por ejemplo, las condiciones de inanición parecen provocar cambios considerables en el perfil cuticular de tal forma que las tijeretas juveniles (*Forficula auricularia*) transmiten la necesidad de alimento a su madre por medio de su perfil cuticular, afectando su actividad recolectora y reproductiva (Mas, Haynes y Kölliker, 2009; Mas y Kölliker, 2011). Simultáneamente, el perfil cuticular de la madre indica el estado de la provisión nutricional a las crías, estimulando o inhibiendo el canibalismo entre ellas (Wong, Lucas y Kölliker, 2014).

En abejas, las larvas no ingieren ningún alimento del medio ambiente durante el período de desarrollo larvario, por lo que dependen de las reservas de energía obtenidas del polen recogido por la madre. Esto hace que las abejas sean un modelo interesante para testar los efectos del estrés nutricional sobre el éxito reproductor y en el posterior desarrollo de las crías. En este sentido los hidrocarburos cuticulares pueden jugar un papel fundamental para la caracterización tanto de la ecología nutricional como del estrés nutricional, ya que se ha demostrado que el polen contiene hidrocarburos y ceras similares a los presentes en la cutícula (Annoscia et al., 2017). Esto implica que sería posible detectar casos de estrés nutricional causados por la falta de alimento por medio del perfil cuticular de una especie, posiblemente por insuficiencia de fuentes de polen y néctar en abejas, así como

potencialmente identificar las principales fuentes polínicas, para lo cual es necesario que sepamos cómo afecta este factor al perfil cuticular y de qué manera se manifiesta.

Todo lo anteriormente expuesto implica dos cosas. Por una parte, se deben realizar estudios experimentales en laboratorio, ya que en individuos en condiciones naturales se pueden generar variaciones en el perfil debido a multitud de factores que influirían sobre los objetivos del estudio. Además de esto, se vuelve importante conocer la dieta típica del animal y que compuestos obtiene de la misma con el fin de replicar estas condiciones con la mayor fidelidad posible cuando se estudia a estos organismos.

De igual manera, otra posible aplicación es la detección temprana de especies introducidas en un ecosistema. Dado que las abejas se alimentan de polen y néctar de las flores que polinizan, cabe la posibilidad de que estos constituyan una fuente de hidrocarburos cuticulares y que la presencia de especies vegetales introducidas tenga un efecto identificable en el perfil cuticular de abejas silvestres. En todo caso, consideramos esto como una posible vía de investigación de gran potencial en el ámbito de la sostenibilidad ambiental, ya que permitiría monitorear a tiempo real grandes áreas difíciles de muestrear que coincidirían con el rango de forrajeo de las especies.

Conclusiones.

Como hemos ilustrado aquí, los hidrocarburos constituyen un elemento de vital importancia en la fisiología de los insectos, encontrándose asociado a múltiples facetas de su comportamiento y adaptación al entorno. Si tenemos en cuenta la gran importancia que tienen las abejas no solo en su utilización en las industrias agrícola y apícola, sino como agentes polinizadores, la evolución de los hidrocarburos como una herramienta sumamente versátil aporta gran cantidad de posibilidades respecto a su uso. Sin embargo, es importante que tengamos en cuenta las implicaciones y límites de su implementación, pues el perfil cuticular es un complejo de gran dinamismo que responde a una gran diversidad de factores. Esperamos que el conocimiento disponible sobre estos compuestos se profundice en futuras investigaciones y que ello nos permita sacar provecho de su gran potencial.

As we have illustrated here, hydrocarbons are an element of vital importance in insect physiology, being associated to multiple aspects of their behaviour and adaptation to the

environment. If we take into account the great relevance of bees, not only in their use within agriculture and apiculture industries, but also as key pollinators of natural ecosystems, the evolution of hydrocarbons as an incredibly versatile tool contributes to their potential use. However, it is important that we take note of the implications and limits of their implementation, given that the cuticular profile is a dynamic complex that responds to a wide diversity of factors. We hope that the available knowledge of these compounds is deepened in future investigations and that this allows us to take advantage of their great potential.

Bibliografía.

- Abdalla, F. C., Jones, G. R., Morgan, E. D., & Cruz-Landim, C. D. (2003). Comparative study of the cuticular hydrocarbon composition of *Melipona bicolor* Lepeletier, 1836 (Hymenoptera, Meliponini) workers and queens. *Genetics and Molecular Research*, 191-199.
- Akino, T. (2006). Cuticular hydrocarbons of *Formica truncorum* (Hymenoptera: Formicidae): description of new very long chained hydrocarbon components. *Applied Entomology and Zoology*, 41(4), 667-677.
- Akino, T., Nakamura, K. I., & Wakamura, S. (2004). Diet-induced chemical phytomimesis by twig-like caterpillars of *Biston robustum* Butler (Lepidoptera: Geometridae). *Chemoecology*, 14(3-4), 165-174.
- Ala-Honkola, O., Kauranen, H., Tyukmaeva, V., Boetzi, F. A., Hoikkala, A., & Schmitt, T. (2020). Diapause affects cuticular hydrocarbon composition and mating behavior of both sexes in *Drosophila montana*. *Insect science*, 27(2), 304-316.
- Annoscia, D., Del Piccolo, F., & Nazzi, F. (2012). How does the mite *Varroa destructor* kill the honeybee *Apis mellifera*? Alteration of cuticular hydrocarbons and water loss in infested honeybees. *Journal of insect physiology*, 58(12), 1548-1555.
- Annoscia, D., Zanni, V., Galbraith, D., Quirici, A., Grozinger, C., Bortolomeazzi, R., & Nazzi, F. (2017). Elucidating the mechanisms underlying the beneficial health effects of dietary pollen on honey bees (*Apis mellifera*) infested by *Varroa* mite ectoparasites. *Scientific reports*, 7(1), 1-13.
- Almeida, E. A. (2008). Colletidae nesting biology (Hymenoptera: Apoidea). *Apidologie*, 39(1), 16-29.
- Anyanwu, G. I., Molyneux, D. H., & Phillips, A. (2000). Variation in cuticular hydrocarbons among strains of the *Anopheles gambiae* sensu stricto by analysis of cuticular hydrocarbons using gas liquid chromatography of larvae. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 95(3), 295-300.
- Ayasse, M., & Jarau, S. (2014). Chemical ecology of bumble bees. *Annual Review of Entomology*, 59, 299-319.
- Balbuena, M. S., González, A., & Farina, W. M. (2018). Characterization of cuticular hydrocarbons according to colony duties in the stingless bee *Tetragonisca angustula*. *Apidologie*, 49(2), 185-195.

- Balbuena, M. S., González, A., & Farina, W. M. (2019). Characterizing Honeybee Cuticular Hydrocarbons During Foraging. *Sociobiology*, 66(1), 97-106.
- Bien, T., Gadau, J., Schnapp, A., Yew, J. Y., Sievert, C., & Dreisewerd, K. (2019). Detection of very long-chain hydrocarbons by laser mass spectrometry reveals novel species-, sex-, and age-dependent differences in the cuticular profiles of three *Nasonia* species. *Analytical and bioanalytical chemistry*, 411(13), 2981-2993.
- Bos, N., Grinsted, L., & Holman, L. (2011). Wax on, wax off: nest soil facilitates indirect transfer of recognition cues between ant nestmates. *PLoS One*, 6(4).
- Botella-Cruz, M., Villastrigo, A., Pallarés, S., López-Gallego, E., Millán, A., & Velasco, J. (2017). Cuticle hydrocarbons in saline aquatic beetles. *PeerJ*, 5, e3562.
- Brooks, L., Brunelli, M., Pattison, P., Jones, G., & Fitch, A. (2015). Crystal structures of eight mono-methyl alkanes (C26–C32) via single-crystal and powder diffraction and DFT-D optimization. *IUCrJ*, 2(5), 490-497.
- Brooks, R. W., & Cane, J. H. (1984). Origin and chemistry of the secreted nest entrance lining of *Halictus hesperus* (Hymenoptera: Apoidea). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 161-165.
- Buckner, J. S., Pitts-Singer, T. L., Guédot, C., Hagen, M. M., Fatland, C. L., & Kemp, W. P. (2009). Cuticular lipids of female solitary bees, *Osmia lignaria* Say and *Megachile rotundata* (F.) (Hymenoptera: Megachilidae). *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 153(2), 200-205.
- Cappa, F., Bruschini, C., Protti, I., Turillazzi, S., & Cervo, R. (2016). Bee guards detect foreign foragers with cuticular chemical profiles altered by phoretic varroa mites. *Journal of Apicultural Research*, 55(3), 268-277.
- Châline, N., Sandoz, J. C., Martin, S. J., Ratnieks, F. L., & Jones, G. R. (2005). Learning and discrimination of individual cuticular hydrocarbons by honeybees (*Apis mellifera*). *Chemical Senses*, 30(4), 327-335.
- Chown, S. L., Sørensen, J. G., & Terblanche, J. S. (2011). Water loss in insects: an environmental change perspective. *Journal of insect physiology*, 57(8), 1070-1084.
- Cooper, R., Lee, H., Gonzalez, J. M., Butler, J., Vinson, S. B., & Liang, H. (2009). Lubrication and surface properties of roach cuticle. *Journal of tribology*, 131(1).
- Coyne JA, Orr HA (2004) Speciation. Sinauer, Sunderland.
- Cvačka, J., Jiroš, P., Šobotník, J., Hanus, R., & Svatoš, A. (2006). Analysis of insect cuticular hydrocarbons using matrix-assisted laser desorption/ionization mass spectrometry. *Journal of chemical ecology*, 32(2), 409-434.
- Dainat, B., Evans, J. D., Chen, Y. P., Gauthier, L., & Neumann, P. (2012). Dead or alive: deformed wing virus and *Varroa destructor* reduce the life span of winter honeybees. *Applied and environmental microbiology*, 78(4), 981-987.
- Dani, F. R., Jones, G. R., Corsi, S., Beard, R., Pradella, D., & Turillazzi, S. (2005). Nestmate recognition cues in the honey bee: differential importance of cuticular alkanes and alkenes. *Chemical Senses*, 30(6), 477-489.

- Drechsler, P., & Federle, W. (2006). Biomechanics of smooth adhesive pads in insects: influence of tarsal secretion on attachment performance. *Journal of Comparative Physiology A*, 192(11), 1213-1222.
- Emery, V. J., & Tsutsui, N. D. (2016). Differential sharing of chemical cues by social parasites versus social mutualists in a three-species symbiosis. *Journal of chemical ecology*, 42(4), 277-285.
- Engl, T., Eberl, N., Gorse, C., Krüger, T., Schmidt, T. H., Plarre, R., ... & Kaltenpoth, M. (2018). Ancient symbiosis confers desiccation resistance to stored grain pest beetles. *Molecular ecology*, 27(8), 2095-2108.
- Fielde, A. M. (1901). Further study of an ant. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 521-544.
- Fielde, A. M. (1903). Supplementary notes on an ant. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 491-495.
- Gefen, E., Talal, S., Brendzel, O., Dror, A., & Fishman, A. (2015). Variation in quantity and composition of cuticular hydrocarbons in the scorpion *Buthus occitanus* (Buthidae) in response to acute exposure to desiccation stress. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 182, 58-63.
- Geiselhardt, S. F., Lamm, S., Gack, C., & Peschke, K. (2010). Interaction of liquid epicuticular hydrocarbons and tarsal adhesive secretion in *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Comparative Physiology A*, 196(5), 369-378.
- Geiselhardt, S., Otte, T., & Hilker, M. (2012). Looking for a similar partner: host plants shape mating preferences of herbivorous insects by altering their contact pheromones. *Ecology Letters*, 15(9), 971-977.
- Gershman, S. N., Toumishey, E., & Rundle, H. D. (2014). Time flies: time of day and social environment affect cuticular hydrocarbon sexual displays in *Drosophila serrata*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1792), 20140821.
- Ghaninia, M., Berger, S. L., Reinberg, D., Zwiebel, L. J., Ray, A., & Liebig, J. (2018). Antennal olfactory physiology and behavior of males of the ponerine ant *Harpegnathos saltator*. *Journal of chemical ecology*, 44(11), 999-1007.
- 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.
- Gibbs, A. G. (2002). Lipid melting and cuticular permeability: new insights into an old problem. *Journal of Insect Physiology*, 48(4), 391-400.
- Gibbs, A. G., & Rajpurohit, S. (2010). Cuticular lipids and water balance. *Insect hydrocarbons: biology, biochemistry, and chemical ecology*, 100-120.
- Gingrich, J. B. (1975). Ultraviolet-induced changes in cuticular waxes of American cockroaches, *Periplaneta americana* (L.)(Dictyoptera: Blattaria: Blattidae). *Canadian journal of zoology*, 53(9), 1238-1240.

- Guédot, C., Buckner, J. S., Hagen, M. M., Bosch, J., Kemp, W. P., & Pitts-Singer, T. L. (2013). Nest marking behavior and chemical composition of olfactory cues involved in nest recognition in *Megachile rotundata*. *Environmental entomology*, 42(4), 779-789.
- Hadley, N. F. (1977). Epicuticular lipids of the desert tenebrionid beetle, *Eleodes armata*: seasonal and acclimatory effects on composition. *Insect Biochemistry*, 7(3), 277-283.
- Hadley, N. F. (1994). *Water relations of terrestrial arthropods*. CUP Archive.
- Hernández López, J., Riessberger-Gallé, U., Crailsheim, K., & Schuehly, W. (2017). Cuticular hydrocarbon cues of immune-challenged workers elicit immune activation in honeybee queens. *Molecular ecology*, 26(11), 3062-3073.
- Howard, R. W., & Blomquist, G. J. (2005). Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. *Annu. Rev. Entomol.*, 50, 371-393.
- Howard, R. W., Howard, C. D., & Colquhoun, S. (1995). Ontogenetic and environmentally induced changes in cuticular hydrocarbons of *Oryzaephilus surinamensis* (Coleoptera: Cucujidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 88(4), 485-495.
- Kalra, B., Parkash, R., & Aggarwal, D. D. (2014). Divergent mechanisms for water conservation in *Drosophila* species. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 151(1), 43-56.
- Kather, R., & Martin, S. J. (2012). Cuticular hydrocarbon profiles as a taxonomic tool: advantages, limitations and technical aspects. *Physiological Entomology*, 37(1), 25-32.
- Kather, R., & Martin, S. J. (2015). Evolution of cuticular hydrocarbons in the hymenoptera: a meta-analysis. *Journal of chemical ecology*, 41(10), 871-883.
- Kent, C., Azanchi, R., Smith, B., Chu, A., & Levine, J. (2007). A model-based analysis of chemical and temporal patterns of cuticular hydrocarbons in male *Drosophila melanogaster*. *PLoS one*, 2(9).
- Kwan, L., & Rundle, H. D. (2010). Adaptation to desiccation fails to generate pre-and postmating isolation in replicate *Drosophila melanogaster* laboratory populations. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 64(3), 710-723.
- Lang, C., & Menzel, F. (2011). *Lasius niger* ants discriminate aphids based on their cuticular hydrocarbons. *Animal behaviour*, 82(6), 1245-1254.
- Le Conte, Y., Huang, Z. Y., Roux, M., Zeng, Z. J., Christidès, J. P., & Bagnères, A. G. (2015). *Varroa destructor* changes its cuticular hydrocarbons to mimic new hosts. *Biology letters*, 11(6), 20150233.
- Lenoir, A., d'Etterre, P., Errard, C., & Hefetz, A. (2001). Chemical ecology and social parasitism in ants. *Annual review of entomology*, 46(1), 573-599.
- Lenoir, A., Fresneau, D., Errard, C., & Hefetz, A. (1999). Individuality and colonial identity in ants: the emergence of the social representation concept. In *Information processing in social insects* (pp. 219-237). Birkhäuser, Basel.
- 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(9), 412-416.

- Lockey, K. H. (1988). Lipids of the insect cuticle: origin, composition and function. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*, 89(4), 595-645.
- Lorenzi, M. C., & d'Ettorre, P. (2019). Nestmate recognition in social insects: what does it mean being chemical insignificant?. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 488.
- Mant, J., Brändli, C., Vereecken, N. J., Schulz, C. M., Francke, W., & Schiestl, F. P. (2005). Cuticular hydrocarbons as sex pheromone of the bee *Colletes cunicularius* and the key to its mimicry by the sexually deceptive orchid, *Ophrys exaltata*. *Journal of chemical ecology*, 31(8), 1765-1787.
- Maroncelli, M., Qi, S. P., Strauss, H. L., & Snyder, R. G. (1982). Nonplanar conformers and the phase behavior of solid n-alkanes. *Journal of the American Chemical Society*, 104(23), 6237-6247.
- Martin, S. J., & Bayfield, J. (2014). Is the bee louse *Braula coeca* (Diptera) using chemical camouflage to survive within honeybee colonies?. *Chemoecology*, 24(4), 165-169.
- Martin, S. J., Carruthers, J. M., Williams, P. H., & Drijfhout, F. P. (2010). Host specific social parasites (*Psithyrus*) indicate chemical recognition system in bumblebees. *Journal of Chemical Ecology*, 36(8), 855-863.
- Martin, S., & Drijfhout, F. (2009). A review of ant cuticular hydrocarbons. *Journal of chemical ecology*, 35(10), 1151.
- Mas, F., & Kölliker, M. (2011). An offspring signal of quality affects the timing of future parental reproduction. *Biology Letters*, 7(3), 352-354.
- Mas, F., Haynes, K. F., & Kölliker, M. (2009). A chemical signal of offspring quality affects maternal care in a social insect. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1668), 2847-2853.
- Mateo, J. M. (2010). Self-referent phenotype matching and long-term maintenance of kin recognition. *Animal Behaviour*, 80(5), 929-935.
- 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(1850), 20161727.
- Menzel, F., Blüthgen, N., & Schmitt, T. (2008). Tropical parabiocotic ants: highly unusual cuticular substances and low interspecific discrimination. *Frontiers in Zoology*, 5(1), 16.
- Menzel, F., Orivel, J., Kaltenpoth, M., & Schmitt, T. (2014). What makes you a potential partner? Insights from convergently evolved ant-ant symbioses. *Chemoecology*, 24(3), 105-119.
- Menzel, F., Zumbusch, M., & Feldmeyer, B. (2018). How ants acclimate: impact of climatic conditions on the cuticular hydrocarbon profile. *Functional Ecology*, 32(3), 657-666.
- Moore, H. E., Adam, C. D., & Drijfhout, F. P. (2013). Potential Use of Hydrocarbons for Aging *Lucilia sericata* Blowfly Larvae to Establish the Postmortem Interval. *Journal of forensic sciences*, 58(2), 404-412.
- Morgan, E. D. (2010). *Biosynthesis in insects*. Royal society of chemistry.

- Nakanishi, A., Nishino, H., Watanabe, H., Yokohari, F., & Nishikawa, M. (2009). Sex-specific antennal sensory system in the ant *Camponotus japonicus*: structure and distribution of sensilla on the flagellum. *Cell and tissue research*, 338(1), 79-97.
- Nakanishi, A., Nishino, H., Watanabe, H., Yokohari, F., & Nishikawa, M. (2010). Sex-specific antennal sensory system in the ant *Camponotus japonicus*: glomerular organizations of antennal lobes. *Journal of Comparative Neurology*, 518(12), 2186-2201.
- Nehring, V., Dani, F. R., Turillazzi, S., Boomsma, J. J., & d'Ettoire, P. (2015). Integration strategies of a leaf-cutting ant social parasite. *Animal Behaviour*, 108, 55-65.
- Nojima, S., Shimomura, K., Honda, H., Yamamoto, I., & Ohsawa, K. (2007). Contact sex pheromone components of the cowpea weevil, *Callosobruchus maculatus*. *Journal of chemical ecology*, 33(5), 923-933.
- Noorman, N., & Den Otter, C. J. (2002). Effects of relative humidity, temperature, and Menzelpopulation density on production of cuticular hydrocarbons in housefly *Musca domestica* L. *Journal of chemical ecology*, 28(9), 1819-1829.
- Oi, C. A., van Zweden, J. S., Oliveira, R. C., Van Oystaeyen, A., Nascimento, F. S., & Wenseleers, T. (2015). The origin and evolution of social insect queen pheromones: novel hypotheses and outstanding problems. *BioEssays*, 37(7), 808-821.
- Otte, T., Hilker, M., & Geiselhardt, S. (2015). The effect of dietary fatty acids on the cuticular hydrocarbon phenotype of an herbivorous insect and consequences for mate recognition. *Journal of chemical ecology*, 41(1), 32-43.
- Otte, T., Hilker, M., & Geiselhardt, S. (2016). Phenotypic plasticity of mate recognition systems prevents sexual interference between two sympatric leaf beetle species. *Evolution*, 70(8), 1819-1828.
- Otte, T., Hilker, M., & Geiselhardt, S. (2018). Phenotypic plasticity of cuticular hydrocarbon profiles in insects. *Journal of chemical ecology*, 44(3), 235-247
- Paulmier, I., Bagnères, A. G., Afonso, C. M., Dusticier, G., Rivière, G., & Clément, J. L. (1999). Alkenes as a sexual pheromone in the alfalfa leaf-cutter bee *Megachile rotundata*. *Journal of chemical Ecology*, 25(3), 471-490.
- Pennanech, M., Bricard, L., Kunesch, G., & Jallon, J. M. (1997). Incorporation of fatty acids into cuticular hydrocarbons of male and female *Drosophila melanogaster*. *Journal of Insect Physiology*, 43(12), 1111-1116.
- Piskorski, R., Trematerra, P., & Dorn, S. (2010). Cuticular hydrocarbon profiles of codling moth larvae, *Cydia pomonella* (Lepidoptera: Tortricidae), reflect those of their host plant species. *Biological Journal of the Linnean Society*, 101(2), 376-384.
- Pitts-Singer, T. L., Hagen, M. M., Helm, B. R., Highland, S., Buckner, J. S., & Kemp, W. P. (2017). Comparison of the chemical compositions of the cuticle and dufour's gland of two solitary bee species from laboratory and field conditions. *Journal of chemical ecology*, 43(5), 451-468.
- Pizzi, N. J. (2016). Cuticular hydrocarbons of the small carpenter bee *Ceratina calcarata* Robertson (Hymenoptera: Apidae: Xylocopinae).

- Polidori, C., Geyer, M., & Schmitt, T. (2020). Do Sphecodes cuckoo bees use chemical insignificance to invade the nests of their social *Lasioglossum* bee hosts?. *Apidologie*, 1-16.
- Portugal AHA, Trigo JR (2005) Similarity of cuticular lipids between a caterpillar and its host plant: a way to make prey undetectable for predatory ants? *J Chem Ecol* 31:2551–2261
- Rajpurohit, S., Hanus, R., Vrkoslav, V., Behrman, E. L., Bergland, A. O., Petrov, D., ... & Schmidt, P. S. (2017). Adaptive dynamics of cuticular hydrocarbons in *Drosophila*. *Journal of evolutionary biology*, 30(1), 66-80.
- Richard, F. J., Aubert, A., & Grozinger, C. M. (2008). Modulation of social interactions by immune stimulation in honey bee, *Apis mellifera*, workers. *BMC biology*, 6(1), 50.
- Salvy, M., Martin, C., Bagnères, A. G., Provost, E., Roux, M., Le Conte, Y., & Clement, J. L. (2001). Modifications of the cuticular hydrocarbon profile of *Apis mellifera* worker bees in the presence of the ectoparasitic mite *Varroa jacobsoni* in brood cells. *Parasitology*, 122(2), 145.
- Savarit, F., & Ferveur, J. F. (2002). Temperature affects the ontogeny of sexually dimorphic cuticular hydrocarbons in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Experimental Biology*, 205(20), 3241-3249.
- Sharma, K. R., Enzmann, B. L., Schmidt, Y., Moore, D., Jones, G. R., Parker, J., ... & Liebig, J. (2015). Cuticular hydrocarbon pheromones for social behavior and their coding in the ant antenna. *Cell reports*, 12(8), 1261-1271.
- 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.
- 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(9), jeb171488.
- Stinziano, J. R., Sové, R. J., Rundle, H. D., & Sinclair, B. J. (2015). Rapid desiccation hardening changes the cuticular hydrocarbon profile of *Drosophila melanogaster*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 180, 38-42.
- Strohm, E., Kroiss, J., Herzner, G., Laurien-Kehnen, C., Boland, W., Schreier, P., & Schmitt, T. (2008). A cuckoo in wolves' clothing? Chemical mimicry in a specialized cuckoo wasp of the European beewolf (Hymenoptera, Chrysididae and Crabronidae). *Frontiers in Zoology*, 5(1), 2.
- Sutton, P. A., Wilde, M. J., Martin, S. J., Cvačka, J., Vrkoslav, V., & Rowland, S. J. (2013). Studies of long chain lipids in insects by high temperature gas chromatography and high temperature gas chromatography–mass spectrometry. *Journal of Chromatography A*, 1297, 236-240.
- Toolson, E. C., & Hadley, N. F. (1979). Seasonal effects on cuticular permeability and epicuticular lipid composition in *Centruroides sculpturatus* ewing 1928 (Scorpiones: Buthidae). *Journal of comparative physiology*, 129(4), 319-325.
- Tristram D. Wyatt. (2003). *Pheromones and animal behaviour: communication by smell and taste*. Cambridge university press.
- van Wilgenburg, E., Sulc, R., Shea, K. J., & Tsutsui, N. D. (2010). Deciphering the chemical basis of nestmate recognition. *Journal of chemical ecology*, 36(7), 751-758.

- Vernier, C. L., Krupp, J. J., Marcus, K., Hefetz, A., Levine, J. D., & Ben-Shahar, Y. (2019). The cuticular hydrocarbon profiles of honey bee workers develop via a socially-modulated innate process. *eLife*, 8, e41855.
- von Beeren, C., Hashim, R., & Witte, V. (2012). The social integration of a myrmecophilous spider does not depend exclusively on chemical mimicry. *Journal of chemical ecology*, 38(3), 262-271.
- Wagner, D., Brown, M. J., Broun, P., Cuevas, W., Moses, L. E., Chao, D. L., & Gordon, D. M. (1998). Task-related differences in the cuticular hydrocarbon composition of harvester ants, *Pogonomyrmex barbatus*. *Journal of Chemical Ecology*, 24(12), 2021-2037.
- Wagner, D., Tissot, M., & Gordon, D. (2001). Task-related environment alters the cuticular hydrocarbon composition of harvester ants. *Journal of chemical ecology*, 27(9), 1805-1819.
- Weddle, C. B., Steiger, S., Hamaker, C. G., Ower, G. D., Mitchell, C., Sakaluk, S. K., & Hunt, J. (2013). Cuticular hydrocarbons as a basis for chemosensory self-referencing in crickets: a potentially universal mechanism facilitating polyandry in insects. *Ecology letters*, 16(3), 346-353.
- Wilson, E. O. (1970) Chemical communication within animal species. *Chemical Ecology*, 133-155.
- Wittwer, B., Hefetz, A., Simon, T., Murphy, L. E., Elgar, M. A., Pierce, N. E., & Kocher, S. D. (2017). Solitary bees reduce investment in communication compared with their social relatives. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(25), 6569-6574.
- Wong, J. W., Lucas, C., & Kölliker, M. (2014). Cues of maternal condition influence offspring selfishness. *PLoS One*, 9(1), e87214.
- Wurdack, M., Polidori, C., Keller, A., Feldhaar, H. & Schmitt, T. 2017: Release from prey preservation behavior via prey switch allowed diversification of cuticular hydrocarbon profiles in digger wasps. – *Evolution* 71: 2562-2571.
- Wüst, M., & Menzel, F. (2017). I smell where you walked—how chemical cues influence movement decisions in ants. *Oikos*, 126(1), 149-160.
- Ye, G., Li, K., Zhu, J., Zhu, G., & Hu, C. (2007). Cuticular hydrocarbon composition in pupal exuviae for taxonomic differentiation of six necrophagous flies. *Journal of Medical Entomology*, 44(3), 450-456.