

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA



RODRIGO AUGUSTO SANTINELO PEREIRA

COMPETIÇÃO LOCAL POR ACASALAMENTOS EM VESPAS DE FIGO
(HYMENOPTERA: CHALCIDOIDEA) ASSOCIADAS A *FICUS EXIMIA* SCHOTT (MORACEAE)

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato (a) Rodrigo Augusto Santinelo Pereira e aprovada pela Comissão Julgadora.

Tese apresentada ao Instituto de Biologia para obtenção do título de Doutor em Ecologia

Angelo Pires do Prado

ORIENTADOR: PROF. DR. ANGELO PIRES DO PRADO

CAMPINAS – SP
2002



200310709

UNIDADE BC
 Nº CHAMADA TUMIANTO
P414c
 V _____ EX _____
 TOMBO BCI 53028
 PROC 16-124103
 C _____ D A
 PREÇO R\$ 11,00
 DATA 08/09/03
 Nº CPD _____

CM00181394-1

EE 10 237544

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
 BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP

P414c

Pereira, Rodrigo Augusto Santinelo

Competição local por acasalamentos em vespas de figo (Hymenoptera: Chalcidoidea) associadas a *Ficus eximia* Schott (Moraceae)/
 Rodrigo Augusto Santinelo Pereira.--
 Campinas, SP: [s.n.], 2002.

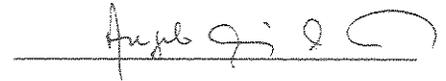
Orientador: Angelo Pires do Prado
 Tese (Doutorado) – Universidade Estadual de Campinas .
 Instituto de Biologia.

1. Interação inseto-planta. 2. Seleção sexual em animais. 3. Ecologia. I. Prado, Angelo Pires do. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Data da defesa: 20 de dezembro de 2002

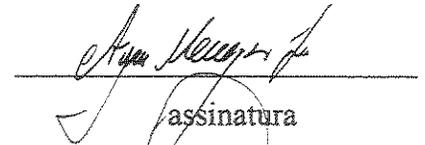
Banca examinadora

Prof. Dr. Angelo Pires do Prado (Orientador)



assinatura

Prof. Dr. Ayres de Oliveira Menezes Júnior



assinatura

Prof. Dr. Lúcio Antônio de Oliveira Campos



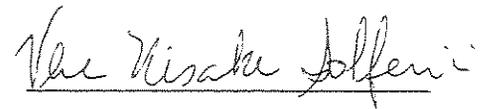
assinatura

Prof. Dr. Paulo Inácio Prado



assinatura

Profa. Dra. Vera Nisaka Solferini



assinatura

Prof. Dr. Arício Xavier Linhares



assinatura

Prof. Dr. João Vasconcellos Neto



assinatura

Agradecimentos

Ao ensino público brasileiro, no qual realizei todas as etapas de meus estudos.

Ao professor Angelo pela amizade e orientação no doutorado.

À Fapesp pela bolsa concedida (Processo nº 98/05067-4)

A todos os professores dos departamentos de Botânica, Educação Motora, Genética e Evolução, Parasitologia, e Zoologia da Unicamp pelas disciplinas e ensinamentos oferecidos.

Aos membros da pré-banca Ayres de Oliveira Menezes Jr., Lúcio Antônio de Oliveira Campos e Paulo Inácio Prado pelas sugestões na versão final deste trabalho.

Aos pesquisadores que contribuíram com valiosas sugestões e discussões: Cornelis C. Berg, Daniel Bean, Drude Molbo, Edward Allen Herre, Finn Kjellberg, James Cook, Jean-Yves Rasplus, Jorge Pedro P. Carauta, Steven A. Frank, Stuart West, Vera N. Solferini e William Ramírez B.

Aos profissionais que colaboraram em etapas deste trabalho: José Lino Neto, Karla S. Clemente Yotoko, Mara Garcia Tavares, Simone de Pádua Teixeira e Vera N. Solferini.

Aos funcionários e técnicos dos departamentos de Botânica e Parasitologia pelo apoio em várias ocasiões.

Ao Museu de História Natural da Unicamp pelo espaço que ocupei por um período do doutorado.

Ao laboratório de microscopia eletrônica do Instituto de Biologia da Unicamp pela utilização do microscópio eletrônico de varredura JSM-5800

Ao Prof. Ronaldo Zucchi (USP/Ribeirão Preto) por me mostrar algumas das figueiras e doar algumas vespas de figo estudadas por W. Hamilton em Ribeirão Preto em 1975.

A Edward Allen Herre por me receber como estagiário no Instituto Smithsonian na Ilha de Barro Colorado, Panamá.

A Simone pela revisão de Português.

Aos amigos dos cursos de pós-graduação em Biologia Vegetal, Ecologia, Genética e Parasitologia pela companhia e amizade.

Aos amigos que convivi em maior contato durante o doutorado: Adriano, Alcione, Ângela Mingozi, Claudinha, David, Dora, Érica, Marco e Patrícia.

A minha mãe e irmãos pelo carinho e incentivo ao estudo.

Homenagem

Ao professor Euclides Custódio de Lima Filho
por seu grande trabalho no ensino de análise de dados,
não de estatística, como ele gostava de ressaltar.

Dedico

A minha mãe, Conceição, por incentivar,
com livros de ciências e enciclopédias,
meus primeiros passos em direção à pesquisa e
a Simone que, com amor e carinho,
não deixou que eu me perdesse
nessa jornada.



ÍNDICE GERAL

| | |
|---|-----------|
| Resumo | xiii |
| Abstract | xiv |
| Introdução geral..... | 1 |
| Literatura citada..... | 6 |
| Capítulo 1: Associação de machos e fêmeas co-específicos em três espécies de <i>Idarnes</i> com dimorfismo sexual, pela caracterização morfológica dos espermatozoides | 8 |
| Introdução..... | 8 |
| Materiais e Métodos..... | 9 |
| Obtenção e caracterização dos espermatozoides..... | 9 |
| Caracterização morfológica dos machos | 10 |
| Associação dos machos e das fêmeas..... | 10 |
| Resultados | 11 |
| Caracterização dos espermatozoides | 11 |
| Caracterização morfológica dos machos | 13 |
| Discussão | 17 |
| Literatura citada..... | 18 |
| Capítulo 2: Ginandromorfismo em <i>Pegoscapus</i> sp. polinizador de <i>Ficus eximia</i>..... | 20 |
| Literatura citada..... | 24 |
| Capítulo 3: Razão sexual de vespas de figo: falta de ajuste à teoria de competição local por acasalamentos e influência de espécies não-polinizadoras | 26 |
| Introdução..... | 26 |
| Materiais e métodos | 28 |
| Resultados | 30 |
| Número de fundadoras vs. razão sexual | 31 |
| Razão sexual vs. vespas não-polinizadoras..... | 34 |
| Discussão | 37 |
| Número de fundadoras vs. razão sexual | 37 |
| Razão sexual vs. vespas não-polinizadoras..... | 39 |
| Literatura citada..... | 41 |
| Capítulo 4: Comportamento de machos ápteros de vespas não-polinizadoras de figo, <i>Idarnes</i> spp., durante a fase de acasalamento | 45 |
| Introdução..... | 45 |

| | |
|--|-----------|
| Materiais e métodos | 46 |
| Espécies estudadas e história natural | 46 |
| Comportamento dos machos <i>Idarnes</i> durante a fase de acasalamento | 48 |
| Resultados | 50 |
| Discussão | 55 |
| Literatura citada..... | 58 |
| Capítulo 5: Estratégias de acasalamento e disputas agressivas por fêmeas em machos ápteros de | |
| vespas de figo..... | 60 |
| Introdução..... | 60 |
| Materiais e métodos | 62 |
| Espécies estudadas e história natural | 62 |
| Injúrias em machos <i>Idarnes</i> spp. e <i>Pegoscapus</i> sp. | 62 |
| Morfometria dos machos <i>Idarnes</i> | 64 |
| Análise dos dados | 64 |
| Resultados | 66 |
| Injúrias em machos <i>Idarnes</i> spp. e <i>Pegoscapus</i> sp. | 66 |
| Morfometria dos machos <i>Idarnes</i> | 72 |
| Discussão | 75 |
| Literatura citada..... | 81 |
| Conclusões gerais | 84 |
| CD-Rom em anexo | 86 |

ÍNDICE DE FIGURAS

Introdução geral

| | |
|--|---|
| Figura 1. Distribuição geográfica de <i>Ficus eximia</i> | 5 |
|--|---|

Capítulo 1

| | |
|--|----|
| Figura 1. Núcleos de espermatozoides de <i>Idarnes</i> spp. evidenciados pela coloração de DAPI..... | 12 |
|--|----|

| | |
|---|----|
| Figura 2. Comprimento médio e desvio padrão da..... | 12 |
|---|----|

Capítulo 2

| | |
|--|----|
| Figura 1. <i>Pegoscapus</i> sp. polinizador de <i>Ficus eximia</i> . Indivíduos normais e ginandromórficos | 23 |
|--|----|

Capítulo 3

| | |
|---|----|
| Figura 1. Sicônio de <i>F. eximia</i> cortado ao meio e amarrado com arame de cobre | 31 |
|---|----|

| | |
|---|----|
| Figura 2. Polinizadoras fêmeas no lúmen do sicônio após a emergência..... | 31 |
|---|----|

| | |
|---|----|
| Figura 3. Razão sexual da prole de <i>Pegoscapus</i> sp. em função do número de fundadoras..... | 33 |
|---|----|

Capítulo 4

| | |
|---|----|
| Figura 1. Seção transversal do sicônio indicando as divisões de quadrantes utilizadas na observação do comportamento de machos <i>Idarnes</i> spp | 49 |
|---|----|

| | |
|---|----|
| Figura 2. Duração de encontros agressivos em espécies de <i>Idarnes</i> | 54 |
|---|----|

Capítulo 5

| | |
|---|----|
| Figura 1. Relação entre largura da cápsula cefálica e comprimento de mandíbula em três espécies de <i>Idarnes</i> | 74 |
|---|----|

ÍNDICE DE TABELAS

Introdução geral

| | |
|--|---|
| Tabela 1. Categorias superiores, número de espécies e características morfo/ecológicas dos gêneros de vespas associados a <i>F. eximia</i> | 3 |
|--|---|

Capítulo 1

| | |
|---|----|
| Tabela 1. Comprimentos total e de cabeça dos espermatozóides obtidos da espermateca de fêmeas de espécies de <i>Idarnes</i> | 11 |
| Tabela 2. Tipos morfológicos de machos <i>Idarnes</i> spp..... | 15 |
| Tabela 3. Associação das espécies por meio da comparação de espermatozóides obtidos de espermateca de fêmea e de vesícula seminal de machos | 16 |
| Tabela 4. Tipos morfológicos de machos coletados em figos contendo uma única espécie de <i>Idarnes</i> | 17 |

Capítulo 3

| | |
|---|----|
| Tabela 1. Características das safras de <i>F. eximia</i> amostradas em Campinas/SP | 32 |
| Tabela 2. Modelo linear da razão sexual da prole de <i>Pegoscapus</i> sp. e número de indivíduos de grupos de espécies de vespas associadas a <i>F. eximia</i> | 35 |
| Tabela 3. Modelo linear da razão sexual da prole de <i>Pegoscapus</i> sp. e número de indivíduos de grupos de espécies vespas associadas a <i>F. eximia</i> , com a inclusão do número de Fundadoras como co-variável | 35 |
| Tabela 4. Modelos lineares do número de fêmeas e machos de <i>Pegoscapus</i> sp. vs. número de indivíduos de grupos de espécies vespas associadas a <i>F. eximia</i> | 36 |
| Tabela 5. Modelos lineares do número de fêmeas e machos de <i>Pegoscapus</i> sp. vs. número de indivíduos de grupos de espécies vespas associadas a <i>F. eximia</i> , com a inclusão do número de Fundadoras como co-variável..... | 36 |

Capítulo 4

| | |
|---|----|
| Tabela 1. Atividades de machos <i>Idarnes</i> spp. em sicônios de <i>F. eximia</i> | 51 |
| Tabela 2. Risco de injúria severa em machos <i>Idarnes</i> spp. em função da duração da luta e local onde se encontrava o indivíduo atacado..... | 53 |
| Tabela 3. Atividades de machos <i>Idarnes</i> spp. em sicônios de <i>F. eximia</i> | 53 |
| Tabela 4. Resultados de disputas agressivas entre machos <i>Idarnes</i> spp e contrastes da largura da cápsula cefálica e do comprimento da mandíbula | 55 |

Capítulo 5

| | |
|---|----|
| Tabela 1. Seqüência de valores para tipos de injúria em machos ápteros de vespas de figo | 63 |
| Tabela 2. Número total de vespas, razão sexual e variáveis relacionadas à agressividade em vespas de figo associadas a <i>F. eximia</i> | 67 |

| | |
|--|----|
| Tabela 3. Resultados das análises de modelos lineares generalizados usados para explicar a frequência de indivíduos com injúrias e com injúrias severas entre espécies..... | 68 |
| Tabela 4. Número e porcentagem de ocorrência de cada tipo de injúria observada em indivíduos das três espécies de <i>Idarnes</i> e em <i>Pegoscapus</i> sp. | 69 |
| Tabela 5. Resultado dos modelos lineares utilizados para explicar a extensão média da injúria por sicônio em três espécies de vespas não-polinizadoras de <i>F. eximia</i> | 71 |
| Tabela 6. Resultado dos modelos lineares generalizados utilizado para explicar a frequência de machos com injúria por sicônio em três espécies de vespas não-polinizadoras de <i>F. eximia</i> | 71 |
| Tabela 7. Resultado dos modelos lineares utilizados para explicar a largura da cápsula cefálica em três espécies de vespas não-polinizadoras de <i>F. eximia</i> | 73 |

RESUMO

A morfologia peculiar do sicônio (inflorescência de *Ficus*) forma um micro-ambiente isolado com implicações sobre características morfológicas, comportamentais e ecológicas das espécies de vespas que o utilizam. Nas espécies de vespas de figo com machos ápteros os acasalamentos ocorrem dentro do sicônio natal, antes da dispersão, criando um sistema considerado adequado para o estudo de competição local por acasalamentos (CLA). *Ficus eximia* é polinizada por *Pegoscapus* sp. e associada a outras 14 espécies de vespas não polinizadoras. Algumas das questões sobre CLA em vespas de figo foram analisadas no presente trabalho. A associação de machos e fêmeas co-específicos nas três espécies de *Idarnes* com dimorfismo sexual foi possível pela comparação morfológica de espermatozoides obtidos da vesícula seminal dos machos e da espermateca das fêmeas. Indivíduos ginandromórficos de *Pegoscapus* sp. foram observados durante o estudo. De modo geral, os resultados obtidos enquadraram-se nos modelos teóricos de CLA, porém, particularidades da história natural das espécies estudadas explicariam, em parte, desvios em relação ao esperado pela teoria. A proporção de machos na prole de *Pegoscapus* aumentou com o número de vespas fundadoras, porém, os valores foram mais baixos do que o esperado pela teoria. Foi detectado que a ocorrência de espécies não-polinizadoras distorce a razão sexual das polinizadoras, causando possivelmente uma maior mortalidade de fêmeas da prole. Outro fator que possivelmente dificultou o estudo da razão sexual foi a re-emergência de fundadoras, o que resultou em imprecisão da estimativa da CLA. Machos *Idarnes* competem agressivamente por acasalamentos, enquanto que em *Pegoscapus* sp. a disputa ocorre de forma indireta, sem agressividade. Combates mortais entre machos *Idarnes* e comportamentos possivelmente relacionados com o aumento da chance de sobreviver a uma luta (avaliação de força e refúgio em galhas vazias) foram observados. O nível de parentesco estimado pela razão sexual da prole não foi importante para explicar a intensidade de injúrias observadas nos machos *Idarnes*. Porém, de modo geral, o nível de injúrias por sicônio foi positivamente relacionado com o número e o tamanho dos machos (relacionados com a taxa de encontros entre machos e a capacidade de causarem injúrias quantificáveis). Em função das particularidades de cada espécie estudada, em relação a outras relatadas na literatura, generalizações sobre as características da interação *Ficus* – vespas devem ser feitas com cautela.

ABSTRACT

Morphology of the syconium (*Ficus* inflorescence) creates an isolated microenvironment, which has influence on the morphological, behavioural and ecological characteristics of the wasps that develop in it. In wingless fig wasp species, mating takes place inside the natal syconium, before dispersion, leading to a suitable system to study local mate competition (LMC). *Ficus eximia* is pollinated by *Pegoscapus* sp. and associated to 14 nonpollinating species. Some questions concerning LMC of fig wasps were analysed in the present study. The association of conspecific males and females in the three *Idarnes* species with sexual dimorphism was performed comparing the morphology of spermatozoids from male seminal vesica and female spermatheca. Gynandromorphous individuals of *Pegoscapus* sp. were observed during the study. In general, the results were in concordance with theoretical models of LMC, but natural history particularities of the studied species may, potentially, explain differences in relation to the expected by theory. The proportion of males rose with the number of foundress wasps, but values were lower than the theoretical ones. Occurrence of nonpollinating wasps distorted the pollinating offspring sex ratios, probably due to higher female mortality. Another factor that probably interfered on the sex ratio study was the foundress re-emergence, which resulted in imprecision of LMC estimates. *Idarnes* males compete aggressively for mates, while in *Pegoscapus* sp. there is a scramble competition among males. Lethal combats among *Idarnes* males and behaviours possibly related to the rise of survival chance in a contest (force assess and hiding in empty galls) were observed. Relatedness level estimated by the offspring sex ratio was not important to explain the injury intensity in *Idarnes* males. However, in general, the injury level per syconium was positively related to both number and male size (related to the encountering ratio among males and the capacity to leave scorable damages). Due to each species singularities, in comparison with other ones reported in literature, generalizations about characteristics of *Ficus* – fig wasp interaction must be done with caution.

INTRODUÇÃO GERAL

Ficus Tourn. ex Linn. é o maior gênero da família Moraceae com cerca de 750 espécies amplamente distribuídas pelas regiões tropical e subtropical do velho e novo mundo, e algumas regiões de clima temperado (Cronquist, 1981; Berg, 1989). De acordo com Berg (1989), o gênero é dividido em dois grupos principais. O primeiro é formado por dois subgêneros: *Pharmacosycea* e *Urostigma*, com espécies exclusivamente monóicas. O segundo é constituído de três subgêneros: *Ficus*, *Sycidium* e *Sycomorus*, com espécies predominantemente ginodióicas. Na América ocorrem aproximadamente 140 espécies, das quais cerca de 20 pertencem ao subgênero *Pharmacosycea* seção *Pharmacosycea* e 120 ao subgênero *Urostigma* seção *Americana*. No Brasil, o gênero se distribui por todas as regiões do país com 59 espécies nativas conhecidas, sendo cinco do subgênero *Pharmacosycea* e 54 do subgênero *Urostigma*. Além destas, ocorrem 30 espécies exóticas que pertencem aos subgêneros *Ficus*, *Sycomorus* e *Urostigma* (Carauta, 1989).

O gênero *Ficus* é associado a várias espécies de vespas polinizadoras (Agaonidae: Agaoninae) e não-polinizadoras (outras subfamílias de Agaonidae, Eurytomidae, Pteromalidae e Torymidae) (Boucek, 1988; 1993; Wiebes, 1995). Até o momento, acredita-se que cada espécie de *Ficus*, em geral, é polinizada por uma única espécie de vespa (Ramírez B., 1970; Wiebes, 1995), mas exceções a essa especificidade parecem mais comuns do que se supunha (Compton, 1990; Molbo et al., em preparação). Estima-se, baseado em dados de filogenia molecular calibrada com informações fósseis, que a interação de *Ficus* e vespas polinizadoras data de aproximadamente 90 milhões de anos (Machado et al., 2001).

As flores de *Ficus* ficam dispostas internamente na inflorescência em forma de urna, formando o sicônio, no qual a única comunicação entre o interior e o lado externo é um ostíolo apical formado por brácteas imbricadas (Crane, 1986; Verkerke, 1989). O desenvolvimento e a maturação dos sicônios em cada planta são normalmente bastante sincronizados; porém, diferentes plantas na população iniciam a floração assincronicamente ao longo do ano (Bronstein, 1992). Quando os sicônios são jovens e as flores femininas estão receptivas, vespas fêmeas acasaladas e carregando pólen (fundadoras) são atraídas por substâncias voláteis emanadas do interior do sicônio (van Noort et al., 1989; Ware & Compton, 1994; Gibernau et al., 1997) e penetram o sicônio através do ostíolo. Então as fundadoras polinizam as flores femininas e depositam ovos nos ovários de algumas delas. Na seqüência, com poucas exceções, as fêmeas

morrem no interior do sicônio e seus corpos permanecem no lúmen. Durante as semanas seguintes, os aquênios dos sicônios e as larvas de vespas polinizadoras se desenvolvem. Pouco antes do amadurecimento do sicônio, os machos emergem de suas galhas e vasculham o interior do sicônio em busca de galhas contendo fêmeas. Os machos perfuram com suas mandíbulas as galhas e acasalam as fêmeas antes delas emergirem. Logo após o acasalamento, as fêmeas emergem das galhas, coletam pólen das flores masculinas recém amadurecidas e saem através do orifício escavado pelos machos na parede do sicônio, recomeçando o ciclo em outra planta (Hill, 1967; Galil & Eisikowitch, 1968; Ramírez B., 1970; 1974; Galil, 1977; Janzen, 1979; Bronstein, 1992)

O grupo das não-polinizadoras apresenta maior riqueza de espécies, sendo que várias espécies de vespas podem estar associadas a uma espécie de *Ficus* (Boucek, 1988; 1993). Estas vespas desenvolvem-se em ovários de flores femininas, alimentando-se diretamente do tecido vegetal ou parasitando larvas de vespas fitófagas (Abdurahiman & Joseph, 1978; West et al., 1996), sem, no entanto, realizarem polinização, visto que a oviposição é feita pelo lado externo através da parede do sicônio (Wiebes, 1979; Janzen, 1979; Bronstein, 1992; Boucek, 1993).

Muitas espécies apresentam dimorfismo sexual acentuado, ocorrendo machos ápteros, alados e de ambas as formas (Boucek, 1988; 1993). Os machos das espécies polinizadoras são ápteros, pequenos e não pigmentados, sendo sua atividade restrita ao interior do sicônio. Algumas espécies não-polinizadoras também apresentam dimorfismo sexual, assemelhando-se em vários aspectos ecológicos à espécie polinizadora (West & Herre, 1994). A morfologia peculiar do sicônio forma um micro-ambiente isolado com implicações sobre características morfológicas, comportamentais e ecológicas das espécies de vespas que o utilizam (Ramírez B., 1987). Nas espécies de vespas de figo com machos ápteros, os acasalamentos ocorrem dentro do sicônio natal, antes da dispersão, criando um sistema considerado adequado para o estudo de competição local por acasalamentos (Hamilton, 1979; Frank, 1985; Herre, 1985; 1987; West & Herre, 1998).

Ficus eximia é polinizada por uma única espécie morfológicamente reconhecida de vespa (*Pegoscapus* sp.) e associada a outras 14 espécies de vespas não polinizadoras (Tabela 1; Pereira et al., 2000). Esta espécie apresenta uma ampla distribuição geográfica, estendendo-se por toda faixa Tropical e parte da Subtropical da América (Figura 1).

Tabela 1. Categorias superiores, número de espécies e características morfo-ecológicas dos gêneros de vespas associados a *F. eximia*. Campinas/SP e Londrina/PR. Fonte: Pereira et al. (2000).

| Família | Subfamília | Gênero | Espécies | Polinização | Machos |
|-------------|---------------|--|----------|-------------|-----------------------|
| Agaonidae | Agaoninae | <i>Pegoscapus</i> | 1 | Sim | ápteros |
| | Sycophaginae | <i>Idarnes</i> (grupo <i>carne</i>) | 3 | Não | ápteros |
| | | <i>Idarnes</i> (grupo <i>flavicollis</i>) | 1 | Não | ápteros |
| | | <i>Idarnes</i> (grupo <i>incerta</i>) | 1 | Não | alados |
| | Otitesellinae | <i>Aepocerus</i> | 2 | Não | alados |
| | | <i>Heterandrium</i> | 2 | Não | alados e ápteros |
| Eurytomidae | - | <i>Eurytoma</i> | 2 | Não | alados |
| Torymidae | - | <i>Physothorax</i> | 2 | Não | alados |
| | | <i>Torymus</i> | 1 | Não | alados e braquípteros |

Ficus eximia tem recebido nomes diferentes de acordo com diferentes autores. Portanto, para efeito de comparação a outros estudos realizados, torna-se necessário chamar a atenção para os sinônimos mais utilizados, a fim de evitar interpretações errôneas.

Dr. C.C. Berg¹ determinou exsicatas das plantas estudadas neste trabalho como *F. eximia* Schott, considerando-na como entidade do amplo complexo taxonômico *F. citrifolia* P. Miller. *Ficus eximia* é a entidade que ocorre na porção sul da América do Sul, a qual Berg tem se inclinado a considerar como subespécie de *F. citrifolia*. No Brasil, esta espécie foi determinada pelo Dr. P.P. Carauta² como *F. guaranitica* Chodat & Vischer e considerada muito afim de *F. citrifolia* (Carauta, 1989). Segundo Dr. W. Ramirez B.³, este táxon é a mesma espécie determinada na Costa Rica como *F. hemsleyana* Standley. DeWolf (1960) lista 29 sinônimos para *F. citrifolia*, entre eles *F. eximia*, *F. guaranitica* e *F. hemsleyana*. Esta diversidade de nomes é devido, possivelmente, à ampla distribuição geográfica (Figura 1) e grande plasticidade de características morfológicas que este táxon apresenta, principalmente em relação à forma e ao tamanho das folhas (Carauta, 1989).

Ficus eximia foi uma das espécies estudadas por Hamilton (1979) no Brasil. Algumas das plantas estudadas por Hamilton e o material testemunha dos insetos nos foram apresentados pelo

¹ Universidade de Bergen

² Herbário Alberto Castellanos, FEEMA

³ Universidade da Costa Rica

Prof. Dr. Ronaldo Zucchi, quem recepcionou o Dr. W.D. Hamilton no Brasil em 1975. Desta forma, algumas das questões sobre competição local por acasalamentos (CLA) em vespas de figo, estimuladas por Hamilton e posteriormente abordadas por outros pesquisadores, puderam ser analisadas no presente trabalho.

O primeiro capítulo da tese refere-se à dificuldade em se associar machos e fêmeas de espécies que apresentam dimorfismo sexual acentuado. Uma metodologia para associar machos e fêmeas foi testada em três espécies de *Idarnes* com machos ápteros.

O capítulo dois mostra a ocorrência de ginandromorfismo em machos da espécie polinizadora *Pegoscapus* sp. Este fenômeno é amplamente conhecido em vários grupos de insetos, mas até o momento não tinha sido relatado em vespas da família Agaonidae.

O ajuste facultativo da razão sexual da prole de *Pegoscapus* sp. em resposta à intensidade da CLA foi avaliado no capítulo três. Foi dada ênfase a questões, como, história natural da espécie e influência das espécies não polinizadoras, que podem levar a uma falta de ajuste entre os dados observados e o esperado pela teoria.

O comportamento dos machos ápteros de *Idarnes* durante a fase de acasalamento foi abordado no capítulo quatro. Uma descrição das atividades relacionadas à busca por fêmeas para acasalamento e à agressividade entre machos foi apresentada e avaliada em relação a possíveis estratégias adotadas pelos machos destas espécies.

Por fim, as injúrias causadas pelos encontros agressivos entre machos ápteros foram analisadas no capítulo cinco. Novamente, questões específicas de história natural das espécies foram consideradas na interpretação dos resultados.

Em complemento, é apresentado um CD-Rom em anexo com a versão digitalizada da tese (PDF), algumas separatas de artigos citados (sublinhados no texto), vídeos e mais alguns detalhes não incluídos na versão impressa.



Figura 1. Distribuição geográfica de *Ficus eximia* Schott baseada em exsicatas de herbários. Legenda: ● Missouri Botanical Garden <<http://www.mobot.org/>>; ■ material examinado por C.C. Berg; ▲ material examinado por R.A.S. Pereira nos herbários do INPA - AM, do Instituto Botânico - SP, da Unicamp (UEC) e da USP - Ribeirão Preto.

Literatura Citada

- Abdurahiman, U. C. & Joseph, K. J. 1978. Biology and behaviour of *Apocrypta bakeri* Joseph (Torymidae), cleptoparasite of *Ceratosolen marchali* Mayr (Agaonidae). *Entomon* **3**: 31-36.
- Berg, C. C. 1989. Classification and distribution of *Ficus*. *Experientia* **45**: 605-611.
- Boucek, Z. 1988. *Australasian Chalcidoidea*. CAB International, Wallingford, UK.
- Boucek, Z. 1993. The genera of chalcidoid wasps from *Ficus* fruit in the New World. *J. Nat. Hist.* **27**: 173-217.
- Bronstein, J. L. 1992. Seed predator as mutualists: Ecology and evolution of the fig pollinator interaction, p. 1-43. In: Bernays, E. (ed.), *Insect-Plant Interaction*. CRC Press, Boca Raton.
- Carauta, J. P. P. 1989. *Ficus* (Moraceae) no Brasil: conservação e taxonomia. *Albertoa* **2**: 1-365.
- Compton, S. G. 1990. A collapse of host specificity in some African fig wasps. *S. Afr. J. Sci.* **86**: 39-40.
- Crane, J. C. 1986. Fig, p. 153-165. In: Monselise, S. P. (ed.), *Handbook of fruit set and development*. CRC Press, Boca Raton.
- Cronquist, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press, New York.
- DeWolf Jr, G. P. 1960. *Ficus* (Tourn.) L, In: Woodson Jr, R. E. (ed.), *Flora of Panama*. Ann. Mo. Bot. Gard. **47**(2): 146-165.
- Frank, S. A. 1985. Hierarchical selection theory and sex ratios. II. On applying the theory, and a test with fig wasps. *Evolution* **39**: 949-964.
- Galil, J. 1977. Fig biology. *Endeavour* **1**: 52-56.
- Galil, J. & Eisikowitch, D. 1968. On the pollination ecology of *Ficus Sycomorus* in east Africa. *Ecology* **49**: 259-269.
- Gibernau, M.; Buser, H. R.; Frey, J. E. & Hossaert-Mckey, M. 1997. Volatile compounds from extracts of figs of *Ficus carica*. *Phytochemistry (Oxf.)* **46**: 241-244.
- Hamilton, W. D. 1979. Wingless and fighting males in fig wasps and other insects, p. 167-220. In: Blum, M. S. & N. A. Blum (eds.), *Sexual selection and reproductive competition in insects*. Academic Press, London.
- Herre, E. A. 1985. Sex ratio adjustment in fig wasps. *Science* **288**: 896-898.
- Herre, E. A. 1987. Optimality plasticity and selective regime in fig wasp sex ratios. *Nature* **329**: 627-629.

- Hill, D. S. 1967. Figs (*Ficus* spp) and fig-wasps (Chalcidoidea). *J. Nat. Hist.* **1**: 413-434.
- Janzen, D. H. 1979. How to be a fig. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **10**: 13-51.
- Machado, C. A.; Jousselein, E.; Kjellberg, F.; Compton, S. G. & Herre, E. A. 2001. Phylogenetic relationships, historical biogeography and character evolution of fig-pollinating wasps. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **268**: 685-694.
- Molbo, D.; Machado, C.A.; Sevenster, J.G.; Keller, L.; Herre, A.H. Cryptic species of fig pollinating wasps: implications for sex allocation, precision of adaptation, and the evolution of the fig-wasp mutualism. (Em preparação)
- Pereira, R. A. S.; Semir, J. & Menezes Jr, A. O. 2000. Pollination and other biotic interactions in figs of *Ficus eximia* Schott (Moraceae). *Rev. Bras. Bot.* **23**: 217-224.
- Ramírez B., W. 1970. Host specificity of fig wasps (Agaonidae). *Evolution* **24**: 680-691.
- Ramírez B., W. 1974. Coevolution of *Ficus* and Agaonidae. *Ann. Mo. Bot. Gard.* **61**: 770-780.
- Ramírez B., W. 1987. The influence of the microenvironment - the interior of the syconium - in the coevolution between fig wasps (Agaonidae) and the fig (*Ficus*), p. 329-334. In: Labeyrie, V. (ed.), *Insects-Plants*. Dr. W. Junk Publisher, Dordrecht, the Netherlands.
- van Noort, S.; Ware, A. B. & Compton, S. G. 1989. Pollinator-specific volatile attractants released from the figs of *Ficus burtt-davyi*. *S. Afr. J. Sci.* **85**: 323-324.
- Verkerke, W. 1989. Structure and function of the fig. *Experientia* **45**: 612-622.
- Ware, A. B. & Compton, S. G. 1994. Responses of fig wasps to host plant volatile cues. *J. Chem. Ecol.* **20**: 785-802.
- West, S. A. & Herre, E. A. 1994. The ecology of the New World fig-parasitizing wasps *Idarnes* and implications for the evolution of the fig-pollinator mutualism. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **258**: 67-72.
- West, S. A. & Herre, E. A. 1998. Partial local mate competition and the sex ratio: a study on non-pollinating fig wasps. *J. Evol. Biol.* **11**: 531-548.
- West, S. A.; Herre, E. A.; Windsor, D. M. & Green, P. R. S. 1996. The ecology and evolution of the New World non-pollinating fig wasp communities. *J. Biogeogr.* **23**: 447-458.
- Wiebes, J. T. 1979. Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **10**: 1-12.
- Wiebes, J. T. 1995. *The New World Agaoninae (pollinators of figs)*. Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Amsterdam, the Netherlands.

CAPÍTULO 1

ASSOCIAÇÃO DE MACHOS E FÊMEAS CO-ESPECÍFICOS EM TRÊS ESPÉCIES DE *IDARNES* (HYMENOPTERA: CHALCIDOIDEA) COM DIMORFISMO SEXUAL, PELA CARACTERIZAÇÃO MORFOLÓGICA DOS ESPERMATOZÓIDES¹

Introdução

As espécies polinizadoras e algumas espécies não-polinizadoras de *Ficus* possuem machos ápteros e muito diferentes de suas fêmeas. Algumas espécies não-polinizadoras possuem ainda tanto machos alados como ápteros (Boucek, 1993; Cook et al., 1997). A ausência de asas em machos de algumas espécies de vespas de figo tem sido interpretada como adaptação ao acasalamento no interior do figo, facilitando a movimentação dos machos e permitindo a realocação de energia para funções reprodutivas (Hamilton, 1979). O gênero Neotropical *Idarnes* está associado a espécies de *Ficus* do subgênero *Urostigma* (Gordh, 1975) e apresenta espécies com machos alados (grupo *incerta*) e machos ápteros (grupos *carne* e *flavicollis*) (Boucek, 1993). Devido ao acentuado dimorfismo sexual, originalmente os machos de *Idarnes* foram descritos como *Ganosoma* e as fêmeas como *Tetragonaspis* (Mayr, 1885) e, posteriormente, confirmado como pertencentes à mesma espécie (Müller, 1886). Outros gêneros de vespas de figo com machos ápteros tiveram também machos e fêmeas descritos em gêneros diferentes (Müller, 1886). Mais recentemente, várias amostras de duas espécies de *Ficus* na Costa Rica apresentavam fêmeas de *Psenobolus* (Hymenoptera: Braconidae) associadas a machos acentuadamente braquípteros, os quais eram considerados pertencentes a alguma espécie de Idarninae (Chalcidoidea) (Ramírez & Marsh, 1996). A associação definitiva de machos e fêmeas deste gênero foi possível somente após a ocorrência de um indivíduo ginandromórfico que apresentava alguns caracteres tipicamente de fêmeas (Ramírez & Marsh, 1996).

Em *F. eximia* no Brasil são conhecidas 14 morfo-espécies não-polinizadoras, das quais quatro pertencem ao gênero *Idarnes*. Dentre as quatro espécies de *Idarnes*, três possuem machos ápteros (*Idarnes* sp1 e sp2, grupo *carne*; *Idarnes* sp3, grupo *flavicollis*) e são diferenciadas com base nas fêmeas (Pereira et al., 2000). Assim, a associação dos sexos nestas morfo-espécies de *Idarnes* com machos ápteros é dificultada devido à grande diferença morfológica entre machos e

¹ Trabalho realizado em colaboração com o Prof. Dr. José Lino Neto do Departamento de Biologia Geral/ UFV.

fêmeas e à grande semelhança entre machos. O objetivo deste trabalho foi estabelecer a relação macho-fêmea nas três morfo-espécies de *Idarnes* com machos ápteros associadas a *F. eximia*, pela comparação micrométrica e morfológica de espermatozóides retirados da vesícula seminal dos machos e espermatozóides retirados da espermateca de fêmeas. Paralelamente, machos obtidos de figos com fêmeas de apenas uma espécie de *Idarnes* presente foram caracterizados morfológicamente e comparados àqueles identificados por meio dos espermatozóides.

Materiais e Métodos

Obtenção e caracterização dos espermatozóides

Os insetos foram obtidos em julho de 1999 em amostras de árvores de *F. eximia* localizadas nas proximidades do campus da Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brasil (22°54'S; 47°03'W; 855m alt.).

Figos em fase próxima à emergência das vespas foram coletados e individualizados em frascos plásticos de 80mL. Após a emergência das vespas, fêmeas vivas de *Idarnes* foram identificadas em morfo-espécies e dissecadas individualmente com ajuda de pinças finas em solução tampão (PBS, pH 7,0) para remoção da espermateca. A espermateca de cada vespa foi transferida para uma gota de PBS em lâmina histológica e rompida com ajuda de um estilete. Na seqüência, a espermateca rompida foi esfregada sobre a lâmina para a liberação dos espermatozóides. Os espermatozóides foram fixados com algumas gotas de glutaraldeído 2,5% em tampão cacodilato de sódio 0,1M por 5 minutos. Após isto, as lâminas foram lavadas em água corrente e secas ao “ar livre”.

Alguns figos em fase próxima à emergência das vespas foram dissecados para obtenção de machos de *Idarnes* spp., uma vez que estes machos são os primeiros insetos a emergir em *F. eximia* (Pereira et al., 2000). Cada macho foi dissecado em solução tampão (PBS, pH 7,0) para remoção da vesícula seminal. Os espermatozóides foram fixados em lâminas histológicas pelo mesmo processo descrito para a espermateca das fêmeas. As partes dos machos (cabeça, tórax e pernas) não danificadas na dissecação receberam identificação referente à lâmina dos espermatozóides extraídos e foram preservadas em álcool 70% para análise morfológica posterior.

Nas lâminas obtidas das espermatecas de fêmeas e nas obtidas das vesículas seminais de machos, os comprimentos totais do espermatozóide e de uma porção referida como “cabeça” (que

correspondia ao início do núcleo até a extremidade anterior do espermatozóide) foram medidos com ocular micrométrica em microscopia convencional de luz. Foram medidas de três a seis “cabeças” e um ou dois espermatozoides inteiros (total) por lâmina. A quantificação do comprimento total foi realizada em menor número devido à dificuldade em se obter espermatozoides estendidos em posição linear. Na espécie *Idarnes* sp2 foram dissecadas 16 fêmeas e em apenas uma havia espermatozoides na espermateca, sendo que os espermatozoides ficaram enovelados próximos à espermateca nesta lâmina. Por isto, para a espécie *Idarnes* sp2 não foram tomadas medidas dos espermatozoides.

A presença de espiralação, devido ao posicionamento de mitocôndrias ao longo do flagelo, visível em microscópio de luz, e a forma e o tamanho do núcleo do espermatozóide foram observados. Para a medição e observação da forma do núcleo, algumas lâminas foram coradas por 15 min com 0,2 µg/mL de 4,6-diamino-2-phenylindole (DAPI) em PBS, lavadas e montadas em Vectrashield. As lâminas foram examinadas e fotografadas em microscópio de epifluorescência (Olympus, BX60) equipado com filtro BP 360-370nm.

Caracterização morfológica dos machos

As partes remanescentes (cabeça, tórax e pernas) dos machos dissecados para obtenção dos espermatozoides foram analisadas em microscópio estereoscópico para caracterização morfológica, independente da caracterização dos espermatozoides, e os indivíduos separados em tipos morfológicos (morfos).

Associação dos machos e das fêmeas

As características morfométricas e morfológicas dos espermatozoides obtidos em vesículas seminais dos machos foram comparadas a aquelas dos obtidos em espermateca das fêmeas, estabelecendo a relação macho-fêmea para as morfo-espécies.

Paralelamente à associação macho-fêmea pelas características dos espermatozoides, machos de figos onde estavam presentes fêmeas de apenas uma espécie de *Idarnes*, coletados anteriormente em Campinas, foram analisados e separados em morfos, pressupondo que estes machos pertenciam à mesma espécie que as fêmeas presentes nestes figos. Estes dados, apesar de sujeitos a erros devido a efeitos de colonização (os machos podem não pertencer à mesma espécie

que as fêmeas), ajudam a avaliar a eficiência da associação estabelecida pela caracterização morfológica dos espermatozóides.

Resultados

Caracterização dos espermatozóides

Os espermatozóides obtidos da espermateca de fêmeas das espécies *Idarnes* sp1 e *Idarnes* sp3 apresentaram comprimentos totais médios próximos, com sobreposição de valores extremos (Tabela 1). Dados de comprimento total estão sujeitos a uma certa imprecisão de medida, pois a maior parte dos espermatozóides não foi fixada na lâmina em posição linear, dificultando a medição e levando a uma maior variação dos valores. Por outro lado, os comprimentos de “cabeça” de espermatozóides foram menores para os obtidos da espermateca de *Idarnes* sp1 quando comparados aos de *Idarnes* sp3, não havendo sobreposição de valores extremos (Tabela 1).

Tabela 1. Médias \pm desvio padrão (DP) e valores mínimos e máximos em μm dos comprimentos total e de “cabeça” dos espermatozóides obtidos da espermateca de fêmeas de espécies de *Idarnes* associadas a *F. eximia*. N = número de espermatozóides medidos.

| Espécie | Comprimento total | | | Comprimento da “cabeça” | | |
|--------------------|-------------------|--------------------|-----------------|-------------------------|------------------|---------------|
| | N | Média \pm DP | Min.-Máx | N | Média \pm DP | Min.-Máx. |
| <i>Idarnes</i> sp1 | 3 | 240,26 \pm 10,17 | 235,75 - 255,53 | 7 | 17,87 \pm 0,62 | 17,25 - 19,09 |
| <i>Idarnes</i> sp3 | 3 | 236,21 \pm 9,56 | 225,4 - 243,57 | 12 | 26,68 \pm 1,00 | 25,3 - 29,21 |

Os núcleos dos espermatozóides apresentaram formato de ponta de lança em *Idarnes* sp1 e de bastonete em *Idarnes* sp3. Os comprimentos dos núcleos dos espermatozóides também diferiram, sendo maiores em *Idarnes* sp3 (Figura 1). Os espermatozóides obtidos de *Idarnes* sp1 e sp3 apresentaram espiralação no flagelo evidente, maior em *Idarnes* sp3, enquanto os de *Idarnes* sp2 pareciam lisos em microscopia de luz.

Nos espermatozóides obtidos de vesículas seminais de machos, o comprimento total apresentou dimensões compatíveis ao o encontrado naqueles obtidos de espermateca de fêmeas (valores variando de 218,50 a 270,02 μm). Os machos número 2 e 3 apresentaram comprimentos de “cabeça” de espermatozóides semelhantes aos obtidos em espermateca de *Idarnes* sp1, enquanto os demais (exceto em macho número 6 que não foi medido) apresentaram esta medida

comparável às obtidas de *Idarnes* sp3 (Figura 2 e Tabela 1). A aparência da espiralação nos machos números 2 e 3 foi semelhante à *Idarnes* sp1, enquanto nos demais (exceto número 6) foi semelhante à *Idarnes* sp3.

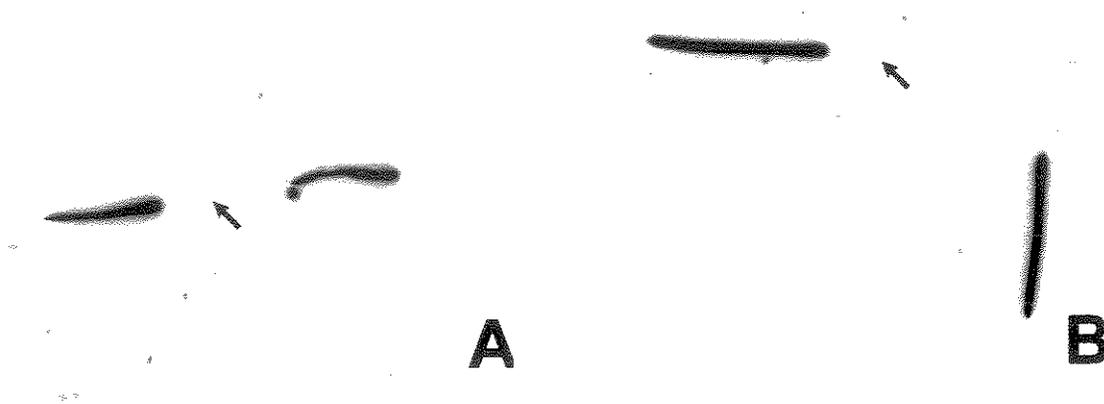


Figura 1. Núcleos de espermatozoides de *Idarnes* spp. evidenciados pela coloração de DAPI. As setas indicam o flagelo do espermatozoide. Fotos em mesma escala. A – *Idarnes* sp1; núcleo = 18 μ m e B – *Idarnes* sp3; núcleo = 27 μ m.

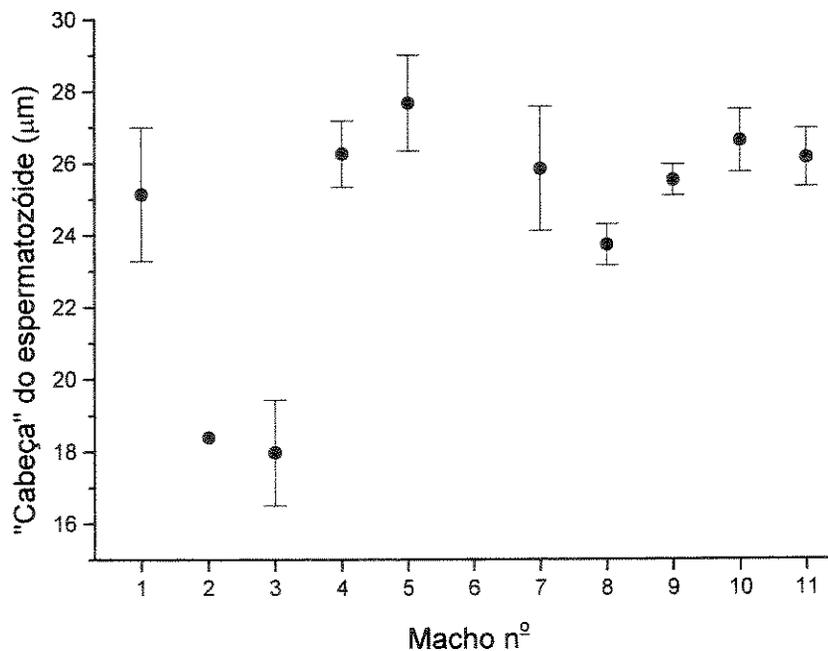


Figura 2. Comprimento médio e desvio padrão (barras verticais) da "cabeça" de espermatozoides obtidos de vesícula seminal de 10 machos *Idarnes* spp. (o macho nº 6 não foi medido) associados a *F. eximia*. Tamanhos amostrais (nº de espermatozoides por macho): nº 1=3, nº 2=4, nº 3=6, nº 4=5, nº 5=3, nº 7=5, nº 8=6, nº 9=5, nº 10=4 e nº 11=3. .

Os espermatozoides do macho número 6 ficaram enovelados próximo à vesícula seminal e pouco evidentes na lâmina, não permitindo a medição dos comprimentos total e da cabeça. Porém, se assemelharam aos espermatozoides de *Idarnes* sp2 pela aparência lisa do flagelo em microscopia de luz. Assim, o macho número 6 foi considerado potencialmente como de *Idarnes* sp2.

Caracterização morfológica dos machos

Nos machos dissecados para obtenção de espermatozoides e naqueles obtidos de figos com fêmeas de apenas uma espécie foram observados os seguintes caracteres e respectivos estados:

Cabeça

- a) *forma da cápsula cefálica*: 1) quadrangular com largura ligeiramente inferior ao comprimento; 2) quadrangular com largura aproximadamente igual ao comprimento; 3) subtrapezoidal com largura do extremo anterior menor que o comprimento.
- b) *forma da região do clipeo*: 1) marcadamente em sela; 2) em sela com uma leve saliência em forma triangular; 3) em sela com uma saliência triangular conspícua.
- c) *sutura longitudinal no centro da cápsula cefálica*: 1) indo da metade do comprimento até quase tocar o extremo anterior e terminando em forma de “T” ou “Y”; 2) indo da metade do comprimento até um pouco abaixo ou na mesma linha dos olhos e não terminando em forma de “T” ou “Y”.
- d) *mandíbulas*: 1) bidentadas e maiores que a metade da largura da cápsula cefálica; 2) bidentadas + um processo na região proximal com aspecto de um terceiro dente e comprimento aproximadamente igual à metade da largura da cápsula cefálica.
- e) *inserção das antenas*: 1) um pouco acima ou na mesma linha dos olhos; 2) um pouco abaixo ou na mesma linha dos olhos.

f) escapo antenal: 1) moderadamente esclerotizado e em forma de chave; 2) quase tão esclerotizado quanto as mandíbulas e os 2/3 anteriores aproximadamente em forma cilíndrica ou menos clavada.

Tórax

a) forma geral: 1) robusto; 2) mais afilado e menos robusto.

b) pronoto: 1) expansões laterais delgadas e translúcidas; 2) pequenas expansões laterais pouco translúcidas; 3) sem expansões laterais.

c) mesonoto: 1) expansões laterais delgadas e translúcidas; 2) pequenas expansões laterais pouco translúcidas; 3) sem expansões laterais.

Pernas

a) esporão tibial presentes no 2º e 3º par de pernas: 1) dimensões de aproximadamente 1/3 do tamanho da tíbia; 2) dimensões de aproximadamente 1/2 do tamanho das tíbias.

Os caracteres observados permitiram identificar quatro morfos de machos *Idarnes*, de acordo com a Tabela 2.

Tabela 2. Tipos morfológicos de machos *Idarnes* spp. identificados de acordo com os caracteres observados. Letras representam o caráter e os números representam os respectivos estados (ver texto para detalhes). As figuras mostram a cabeça de cada morfo; escala=0,25mm.

| Morfo | Caracteres/estados | Cabeça |
|-------|---|--|
| 1 | cabeça: a1, b1, c1, d1, e1, f1 tórax: a1, b2, c1 pernas: a1 |  |
| 2 | cabeça: a2, b2, c1, d1, e1, f2 tórax: a1, b2, c1 pernas: a1 |  |
| 3 | cabeça: a2, b3, c2, d1, e1, f1 tórax: a1, b1, c3 pernas: a2 |  |
| 4 | cabeça: a3, b2, c2, d2, e2, f1 tórax: a2, b3, c2 pernas: a2 |  |

A associação dos machos e fêmeas pelos caracteres de espermatozóides indicou que os machos associados a *Idarnes* sp1 e sp2 apresentaram, cada um, um tipo de morfologia (morfos 1 e 2, respectivamente), enquanto aqueles associados a *Idarnes* sp3 apresentaram dois tipos de morfologia (morfos 3 e 4 - Tabela 3).

Os machos coletados em figos contendo apenas fêmeas *Idarnes* sp1 e sp2 eram dos morfos 1 e 2 respectivamente. Os machos coletados em figos com apenas *Idarnes* sp3 apresentaram forma básica dos morfos 3 ou 4. Porém, em alguns casos, mostravam algumas características um pouco diferentes destes dois, sugerindo a existência de uma gradação entre os morfos 3 e 4 (Tabela 4).

Tabela 3. Associação das espécies por meio da comparação de espermatozóides obtidos de espermateca de fêmea e de vesícula seminal de machos e caracterização morfológica de machos de *Idarnes*. Ver Tabela 2 para caracterização dos tipos morfológicos. .

| Macho nº | Espermatozóides semelhantes a: | Tipos morfológicos de machos |
|----------|--------------------------------|------------------------------|
| 2 | <i>Idarnes</i> sp1 | morfo 1 |
| 3 | | |
| 6 | <i>Idarnes</i> sp2 | morfo 2 |
| 1 | <i>Idarnes</i> sp3 | morfo 3 |
| 4 | | |
| 7 | | |
| 8 | | |
| 9 | | |
| 11 | | |
| 5 | | morfo 4 |
| 10 | | |

Tabela 4. Tipos morfológicos de machos coletados em 10 figos de *F. eximia* contendo uma única espécie de *Idarnes*. Ver texto para caracterização dos tipos morfológicos. .

| Figos nº | Fêmea presentes | Tipos morfológicos de machos |
|----------|--------------------|------------------------------|
| 1 | <i>Idarnes</i> sp1 | morfo 1 |
| 2 | <i>Idarnes</i> sp2 | morfo 2 |
| 3 | <i>Idarnes</i> sp2 | morfo 2 |
| 4 | <i>Idarnes</i> sp2 | morfo 2 |
| 5 | <i>Idarnes</i> sp3 | morfo 3 |
| 6 | <i>Idarnes</i> sp3 | morfo 3 |
| 7 | <i>Idarnes</i> sp3 | morfo 4 |
| 8 | <i>Idarnes</i> sp3 | morfo 4 |
| 9 | <i>Idarnes</i> sp3 | morfos 3 e 4 |
| 10 | <i>Idarnes</i> sp3 | morfos 3 e 4 |

Discussão

Os resultados apresentados indicam que a metodologia de comparação de espermatozoides obtidos de espermatecas de fêmeas e de vesículas seminais de machos permite estabelecer a relação macho-fêmea nestas espécies com dimorfismo sexual acentuado. Esta metodologia apresenta a vantagem de utilizar equipamentos normalmente disponíveis na maioria dos laboratórios e baixo custo em relação a outras técnicas, como as moleculares de genética. Outra vantagem é que a associação de machos e fêmeas co-específicos pode ser estabelecida com baixo esforço amostral, sem a necessidade de obtenção de amostras em que ocorra apenas uma espécie ou observação de casais de insetos em cópula, como normalmente realizado nas técnicas tradicionais de taxonomia.

As diferenças de comprimento de “cabeça”, espiralação e formato de núcleo caracterizaram de forma segura os espermatozoides em pelo menos duas das três espécies de *Idarnes* estudadas (sp1 e sp3). Assim, o estabelecimento da relação macho-fêmea permitiu listar caracteres para a identificação das espécies de machos, sendo a forma da cabeça suficiente para identificar os tipos morfológicos.

A associação macho-fêmea pela comparação de espermatozoides permitiu a interpretação correta do trimorfismo em *Idarnes* sp3. A caracterização morfológica de machos

coletados em figos onde estavam presentes fêmeas de apenas uma espécie de *Idarnes* corroborou os padrões evidenciados pela associação por características dos espermatozóides. Porém, para evidenciar que os morfos 3 e 4 pertenciam à mesma espécie utilizando os dados de figos com ocorrência apenas de *Idarnes* sp3 seria necessário um maior esforço amostral, uma vez que a presença exclusiva de uma espécie de *Idarnes* não é tão freqüente. As características morfológicas dos machos obtidos de figos com apenas uma espécie presente apontou a ocorrência de formas intermediárias de machos, sugerindo a existência de uma graduação entre os morfos 3 e 4. Variações morfológicas possivelmente ocorrem nas espécies *Idarnes* sp1 e sp2, mas não foram observadas em função do pequeno número de machos avaliados. A ocorrência de trimorfismo em vespas de figo tem sido relatada há bastante tempo (Müller, 1886; Hamilton, 1979; Cook et al., 1997) e parece estar associada a diferentes estratégias de acasalamento (Hamilton, 1979; Cook et al., 1997). Em *Idarnes*, Gordh (1975) encontrou dois morfos de machos em *I. flavicollis* (grupo *flavicollis* segundo Boucek (1993)) e machos de tamanhos diferentes em *I. simus* (grupo *carne* segundo Boucek (1993)), porém com morfologia constante. Desta forma, a variação morfológica em machos *Idarnes* pode ser mais acentuada nas espécies do grupo *flavicollis*, necessitando, no entanto, de estudos em um maior número de espécies para a confirmação deste padrão.

Devido à viabilidade e ao baixo custo, este método de associação potencialmente poderia ser aplicado em outros grupos de vespas de figos com dimorfismo sexual acentuado ou em outras espécies de insetos nos quais se possam obter espermatozóides de espermateca de fêmeas e de vesícula seminal de machos. Esta metodologia seria útil ainda para a correta interpretação de polimorfismo acentuado, como por exemplo em vespas de figo do gênero *Heterandrium*, que possuem machos alados e ápteros sem formas intermediárias (Hamilton, 1979; Cook et al., 1997). Em casos como este, a forma alada poderia ser associada à espécie da fêmea e a áptera ser considerada como de outra espécie sem fêmeas conhecidas.

Literatura citada

- Boucek, Z. 1993. The genera of chalcidoid wasps from *Ficus* fruit in the New World. *J. Nat. Hist.* **27**: 173-217.
- Cook, J. M.; Compton, S. G.; Herre, E. A. & West, S. A. 1997. Alternative mating tactics and extreme male dimorphism in fig wasps. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **264**: 747-754.

- Gordh, G. 1975. The comparative external morphology and systematics of the neotropical parasitic fig wasp genus *Idarnes* (Hymenoptera: Torymidae). *Univ. Kans. Sci. Bull.* **50**: 389-455.
- Hamilton, W. D. 1979. Wingless and fighting males in fig wasps and other insects, p. 167-220. *In*: Blum, M. S. & N. A. Blum (eds.), *Sexual selection and reproductive competition in insects*. Academic Press, London.
- Mayr, G. 1885. Feigeninsecten. *Verh. Zool. Bot. Gesell. Wien.* **35**: 147-250.
- Müller, F. 1886. Notes on fig insects. *Trans. Ent. Soc. (London)* **1886**: x-xiii.
- Pereira, R. A. S.; Semir, J. & Menezes Jr, A. O. 2000. Pollination and other biotic interactions in figs of *Ficus eximia* Schott (Moraceae). *Rev. Bras. Bot.* **23**: 217-224.
- Ramírez B., W. & Marsh, P. M. 1996. A review of the genus *Psenobolus* (Hymenoptera: Braconidae) from Costa Rica, an inquiline fig wasp with brachypterous males, with descriptions of two new species. *J. Hym. Res.* **5**: 64-72.

CAPÍTULO 2

GINANDROMORFISMO EM *PEGOSCAPUS* SP. (HYMENOPTERA: AGAONIDAE) POLINIZADOR DE *FICUS EXIMIA* (MORACEAE)

Ginandromorfismo é definido pela presença simultânea no mesmo organismo de tecidos genotípica e fenotipicamente masculinos e femininos (Laugé, 1985). A ocorrência de ginandromorfismo é descrita em várias ordens do Filo Artropoda (Martini *et al.*, 1999). Em Hymenoptera, este fenômeno é descrito para algumas famílias, tais como, Anthophoridae (Urban, 1999), Apidae (Gordh & Gulmahamad, 1975), Chalcididae (Haltead, 1988), Diprionidae (Martini *et al.*, 1999), Formicidae (Jones & Phillips Jr., 1985), Halictidae (Nilsson, 1987), Scelionidae (Huggert, 1977), entre outras citadas por Nilsson (1987).

A forma como este fenômeno se origina não é bem conhecida, mas é normalmente atribuída a anomalias durante as fases de desenvolvimento do organismo. Nilsson (1987) discute algumas causas possíveis de ginandromorfismo em insetos haplo-diplóides: 1) óvulos que contenham dois núcleos, sendo que a fertilização de um deles originaria um indivíduo ginandromórfico; 2) poliespermia, na qual um espermatozóide fertilizaria um óvulo, enquanto o núcleo do espermatozóide supernumerário originaria células haplóides no embrião; 3) meiose acidental que levasse à produção de células haplóides dentro de embriões diplóides; 4) evento oposto que tornasse células haplóides em diplóides ou 5) perda de genes para determinação sexual.

Feminilização causada pela bactéria *Wolbachia* em indivíduos geneticamente masculinos, apesar de não relatado até o momento em Hymenoptera (Cook & Butcher, 1999), merece ser melhor investigada. Feminilização é conhecida em Isopoda (Rigaud & Juchault, 1993) e recentemente relatada em Lepidoptera (Hiroki *et al.*, 2002; Kageyama *et al.*, 2002), ocorrendo no primeiro grupo a indução de fenótipos ginandromórficos. Em Diptera, a infecção por *Wolbachia* pode se distribuir pelos tecidos somáticos (Dobson *et al.*, 1999); assim, em organismos haplodiplóides, como os Hymenoptera, o efeito feminilizante associado à infecção de tecidos somáticos levaria à produção de indivíduos ginandromórficos.

O gênero *Ficus* é polinizado exclusivamente por pequenas vespas da família Agaonidae, sendo que, de modo geral, cada uma das aproximadamente 700 espécies (Berg, 1989) é associada a uma espécie polinizadora exclusiva (Ramirez, 1970; Wiebes, 1979; Herre *et al.*,

1996). As espécies polinizadoras de *Ficus* apresentam dimorfismo sexual acentuado, com fêmeas aladas de coloração escura e machos ápteros de coloração marrom clara (Figura 1 A-B). A determinação do sexo é haplodiplóide, na qual machos se desenvolvem de ovos não fertilizados e fêmeas de ovos fertilizados (Cook, 1993).

Em vespas associadas a *Ficus*, ginandromorfismo foi descrito por Ramirez & Marsh (1996) no gênero *Psenobolus* (Ichneumonoidea, Braconidae), sendo que o espécime ginandromórfico foi útil para associar fêmea e macho antes considerados espécies diferentes devido ao acentuado dimorfismo sexual. Porém, em vespas de figo, este fenômeno não é descrito na literatura para as espécies pertencentes à superfamília Chalcidoidea, tal qual *Pegoscapus* sp.

Em *Ficus eximia*, seis espécimes ginandromórficos foram encontrados durante a triagem de amostras de sicônios coletadas durante o mês de agosto de 2001 em duas plantas localizadas no distrito de Barão Geraldo, Campinas/SP (22°54'S, 47°03'W; 855m alt.). Vinte e cinco sicônios de cada planta foram coletados na fase próxima à emergência dos insetos e individualizados em frascos plásticos de 80mL para a emergência da prole de vespas. Os indivíduos ginandromórficos foram observados durante a inspeção das galhas nas quais os insetos não tinham emergido, sugerindo que estes espécimes apresentavam problemas de viabilidade. Os indivíduos ginandromórficos apresentavam tecidos femininos e masculinos distribuídos em mosaico por todas as partes do corpo; porém, com genitálias predominantemente masculinas (Figura 1 C-H). A morfologia externa apresentou características femininas ou masculinas de acordo com a predominância de tecidos femininos e masculinos respectivamente, inclusive com o desenvolvimento de asas nas porções do tórax que apresentavam tecidos femininos (Figura 1 F e H).

Este fenômeno parece ser raro, pois em aproximadamente 600 sicônios ou 14.000 indivíduos machos avaliados ao longo de cinco anos de coletas, nos quais as galhas com insetos não-emergidos foram inspecionadas, apenas seis indivíduos ginandromórficos foram observados. Outra questão intrigante é o fato de todos os indivíduos ginandromórficos terem sido encontrados em duas amostras coletadas no mesmo período, apontando talvez para algum efeito ambiental, como baixas temperaturas, que tenha causado problemas de desenvolvimento nestes insetos. Ginandromorfismo foi observado também em vespas polinizadoras de *F. carica*, *Blastophaga psenes*, (Kjellberg, comunicação pessoal), sugerindo que este fenômeno possa ocorrer em outras espécies de vespas de figo; porém, a sua ocorrência não é relatada já que, na maioria dos estudos, as galhas cujos insetos não emergiram não são inspecionadas. Estudos futuros são necessários

para elucidar os fatores que levam ao desenvolvimento de indivíduos ginandromórficos em vespas de figo.

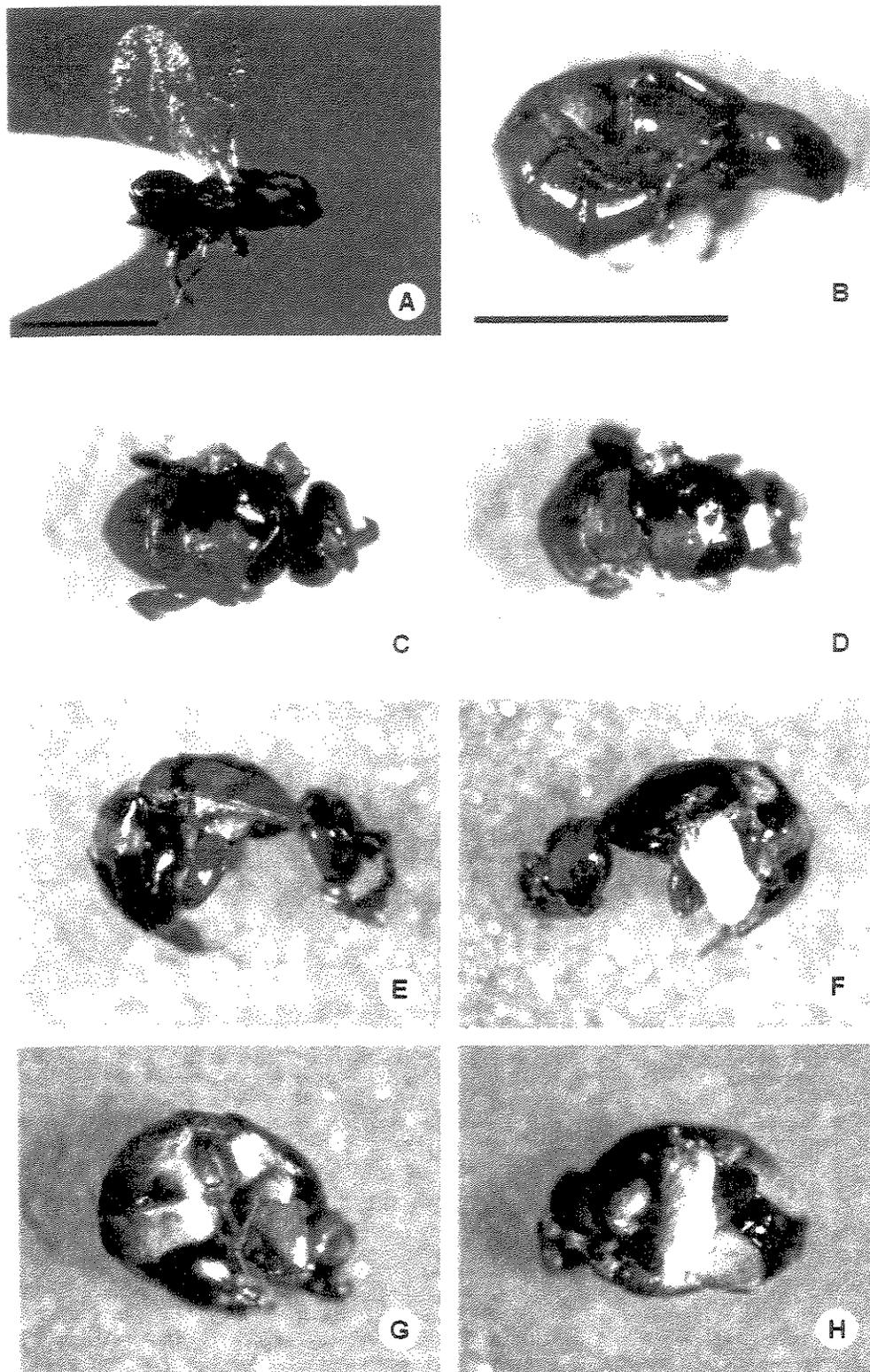


Figura 1. *Pegoscapus* sp. polinizador de *Ficus eximia*. Fêmea e macho normais: A-B. Indivíduos ginandromórficos: C – indivíduo 1 (dorsal); D - indivíduo 2 (dorsal); E-F – indivíduo 3 (laterais); G-H – indivíduo 2 (laterais). B-H em mesma escala. Escalas = 1mm.

Literatura citada

- Cook, J.M. 1993. Sex determination in the Hymenoptera: a review of models and evidence. *Heredity* **71**: 421-435.
- Cook, J. M.; Butcher, R. D. J. 1999. The transmission and effects of *Wolbachia* bacteria in parasitoids. *Res. Pop. Ecol.* **41**: 15-28.
- Dobson, S. L.; Bourtzis, K.; Braig, H. R.; Jones, B. F.; Zhou, W. G.; Rousset, F.; O'Neill, S. L. 1999. *Wolbachia* infections are distributed throughout insect somatic and germ line tissues. *Insect Biochem. Molec. Biol.* **29**: 153-160.
- Gordh, G., Gulmahamad, H. 1975. A bilateral gynandromorphic *Xylocopa* taken in California (Hymenoptera: Apidae). *Proc. Entomol. Soc. Wash.* **77**: 269-273.
- Haltead, J.A. 1988. A gynandromorph of *Hockeria rubra* (Ashmead)(Hymenoptera: Chalcididae). *Proc. Entomol. Soc. Wash.* **90**: 258-259.
- Herre, E.A.; Machado, C.A.; Bermingham, E.; Nason, J.D.; Windsor, D.M.; McCafferty, S.S.; Van-Houten, W.; Bachmann, K. 1996. Molecular phylogenies of figs and their pollinator wasps. *J. Biogeogr.* **23**: 521-530.
- Hiroki, M.; Kato, Y.; Kamito, T.; Miura, K. 2002. Feminization of genetic males by a symbiotic bacterium in a butterfly, *Eurema hecabe* (Lepidoptera: Pieridae). *Naturwissenschaften* **89**: 167-170.
- Huggert, L. 1977. Three gynandromorphic specimens of *Idris piceiventris* (Kieffer) (Hymenoptera, Proctotrupoidea: Scelionidae). *Entomol. Scand.* **8**: 158-160.
- Jones, S.R.; Phillips Jr, S.A. 1985. Gynandromorphism in the ant *Pheidole dentata* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Proc. Entomol. Soc. Wash.* **87**: 583-586.
- Kageyama, D.; Nishimura, G.; Hoshizaki, S.; Ishikawa, Y. 2002. Feminizing *Wolbachia* in an insect, *Ostrinia furnacalis* (Lepidoptera : Crambidae). *Heredity* **88**: 444-449.
- Laugé, G. 1985. Sex determination: Genetic and epigenetic factors in: Kerkut, G.A.; L.L. Gilbert, eds. *Comprehensive insect physiology biochemistry and pharmacology, vol. 1 Embryogenesis and reproduction*. Pergamon Press, Oxford
- Martini, A.; Baldassari, N.; Baronio, P. 1999. Gynandromorphism and its manifestations in Diprionid Hymenoptera. *Boll. Ist. Ent. "G. Grandi" Univ. Bologna* **53**: 87-107.

- Nilsson, G.E. 1987. A gynandromorphic specimen of *Evyllaeus albipes* (Fabricius)(Hymenoptera, Halictidae) and a discussion of possible causes of gynandromorphism in haplo-diploids insects. *Notulae Entomologicae* **67**: 157-162.
- Ramírez B, W. 1970. Host specificity of fig wasps (Agaonidae). *Evolution* **24**: 680-691.
- Ramírez B, W.; Marsh, P.M. 1996. A review of the genus *Psenobolus* (Hymenoptera: Braconidae) from Costa Rica, an inquiline fig wasp with brachypterous males, with descriptions of two new species. *J. Hym. Res.* **5**: 64-72.
- Rigaud, T.; Juchault, P. 1993. Conflict between feminizing sex-ratio distorters and an autosomal masculinizing gene in the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare* Latr. *Genetics* **133**: 247-252.
- Urban, D. 1999. Ginandromorfia em *Alloscirtetica brethesi* (Joergensen) (Hymenoptera, Anthophoridae). *Rev. Bras. Zool.* **16**: 171-173.
- Wiebes, J.T. 1979. Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **10**: 1-12.

CAPÍTULO 3

RAZÃO SEXUAL DE VESPAS DE FIGO: FALTA DE AJUSTE À TEORIA DE COMPETIÇÃO LOCAL POR ACASALAMENTOS E INFLUÊNCIA DE ESPÉCIES NÃO-POLINIZADORAS.

Introdução

Alocação sexual da prole tem motivado estudos teóricos e empíricos em vários grupos de organismos (Werren, 1980; Frank, 1985; Herre, 1985; 1987; Martins et al., 1999; West et al., 1999; 2000a; 2000b). Fisher (1930) mostrou que em populações panmíticas a seleção dependente de frequência levaria a um investimento parental igual nos dois sexos. Posteriormente, Hamilton (1967) chamou a atenção para o fato que, em muitos organismos, acasalamentos ocorrem dentro de grupos formados por proles de uma ou poucas mães (fundadoras) antes da dispersão das fêmeas. Nestas circunstâncias, os machos competiriam entre si por acasalamentos (competição local por acasalamentos - CLA), favorecendo a seleção de proles com maior proporção de fêmeas (razão sexual desviada em favor de fêmeas). Porém, a estruturação da população que favorece a CLA também leva a um aumento no nível de endogamia, devido ao acasalamento entre irmãos e, conseqüentemente, a um aumento do parentesco entre mãe e prole (Frank, 1985; Herre, 1985).

Em organismos haplodiplóides, o genoma dos machos haplóides provém de ovos não fertilizados das mães diplóides; assim, com a endogamia, o parentesco entre mãe e filhas é maior que entre mãe e filhos. Esta assimetria de parentesco de mãe para filhos e filhas resultaria em razão sexual desviada em favor de fêmeas independente de qualquer efeito de CLA (Herre, 1985). Considerando que as fundadoras contribuem igualmente na prole, a proporção ótima de machos seria dada por:

$$p = (1 - m) (2n - 1) / (4n - 1),$$

onde m é a proporção de indivíduos de uma dada prole proveniente de cada fundadora (recíproco do número de fundadoras da prole), diretamente relacionado com a CLA, e n é a média harmônica do número de fundadoras da população (quando n diminui, o nível de endogamia aumenta devido ao acasalamento entre irmãos) – (Herre, 1985). Frank (1985) apresenta um modelo teórico de predição da razão sexual relacionado ao de Herre (1985). Desta forma, a razão sexual varia de 1/2 (ausência de endogamia) ou 1/3 (alta endogamia), em número de fundadoras elevado, a zero quando o número de fundadoras é um. No ultimo caso, a interpretação seria que a

fêmea produziria o número mínimo de machos suficientes para fertilizar todas suas filhas (Hamilton, 1967).

O sistema *Ficus* – vespas tem sido considerado como modelo para estudos de efeitos da CLA (Hamilton, 1979; Frank, 1985; Herre, 1985; 1987; West & Herre, 1998), apesar de algumas violações dos pressupostos teóricos (Kathuria et al., 1999; Moore et al., 2002; Molbo et al., em preparação; Moore & Greeff, submetido; Kinoshita et al., 2002). O gênero *Ficus* é polinizado exclusivamente por pequenas vespas da família Agaonidae, sendo que cada uma das aproximadamente 700 espécies (Berg, 1989) é associada a uma espécie polinizadora exclusiva (Ramírez B., 1970; Wiebes, 1979; Herre et al., 1996). Porém, exceções a esta especificidade parecem mais comuns do que se supunha (Compton, 1990; Michaloud et al., 1996; Molbo et al., em preparação; Rasplus, 1996). O desenvolvimento e a maturação dos sicônios (inflorescência em forma de urna com as flores dispostas internamente) em cada planta são normalmente bastante sincronizados; porém, diferentes plantas na população iniciam a floração assincronicamente ao longo do ano (Bronstein, 1992). Quando os sicônios são jovens e as flores femininas estão receptivas, vespas fêmeas acasaladas e carregando pólen (fundadoras) são atraídas por substâncias voláteis emanadas do interior do sicônio (van Noort et al., 1989; Ware & Compton, 1994; Gibernau et al., 1997) e penetram o sicônio através das brácteas imbricadas do ostíolo. Então as fundadoras polinizam as flores femininas e depositam ovos nos ovários de algumas delas (Galil, 1977). A determinação do sexo é haplodiplóide e, desta forma, as fêmeas são capazes de controlar o sexo da prole fertilizando ou não o ovo: machos se desenvolvem de ovos não fertilizados e fêmeas de ovos fertilizados (Cook, 1993). Na seqüência, com poucas exceções, as fêmeas morrem no interior do sicônio e seus corpos podem ser contados para determinar o número de fundadoras que potencialmente polinizaram e depositaram ovos em cada sicônio (Herre, 1996).

Durante as semanas seguintes, os aquênios dos sicônios e as larvas de vespas polinizadoras se desenvolvem. Pouco antes do amadurecimento do sicônio, os machos ápteros da polinizadora emergem das galhas em que se desenvolveram e vasculham o interior do sicônio em busca de galhas contendo fêmeas. Os machos perfuram com suas mandíbulas as galhas e acasalam as fêmeas antes delas emergirem. Logo após o acasalamento, as fêmeas emergem das galhas, coletam pólen das flores masculinas recém amadurecidas e saem através do orifício escavado pelos machos na parede do sicônio, recomeçando o ciclo em outra planta (Galil, 1977). Além da espécie polinizadora, normalmente outras espécies de vespas são associadas aos sicônios

de *Ficus*, galhando ovários das flores ou parasitando larvas de outras vespas fitófagas; porém, não polinizam, pois depositam seus ovos pelo lado externo através da parede do sicônio (Janzen, 1979; Bronstein, 1992).

Estudos de razão sexual de vespas polinizadoras de *Ficus* normalmente avaliam a razão sexual secundária da prole, ou seja, a proporção de machos que atingiram com sucesso a fase adulta (Green et al., 1982). Porém, em vespas de figo, a razão sexual da prole possivelmente reflete bem a razão sexual primária, uma vez que a mortalidade larval parece ser baixa (Kathuria et al., 1999).

Apesar de Herre (1985) não ter observado distorções da razão sexual da prole de polinizadoras devido à mortalidade dependente do sexo pelo parasitismo de vespas não-polinizadoras, sabe-se que algumas espécies não-polinizadoras exercem um efeito negativo sobre a prole das polinizadoras (West & Herre, 1994; Kerdelhue & Rasplus, 1996; West et al., 1996; Pereira, 1998). Assim, altas densidades de vespas não-polinizadoras poderiam levar a distorções da razão sexual das polinizadoras se o efeito negativo sobre a prole for dependente do sexo.

O objetivo deste trabalho é avaliar o efeito da CLA (expresso pelo número de fundadoras por sicônio) e da presença de vespas não-polinizadoras sobre a razão sexual da prole da espécie polinizadora.

Materiais e métodos

Ficus eximia é polinizada por uma única espécie morfologicamente distinguível (*Pegoscapus* sp.) e associada a outras 14 espécies não-polinizadoras (Pereira et al. 2000). Dentre as vespas não-polinizadoras associadas a *F. eximia*, o gênero *Idarnes* é o mais representativo, com quatro espécies que ocorrem, muitas vezes, em densidades superiores à da espécie polinizadora (Pereira, 1998; Pereira et al., 2000).

Para o estudo da relação da razão sexual da prole de *Pegoscapus* sp. com o número de vespas fundadoras do sicônio foram realizadas amostragens de 25 - 40 sicônios em oito plantas de *F. eximia* desenvolvendo-se espontaneamente em áreas urbanizadas no distrito de Barão Geraldo, Campinas/SP (22°54'S; 47°03'W; 855m alt.), durante o período de abril de 1999 a agosto de 2001. Os sicônios foram coletados na fase próxima à emergência das vespas. Em laboratório, os sicônios foram abertos com um corte transversal para contagem do número de fundadoras. A abertura foi feita cortando-se apenas a parede do sicônio, evitando que a lâmina

atravessasse o lúmen e danificasse alguma fundadora. Após a contagem, as fundadoras foram retiradas do lúmen, os sicônios fechados e individualizados em frascos plásticos de 80mL para a emergência da prole de vespas. As metades foram mantidas juntas amarrando-nas com um arame fino de cobre (Figura 1). As vespas que emergiram foram mortas por congelamento e posteriormente contadas e sexadas. O interior do sicônio foi inspecionado para quantificar também as vespas que não emergiram de suas galhas. A triagem completa de cada sicônio despendeu de 20 a 60 minutos aproximadamente.

Dados de levantamentos prévios da fauna de vespas associadas a *F. eximia* (sete safras amostradas no período de outubro de 1992 a agosto 1993 no município de Londrina/PR (23°18'S; 51°09'W; 585m alt.) e oito safras amostradas no período de setembro de 1996 a abril de 1998 no distrito de Barão Geraldo, Campinas/SP), nos quais o número de fundadoras não foi quantificado, foram utilizados, juntamente com os dados anteriores, para analisar o efeito da ocorrência de vespas não-polinizadoras sobre a razão sexual da prole *Pegoscapus* sp.

A proporção de machos na prole em cada sicônio,

$$n^{\circ} \text{ de machos} / (n^{\circ} \text{ de fêmeas} + n^{\circ} \text{ de machos}),$$

foi analisada graficamente em função do número de vespas fundadoras e comparada à razão sexual predita pela teoria de CLA para organismos haplodiplóides (Herre, 1985). Os sicônios com altas proporções de machos (0,5-1) foram considerados colonizados por fêmeas virgens e, juntamente com os dados de sicônios com baixa ocorrência de *Pegoscapus* sp. (menos de 30 indivíduos), excluídos das análises.

A relação da razão sexual de *Pegoscapus* sp. e da abundância de vespas não-polinizadoras foi analisada por modelos lineares no programa estatístico S-Plus 6.1 (© Inshighful Corporation). As vespas não-polinizadoras foram divididas em três categorias: *Idarnes* sp3 (grupo *flavicollis*), *Idarnes* grupo *carne* (duas espécies agrupadas) e “restantes” (as demais espécies, incluindo uma espécie de *Idarnes* do grupo *incerta* e espécies dos gêneros *Aepocerus*, *Eurytoma*, *Heterandrium*, *Physothorax* e *Torymus*). O modelo inicial incluiu o volume do sicônio estimado a partir de seu diâmetro (considerando o formato de uma esfera) e o número de aquênios com o objetivo de controlar estatisticamente a influência dessas variáveis. Análises similares foram realizadas utilizando separadamente como variáveis resposta o número de fêmeas e de machos da prole de *Pegoscapus* sp. para avaliar qualquer efeito diferencial das vespas não-polinizadoras sobre o sexo da progênie. Se houver algum efeito diferencial sobre os sexos, é esperada uma relação negativa entre o número de fêmeas de *Pegoscapus* sp. e de vespas não-

polinizadoras e nenhuma relação, ou uma com menor inclinação, entre o número de machos e de vespas não-polinizadoras. O volume do sicônio, o número de aquênios e o número de *Pegoscapus* sp. pertencente ao outro sexo foram incluídos como co-variáveis no modelo. As variáveis explanatórias foram mantidas nos modelos de acordo com suas relevâncias estatísticas. Os dados de razão sexual foram transformados pelo arco-seno da raiz quadrada do valor e os dados de contagem de *Pegoscapus* sp. foram transformados pela raiz quadrada do valor + 0,5 (Zar, 1996).

No subconjunto de dados (210 sicônios) no qual o número de fundadoras foi quantificado, as análises descritas acima foram repetidas incluindo o número de fundadoras como co-variável no modelo, com o objetivo de controlar estatisticamente o efeito da CLA.

Resultados

O processo de abrir e posteriormente fechar o sicônio para quantificação do número de fundadoras aparentemente não afetou a emergência e a atividade dos insetos. Na maioria dos sicônios os machos das vespas escavaram o orifício de saída das vespas (Figura 1) e a ocorrência de vespas não emergidas das galhas foi baixa, com poucos casos extremos, nos quais os sicônios foram congelados antes da completa emergência das vespas. A Figura 2 mostra um caso típico no qual as vespas permaneceram no lúmen do sicônio, porém com alto nível de emergência, como pode ser visto pelas galhas vazias.

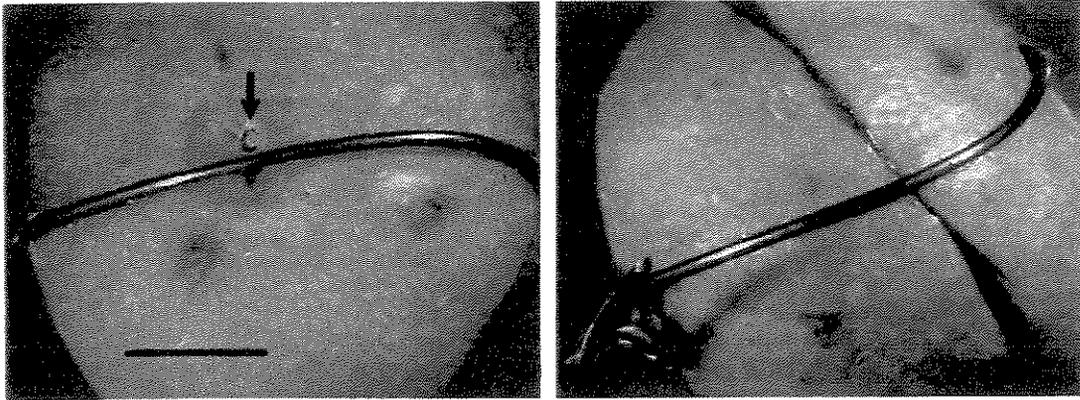


Figura 1. Sicônio de *F. eximia* cortado ao meio e amarrado com arame de cobre. Observe o orifício escavado pelos machos de *Pegoscapus* sp. (seta). Escala=5mm.

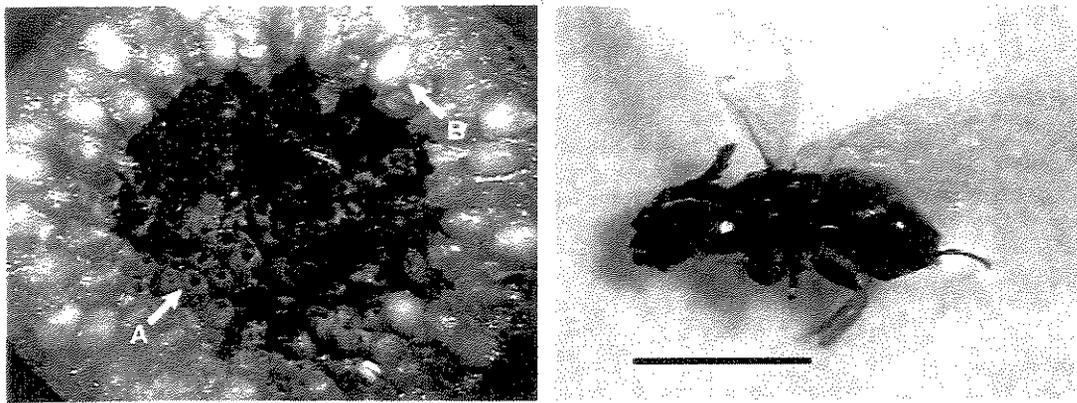


Figura 2. Polinizadoras fêmeas no lúmen do sicônio após a emergência. A-galha vazia, B-aquênio. À direita, vespa polinizadora em detalhe, escala=1mm.

Número de fundadoras vs. razão sexual

Em sete das oito amostras coletadas, sicônios sem nenhuma fundadora no lúmen foram observados, com taxas variando de 6,7 a 47,5% (Tabela 1). A ausência de fundadoras nestes sicônios indica certamente que ocorreu re-emergência das vespas após a polinização e oviposição. A hipótese de que não tenha ocorrido colonização por vespas fundadoras fica descartada, uma vez que aquênios e prole de vespas polinizadoras estavam presentes nestes sicônios.

A razão sexual da prole de *Pegoscapus* sp. foi desviada em favor das fêmeas em todas as safras amostradas (média entre 0,07 e 0,18 – Tabela 1). O número de fundadoras foi bastante

variável, tanto entre safras (médias entre 0,7 e 5,2 fundadoras por sicônio) como dentro de safras (desvio-padrões normalmente de mesma magnitude que as médias) – (Tabela 1).

Aproximadamente 63% dos sicônios apresentaram até duas fundadoras, sendo um o valor mais freqüente (Figura 3). A razão sexual da prole de *Pegoscapus* sp. aumentou com o número de fundadoras, como predito pela teoria (Frank, 1985; Herre, 1985). Porém, os dados observados foram mais desviados em favor das fêmeas que os valores teóricos, inclusive considerando-se o limite inferior predito para alta endogamia (Figura 3). A diferença entre a razão sexual empírica e a predita pela teoria pode ser mais acentuada, pois, considerando a re-emergência de fundadoras (Tabela 1), o número de fundadoras quantificado pode estar subestimado e, assim, associado a maiores valores de proporção de machos.

Tabela 1. Características das safras de *F. eximia* amostradas em Campinas/SP. O código da planta é seguido pela porcentagem de sicônios sem fundadoras, pela razão sexual média da prole e pelo número médio de fundadoras (número de sicônios utilizados para o cálculo entre parênteses). DP=desvio padrão.

| Planta | % de sicônios sem fundadoras | Proporção de machos (Média ± DP) | Número de fundadoras (Média aritmética ± DP) |
|--------|------------------------------|----------------------------------|--|
| BG76 | 47,5 (40) | 0,090 ± 0,047 (37) | 0,70 ± 0,81 (37) |
| BG08 | 24,3 (37) | 0,068 ± 0,031 (34) | 1,53 ± 1,38 (34) |
| BG87 | 28,0 (25) | 0,090 ± 0,033 (25) | 1,24 ± 1,01 (25) |
| BG88 | 7,3 (55) | 0,129 ± 0,081 (23) | 4,30 ± 3,21 (24) |
| BG89 | 4,0 (25) | 0,126 ± 0,061 (24) | 3,04 ± 1,37 (24) |
| BG97 | 24,0 (25) | 0,067 ± 0,033 (24) | 1,17 ± 1,01 (24) |
| BG98 | 6,7 (30) | 0,162 ± 0,085 (30) | 3,89 ± 2,02 (30) |
| IAC | 0 (25) | 0,180 ± 0,072 (25) | 5,16 ± 2,95 (25) |

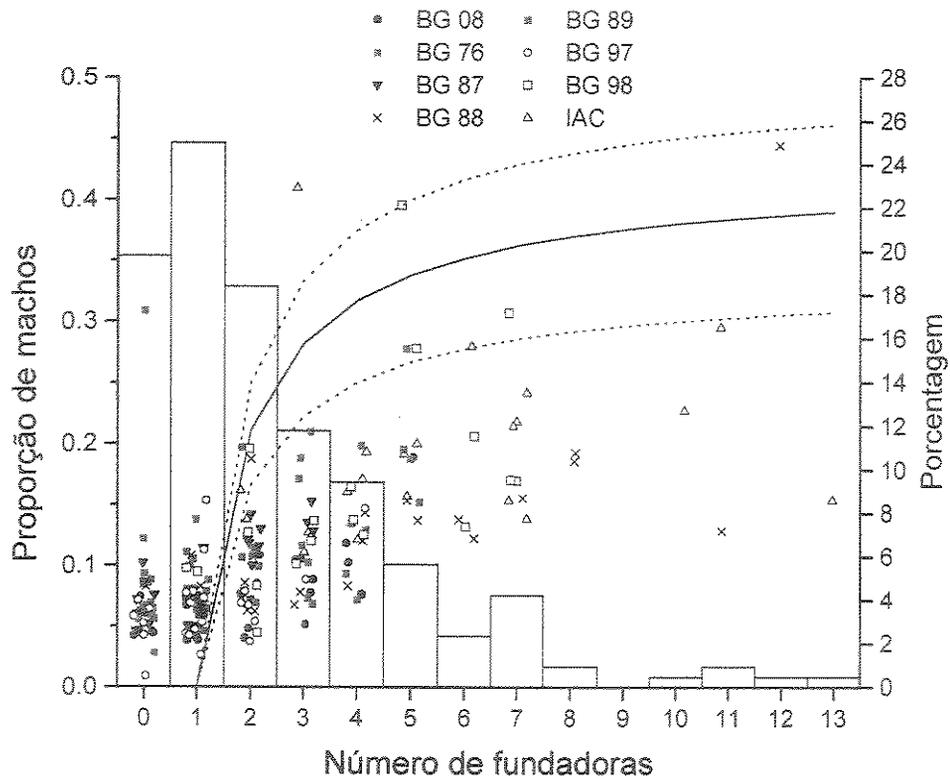


Figura 3. Razão sexual da prole de *Pegoscapus* sp. em função do número de fundadoras, amostrada em 8 indivíduos de *F. eximia*. Um ruído foi adicionado ao número de fundadoras para facilitar a visualização dos pontos. A linha sólida representa a razão sexual ótima predita para organismos haplodiplóides, nas condições de CLA e endogamia observadas. Linhas pontilhadas inferior para alta endogamia (uma fundadora) e superior para baixa endogamia (∞ fundadoras), segundo Herre (1985). As barras representam a distribuição em porcentagem do número de fundadoras. Tamanhos amostrais (nº de sicônios por planta): BG08=34, BG76= 37, BG87=25, BG88=25, BG89=24, BG97=25, BG98=20 e IAC=25.

Razão sexual vs. vespas não-polinizadoras

A média da proporção de machos de *Pegoscapus* sp. foi maior em sicônios infestados (com 10 ou mais indivíduos) por vespas não-polinizadoras (infestados: $0,112 \pm 0,072$, $n=368$ sicônios (média \pm DP); não infestados: $0,092 \pm 0,054$, $n=297$ sicônios; teste t : $t_{660,3}=4.02$, $P<10^{-5}$).

A razão sexual da prole foi positivamente relacionada com a abundância de *Pegoscapus* sp. e número de indivíduos dos grupos de espécies não-polinizadoras (Tabela 2). O volume do sicônio não apresentou relações significativas com a razão sexual de *Pegoscapus* sp. e foi excluído do modelo final. A variável número de aquênios foi mantida no modelo devido à sua importância como co-variável.

A análise do subconjunto de dados no qual o número de fundadoras foi quantificado (210 sicônios) mostrou que, controlando-se o efeito do número de fundadoras, apenas as abundâncias de *Idarnes* sp3 e *Pegoscapus* sp. apresentaram relações positivas significativas com a razão sexual, enquanto que a abundância de *Idarnes* (*carne*) apresentou relação positiva marginalmente significativa (Tabela 3).

O número de fêmeas de *Pegoscapus* sp. na prole foi negativamente relacionado ao número de vespas dos grupos de não-polinizadoras no conjunto completo de dados (665 sicônios) (Tabela 4). No subconjunto no qual o número de fundadoras foi quantificado (210 sicônios), o número de fêmeas de *Pegoscapus* sp. foi negativamente relacionado ao número de *Idarnes* do grupo *carne* (Tabela 5). O número de fundadoras não foi significativamente relacionado ao número de fêmeas de *Pegoscapus* sp. e foi excluído do modelo final. Nos modelos, *Idarnes* foi mantida separada em grupo *carne* e *Idarnes* sp3 (grupo *flavicollis*) devido à diferença ecológica entre estes dois grupos (*Idarnes* sp3 coloniza o sicônio no mesmo período que as polinizadoras, enquanto as espécies do grupo *carne* colonizam o sicônio posteriormente; R.A.S. Pereira & A.O. Menezes jr., dados não publicados). Ainda, os modelos separados em *Idarnes* sp3 e *Idarnes* grupo *carne* ajustaram-se melhor que os modelos agrupados, tanto no conjunto completo ($F_1=93,68$; $P<10^{-3}$) como no subconjunto de dados ($F_1=22,87$; $P<10^{-3}$).

Por outro lado, no conjunto completo de dados, o número de machos de *Pegoscapus* sp. na prole não foi significativamente relacionado ao número de vespas não-polinizadoras (Tabela 4). No subconjunto de dados, com o controle estatístico do número de fundadoras, apenas a abundância de *Idarnes* sp3 apresentou relação positiva marginalmente significativa com o número de machos de *Pegoscapus* sp. (Tabela 5). Porém, o número de machos não apresentou

relação significativa com o total agrupado de vespas do gênero *Idarnes* (*Idarnes grupo carne* + *Idarnes sp3*), sendo que os modelos lineares agrupado e separado em *Idarnes grupo carne* e *Idarnes sp3* não foram significativamente diferentes ($F_1=1,63$; $P=0,203$), sugerindo que *Idarnes sp3* apresentou pouca influência no modelo (Tabela 5).

Tabela 2. Modelo linear do arco-seno da raiz quadrada da razão sexual da prole de *Pegoscapus* sp. (variável resposta) e número de indivíduos de grupos de espécies de vespas associadas a *F. eximia* (variáveis explanatórias). O número de aquênios foi incluído como co-variável no modelo. (R^2 ajustado=0,101; $F_{5,659}=15,94$; $P<10^{-4}$). N=665 sicônios.

| Efeito | Coefficiente padronizado | t | Prob. |
|------------------------|--------------------------|--------|------------|
| Constante | 0,000 | 13,403 | $<10^{-4}$ |
| Aquênio | 0,169 | 4,234 | $<10^{-4}$ |
| <i>P. tonduzi</i> | 0,272 | 5,689 | $<10^{-4}$ |
| <i>Idarnes (carne)</i> | 0,182 | 4,235 | $<10^{-4}$ |
| <i>Idarnes sp3</i> | 0,111 | 2,890 | 0,0040 |
| Restantes | 0,092 | 2,329 | 0,0202 |

Tabela 3. Modelo linear do arco-seno da raiz quadrada da razão sexual da prole de *Pegoscapus* sp. (variável resposta) e número de indivíduos de grupos de espécies de vespas associadas a *F. eximia* (variáveis explanatórias), com a inclusão do número de Fundadoras como co-variável. (R^2 ajustado=0,492; $F_{5,204}=41,46$; $P<10^{-4}$). N=210 sicônios.

| Efeito | Coefficiente padronizado | t | Prob. |
|------------------------|--------------------------|--------|------------|
| Constante | 0,000 | 11,551 | $<10^{-4}$ |
| Fundadoras | 0,6553 | 12,043 | $<10^{-4}$ |
| <i>P. tonduzi</i> | 0,1167 | 2,031 | 0,0435 |
| <i>Idarnes (carne)</i> | 0,0896 | 1,661 | 0,0982 |
| <i>Idarnes sp3</i> | 0,1052 | 2,081 | 0,0387 |
| Restantes | -0,0563 | -1,108 | 0,2692 |

Tabela 4. Modelos lineares do número de fêmeas (R^2 ajustado: 0,524; $F_{6,658}=122,6$; $P<10^{-4}$) e machos (R^2 ajustado: 0,407; $F_{6,658}=76,86$; $P<10^{-4}$) de *Pegoscapus* sp. (variáveis resposta) vs. número de indivíduos de grupos de espécies de vespas associadas a *F. eximia*. (variáveis explanatórias). O volume do sicônio e o número de aquênios foram incluídos como co-variáveis no modelo. As variáveis dependentes foram transformadas pela raiz quadrada do valor + 0,5. N=665 sicônios.

| Efeito | Variável dependente: fêmeas | | | Variável dependente: machos | | |
|---------------------------------|-----------------------------|---------|------------|-----------------------------|--------|------------|
| | Coefficiente padronizado | t | Prob. | Coefficiente padronizado | t | Prob. |
| Constante | 0,0000 | 43,383 | $<10^{-4}$ | 0,0000 | 2,838 | 0,0047 |
| Volume | 0,0019 | 1,556 | 0,1203 | 0,0075 | 2,494 | 0,0129 |
| Aquênio | 0,0033 | 2,592 | 0,0098 | 0,0183 | 5,875 | $<10^{-4}$ |
| <i>P. tonduzi</i> do outro sexo | 0,0128 | 10,433 | $<10^{-4}$ | 0,0515 | 14,194 | $<10^{-4}$ |
| <i>Idarnes (carne)</i> | -0,0171 | -15,010 | $<10^{-4}$ | 0,0043 | 1,316 | 0,1887 |
| <i>Idarnes</i> sp3 | -0,0066 | -5,853 | $<10^{-4}$ | 0,0046 | 1,577 | 0,1152 |
| Restantes | -0,0080 | -6,706 | $<10^{-4}$ | -0,0008 | -0,277 | 0,7823 |

Tabela 5. Modelos lineares do número de fêmeas (R^2 ajustado: 0,330; $F_{5,204}=21,55$; $P<10^{-4}$) e machos (R^2 ajustado: 0,596; $F_{6,203}=52,35$; $P<10^{-4}$) de *Pegoscapus* sp. (variáveis resposta) vs. número de indivíduos de grupos de espécies de vespas associadas a *F. eximia*. (variáveis explanatórias), no subconjunto de dados no qual o número de fundadoras foi quantificado. O volume do sicônio e o número de fundadoras foram incluídos como co-variáveis no modelo. As variáveis dependentes foram transformadas pela raiz quadrada do valor + 0,5. N=210 sicônios.

| Efeito | Variável dependente: fêmeas | | | Variável dependente: machos | | |
|---------------------------------|-----------------------------|--------|------------|-----------------------------|--------|------------|
| | Coefficiente padronizado | t | Prob. | Coefficiente padronizado | t | Prob. |
| Constante | 0,0000 | 27,302 | $<10^{-4}$ | 0,0000 | 3,293 | 0,0012 |
| Fundadoras | não incluído | - | - | 0,5643 | 11,683 | $<10^{-4}$ |
| Volume | 0,2227 | 3,453 | 0,0007 | 0,1351 | 2,677 | $<10^{-4}$ |
| <i>P. tonduzi</i> do outro sexo | 0,2800 | 4,366 | $<10^{-4}$ | 0,3315 | 6,401 | $<10^{-4}$ |
| <i>Idarnes (carne)</i> | -0,3660 | -6,397 | $<10^{-4}$ | -0,0079 | -1,163 | 0,8705 |
| <i>Idarnes</i> sp3 | -0,0152 | -0,264 | 0,7920 | 0,0838 | 1,859 | 0,0645 |
| Restantes | -0,0469 | 0,799 | 0,4250 | -0,0416 | -0,913 | 0,3625 |

Discussão

Número de fundadoras vs. razão sexual

A ocorrência de sicônios com prole de vespas polinizadoras e com aquênios, mas sem a presença de vespas fundadoras em seu interior, indica que houve re-emergência de fundadora após a polinização/oviposição no sicônio. Re-emergência de fundadoras foi observada em outras espécies de *Ficus* (Moore et al., no prelo) e demonstrada experimentalmente em *F. carica* (o figo comestível) (Gibernau et al., 1996), com proporções de sicônios sem fundadoras semelhantes ou maiores às observadas no presente estudo. A re-emergência de fundadoras subestima o número de vespas polinizadoras que realmente coloniza um sicônio. Este fato não foi observado em estudos de razão sexual em vespas de figo, tais como Hamilton (1979) e Herre (1985; 1987; 1989); porém, se freqüente, pode interferir nas análises por associação imprecisa do número de fundadoras e da razão sexual da prole.

Em estudos com dados observacionais, como o apresentado, é difícil quantificar a taxa de re-emergência, uma vez que se pode observar sua ocorrência apenas nos sicônios polinizados, mas sem fundadoras. Em maiores quantidades de fundadoras, a re-emergência de algumas delas pode ocorrer sem, no entanto, ser notada. O aumento no tamanho amostral não contorna este problema, mas seguramente permite uma melhor interpretação dos resultados, principalmente se ocorrerem amostras com menores níveis de re-emergência, como supostamente as amostras BG89 e IAC (Tabela 1).

Os dados apresentados mostram que a relação do número de fundadoras e da razão sexual de *Pegoscapus* sp. seguiu de forma qualitativa o predito pela teoria (Frank, 1985; Herre, 1985, 1987); porém com razão sexual mais desviada em favor das fêmeas que os valores teóricos. O modelo de predição de razão sexual ótima apresentado por Herre (1985) considera que as fundadoras contribuem igualmente na prole (depositam o mesmo número de ovos). Porém, estudos recentes demonstram que este pressuposto pode ser violado em algumas espécies de vespas de figo. Kathuria et al. (1999) demonstraram em *F. drupacea* que, em situações de mais de uma fundadora por sicônio a contribuição individual era desbalanceada, e em maiores números de fundadoras algumas delas não contribuíam para a prole ou depositavam número muito baixo de ovos. Em *Blastophaga nipponica*, Kinoshita et al. (2002) mostraram que, quando oviposições ocorrem seqüencialmente, os tamanhos das proles variam e a razão sexual total torna-se mais desviada em favor das fêmeas. Moore et al. (2002) observaram que fêmeas de

Liporrhopalum tentacularis são capazes de ovipor completamente em seqüência e a segunda fêmea de ajustar a razão sexual de sua prole em resposta à oviposição da primeira. Fêmeas fundadoras *Platyscapa awekei* defendem locais de oviposição e fêmeas maiores em sicônios com duas fundadoras impedem a oviposição das fundadoras menores, prendendo-as pelas mandíbulas durante a oviposição. Em consequência, as fêmeas maiores depositam a mesma quantidade de ovos que se estivessem sozinhas, enquanto as menores depositam aproximadamente 30% menos ovos (Moore & Greeff, submetido). Molbo et al. (em preparação), utilizando marcadores moleculares de microssatélites, encontraram em polinizadoras de *F. obtusifolia* que, em aproximadamente 78% dos sicônios com mais de uma fundadora, a prole era oriunda de uma única vespa mãe. Ainda, eles obtiveram um melhor ajuste ao modelo teórico utilizando dados genéticos para quantificar o número de fundadoras que realmente contribuiu para a prole, ao invés do número de vespas mortas quantificadas dentro dos sicônios. A contribuição desigual na prole aumenta o nível de acasalamentos entre irmãos e pode resultar em proles mais desviadas em favor das fêmeas que o predito pelo modelo básico (Frank, 1985; Herre et al., 2001). Além disso, dados empíricos em *B. nipponica* (Kinoshita et al., 2002) e *Nasonia vitripennis* (Flanagan et al., 1998) apóiam que a razão sexual da prole é mais desviada em favor das fêmeas quando ela deposita a maior proporção de ovos do total depositado no local.

Outra explicação, não exclusiva à primeira, seria que a falta de ajuste entre a razão sexual empírica e a teórica poderia estar relacionada a diferenças entre o número de fundadoras ocorrendo localmente e o regime seletivo mais freqüente encontrado pela espécie (número mais freqüente de fundadoras que ocorre na espécie). Herre (1987) observou que a falta de ajuste ao modelo teórico não era aleatória, sendo que a resposta da razão sexual em espécies polinizadoras de *Ficus* ajustava-se melhor ao modelo teórico em situações que as espécies encontravam com maior freqüência. Entre as safras amostradas de *F. eximia* observou-se grande variação no número médio de fundadoras (Tabela 1), contrastando com uma maior freqüência de números baixos de fundadoras (zero e um – Figura 3). Este contraste pode indicar que o número de fundadoras por sicônio ocorrendo em algumas safras de *F. eximia* seria maior que o experimentado no regime seletivo da espécie, explicando parcialmente a diferença entre a razão sexual observada e a predita pelo modelo. É importante notar que as plantas foram amostradas em áreas urbanizadas, o que poderia estar alterando as condições ambientais originais da planta e da espécie polinizadora.

Razão sexual vs. vespas não-polinizadoras

A relação positiva observada entre a razão sexual da prole de *Pegoscapus* sp. e a presença de vespas não-polinizadoras difere dos resultados encontrados por Herre (1985 - nota nº 20) em polinizadoras de três espécies de *Ficus* no Panamá, que não observou correlação de ocorrência de vespas não-polinizadoras e razão sexual da prole das espécies polinizadoras. Esta relação positiva pode ser explicada pela influência de uma terceira variável correlacionada à razão sexual ou, alternativamente, pelo efeito direto das vespas não-polinizadoras, induzindo distorções na razão sexual da prole de *Pegoscapus* sp. Números de fundadoras mais elevados estão relacionados com maiores proporções de machos (Frank, 1985 e Herre, 1985) e uma correlação positiva de razão sexual e abundância de vespas não-polinizadoras poderia ser observada se estas vespas colonizassem preferencialmente sicônios com maior número de fundadoras. As vespas não-polinizadoras seriam selecionadas para colonizar preferencialmente sicônios com maior número de fundadoras se esta situação representasse melhores recursos para as vespas não-polinizadoras, tais como maior disponibilidade de galhas de *Pegoscapus* sp. ou de flores polinizadas, uma vez que a polinização prévia parece ter um papel importante para o desenvolvimento adequado das vespas galhadoras (Galil & Eisikowitch, 1971).

Por outro lado, o efeito direto induzindo a distorção da razão sexual da prole de *Pegoscapus* sp. ocorreria se as fundadoras fossem incapazes de discriminar ovos depositados nas flores provenientes de vespas polinizadoras ou não-polinizadoras, interpretando a ocupação das flores por ovos de vespas não-polinizadoras como maior nível de CLA. Assim, as fundadoras ajustariam a razão sexual da prole de acordo com este estímulo. Isto ocorreria no caso das espécies não-polinizadoras que colonizam o sicônio concomitantemente às polinizadoras (por exemplo *Idarnes* sp3; R.A.S. Pereira & A.O. Menezes jr., dados não publicados). Outra forma direta de modificação da razão sexual seria se as vespas não-polinizadoras causassem maior mortalidade em fêmeas que em machos de *Pegoscapus* sp. É conhecido que o desenvolvimento de vespas não-polinizadoras tem efeito negativo sobre a produção de vespas polinizadoras em sicônios de *Ficus* (West & Herre, 1994; Kerdelhue & Rasplus, 1996; West et al., 1996; Pereira, 1998) e que algumas espécies não-polinizadoras são cleptoparasitas, pois não são capazes de induzir galhas nas flores femininas de *Ficus*, necessitando ovipor em galhas induzidas por vespas polinizadoras (Abdurahiman & Joseph, 1978a; 1978b; Joseph, 1984). Desta forma, um aumento na proporção de machos via mortalidade dependente do sexo poderia ocorrer se as espécies

cleptoparasitas ovipusessem preferencialmente em galhas contendo larvas de fêmeas polinizadoras. Esta preferência seria função de: (1) diferenças na qualidade dos recursos nas galhas contendo machos e fêmeas de *Pegoscapus* sp., ou (2) desenvolvimento dos machos em camadas de galhas menos acessíveis às cleptoparasitas.

Os dados apresentados apóiam o efeito direto das vespas não-polinizadoras no aumento da razão sexual da prole da espécie polinizadora. Esta suposição é apoiada pela relação positiva entre razão sexual e abundância de vespas não-polinizadoras após o controle estatístico do número de fundadoras (significativa com *Idarnes* sp3 e marginalmente significativa com *Idarnes* do grupo *carne*). De modo geral, as vespas não-polinizadoras apresentaram relação negativa significativa com a abundância de fêmeas *Pegoscapus* sp. e não apresentaram relação significativa com o número de machos, sugerindo um maior impacto negativo sobre as fêmeas da prole.

Os padrões observados ainda apóiam as duas formas de interferência direta das não-polinizadoras sobre a razão sexual da prole de *Pegoscapus* sp. A maior relação entre *Idarnes* sp3 e machos da espécie polinizadora poderia ser resultado da interpretação imprecisa do nível de CLA (incapacidade de discriminar entre ovos da sua espécie e das espécies não-polinizadoras), independente do número de fundadoras. Em *Idarnes* grupo *carne*, a relação negativa apenas com as fêmeas da prole de *Pegoscapus* sp., com e sem o controle estatístico do número de fundadoras, corrobora a hipótese de mortalidade diferencial dependente do sexo. As espécies do grupo *carne* colonizam os sicônios posteriormente às fundadoras e poderiam depositar ovos preferencialmente em galhas que contivessem larvas de fêmeas de *Pegoscapus* sp. As demais espécies não-polinizadoras agrupadas na categoria “restantes” apresentaram, de modo geral, o mesmo padrão descrito acima, mas a interpretação é dificultada pelo pouco conhecimento da história natural destas espécies. Desta forma, a relação entre a abundância deste grupo de vespas e a razão sexual da prole das polinizadoras pode ser resultado de várias maneiras diretas e indiretas de interações das espécies.

Os resultados encontrados neste estudo apontam que a razão sexual observada na prole da espécie polinizadora de *F. eximia* pode ser influenciada por um conjunto de fatores. Desta forma, os modelos de razão sexual necessitam incorporar pressupostos mais realísticos a fim de melhorar o ajuste entre as razões sexuais empírica e teórica (Kathuria et al., 1999, Molbo et al., em preparação). A interferência das espécies não-polinizadoras é um fator secundário na determinação da razão sexual da prole de *Pegoscapus* sp. Este fator de distorção secundária age

possivelmente como uma pressão seletiva no sistema de acasalamento da espécie polinizadora, sendo, portanto, uma questão importante a ser considerada em estudos de alocação sexual da prole (Green et al., 1982). O conhecimento mais aprofundado da história natural do sistema *Ficus* – vespas parece diminuir o *status* de modelo ideal para estudo de CLA, causando em primeira análise, um certo desconforto em relação às descobertas passadas. Porém, a grande lição talvez seja a mudança da idéia de modelo ideal para uma de sistema complexo com muitas possibilidades futuras de estudo.

Literatura citada

- Abdurahiman, U. C. & Joseph, K. J. 1978a. Biology and behaviour of *Apocrypta bakeri* Joseph (Torymidae), cleptoparasite of *Ceratosolen marchali* Mayr (Agaonidae). *Entomon* 3: 31-36.
- Abdurahiman, U. C. & Joseph, K. J. 1978b. Cleptoparasitism of the fig wasps (Torymidae: Chalcidoidea) in *Ficus hispida* L. *Entomon* 3: 181-186.
- Berg, C. C. 1989. Classification and distribution of *Ficus*. *Experientia* 45: 605-611.
- Bronstein, J. L. 1992. Seed predator as mutualists: Ecology and evolution of the fig pollinator interaction, p. 1-43. In: Bernays, E. (ed.), *Insect-Plant Interaction*. CRC Press, Boca Raton.
- Compton, S. G. 1990. A collapse of host specificity in some African fig wasps. *S. Afr. J. Sci.* 86: 39-40.
- Cook, J. M. 1993. Sex determination in the Hymenoptera: a review of models and evidence. *Heredity* 71: 421-435.
- Fisher, R. A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Dover, New York.
- Flanagan, K. E.; West, S. A. & Godfray, H. J. 1998. Local mate competition, variable fecundity and information use in a parasitoid. *Anim. Behav.* 56: 191-198.
- Frank, S. A. 1985. Hierarchical selection theory and sex ratios. II. On applying the theory, and a test with fig wasps. *Evolution* 39: 949-964.
- Galil, J. 1977. Fig biology. *Endeavour* 1: 52-56.
- Galil, J. & Eisikowitch, D. 1971. Studies on mutualistic symbiosis between syconia and sycophilous wasps in monoecious figs. *New Phytol.* 70: 773-787.
- Gibernau, M.; Buser, H. R.; Frey, J. E. & Hossaert-Mckey, M. 1997. Volatile compounds from extracts of figs of *Ficus carica*. *Phytochemistry (Oxf.)* 46: 241-244.

- Gibernau, M.; Hossaert-McKey, M.; Anstett, M. C. & Kjellberg, F. 1996. Consequences of protecting flowers in a fig: A one-way trip for pollinators? *J. Biogeogr.* **23**: 425-432.
- Green, R. F.; Gordh, G. & Hawkins, B. A. 1982. Precise sex ratios in highly inbred parasitic wasps. *Am. Nat.* **120**: 653-665.
- Hamilton, W. D. 1967. Extraordinary sex ratios. *Science* **156**: 477-488.
- Hamilton, W. D. 1979. Wingless and fighting males in fig wasps and other insects, p. 167-220. *In*: Blum, M. S. & N. A. Blum (eds.), *Sexual selection and reproductive competition in insects*. Academic Press, London.
- Herre, E. A. 1985. Sex ratio adjustment in fig wasps. *Science* **288**: 896-898.
- Herre, E. A. 1987. Optimality plasticity and selective regime in fig wasp sex ratios. *Nature* **329**: 627-629.
- Herre, E. A. 1989. Coevolution of reproductive characteristic in 12 species of New World fig and their pollinator wasps. *Experientia* **45**: 637-647.
- Herre, E. A. 1996. An overview of studies on a community of Panamanian figs. *J. Biogeogr.* **23**: 593-607.
- Herre, E. A.; Machado, C. A.; Bermingham, E.; Nason, J. D.; Windsor, D. M.; McCafferty, S. S.; Van Houten, W. & Bachmann, K. 1996. Molecular phylogenies of figs and their pollinator wasps. *J. Biogeogr.* **23**: 521-530.
- Herre, E. A.; Machado, C. A. & West, S. A. 2001. Selective regime and fig wasp sex ratios: towards sorting rigor from pseudo-rigor in tests of adaptation, p. 191-218. *In*: Orzack, S. (ed.), *Adaptationism and Optimality*. Cambridge University Press, New York.
- Janzen, D. H. 1979. How to be a fig. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **10**: 13-51.
- Joseph, K. J. 1984. The reproductive strategies in fig wasps (Chacidoidea: Hymenoptera) - a review. *Proc. Indian Nat. Sci. Acad. Part B Biol. Sci.* **B50**: 449-460.
- Kathuria, P.; Greeff, J. M.; Compton, S. G. & Ganeshaiah, K. N. 1999. What fig wasp sex ratios may or not tell us about sex allocation strategies. *Oikos* **87**: 520-530.
- Kerdelhue, C. & Rasplus, J. Y. 1996. Non-pollinating Afrotropical fig wasps affect the fig-pollinator mutualism in *Ficus* within the subgenus *Sycomorus*. *Oikos* **75**: 3-14.
- Kinoshita, M.; Kasuya, E. & Yahara, T. 2002. Effects of time-dependent competition for oviposition sites on clutch sizes and offspring sex ratios in a fig wasp. *Oikos* **96**: 31-35.
- Martins, R. P.; Antonini, Y.; Silveira, F. A. & West, S. A. 1999. Seasonal variation in the sex allocation of a neotropical solitary bee. *Behav. Ecol.* **10**: 401-408.

- Michaloud, G.; Carriere, S. & Kobbi, M. 1996. Exceptions to the one: One relationship between African fig trees and their fig wasp pollinators: Possible evolutionary scenarios. *J. Biogeogr.* **23**: 513-520.
- Molbo, D.; Machado, C.A.; Sevenster, J.G.; Keller, L.; Herre, A.H. Cryptic species of fig pollinating wasps: implications for sex allocation, precision of adaptation, and the evolution of the fig-wasp mutualism. (em preparação).
- Moore, J. N. & Greeff, J. M. Resource defence in female pollinating fig wasps: two's a contest, three's a crowd. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* (submetido).
- Moore, J. N.; Compton, S. G.; Hatcher, M. J. & Dunn, A. M. 2002. Quantitative tests of sex ratio models in a pollinating fig wasp. *Anim. Behav.* **64**: 23-32.
- Moore, J. N.; Dunn, A. M.; Compton, S. G.; Hatcher, M. J. Foundress re-emergence and fig permeability in fig tree – wasp mutualisms. *J. Evol. Biol.* (no prelo).
- Pereira, R. A. S. 1998. *Relação do desenvolvimento de vespas de figo (Hymenoptera: Chalcidoidea) com aspectos reprodutivos de Ficus eximia Schott (Moraceae)*. Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Pereira, R. A. S.; Semir, J. & Menezes Jr, A. O. 2000. Pollination and other biotic interactions in figs of *Ficus eximia* Schott (Moraceae). *Rev. Bras. Bot.* **23**: 217-224.
- Ramírez B., W. 1970. Host specificity of fig wasps (Agaonidae). *Evolution* **24**: 680-691.
- Rasplus, J. Y. 1996. The one-to-one species specificity of the *Ficus*-Agaoninae mutualism: how casual?, p. 639-649. In: van der Maesen, L. J. G. (ed.), *The biodiversity of African plants*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- van Noort, S.; Ware, A. B. & Compton, S. G. 1989. Pollinator-specific volatile attractants released from the figs of *Ficus burtt-davyi*. *S. Afr. J. Sci.* **85**: 323-324.
- Ware, A. B. & Compton, S. G. 1994. Responses of fig wasps to host plant volatile cues. *J. Chem. Ecol.* **20**: 785-802.
- Werren, J. H. 1980. Sex ratio adaptations to local mate competition in a parasitic wasp. *Science* **208**: 1157-1159.
- West, S. A.; Flanagan, K. E. & Godfray, H. C. J. 1999. Sex allocation and clutch size in parasitoid wasps that produce single-sex broods. *Anim. Behav.* **57**: 265-275.
- West, S. A. & Herre, E. A. 1994. The ecology of the New World fig-parasitizing wasps *Idarnes* and implications for the evolution of the fig-pollinator mutualism. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **258**: 67-72.

- West, S. A. & Herre, E. A. 1998. Stabilizing selection and variance in fig wasp sex ratios. *Evolution* **52**: 475-485.
- West, S. A.; Herre, E. A. & Sheldon, B. C. 2000a. The benefits of allocating sex. *Science* **290**: 288-290.
- West, S. A.; Herre, E. A.; Windsor, D. M. & Green, P. R. S. 1996. The ecology and evolution of the New World non-pollinating fig wasp communities. *J. Biogeogr.* **23**: 447-458.
- West, S. A.; Smith, T.G. & Read, A. F. 2000b. Sex allocation and population structure in apicomplexan (protozoa) parasites. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **267**: 257-263.
- Wiebes, J. T. 1979. Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **10**: 1-12.
- Zar, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Upper Saddle River.

CAPÍTULO 4

COMPORTAMENTO DE MACHOS ÁPTEROS DE VESPAS NÃO-POLINIZADORAS DE FIGO, *IDARNES* SPP., DURANTE A FASE DE ACASALAMENTO.

Introdução

Seleção sexual ocorre em situações em que um sexo compete por acesso ao outro, visando ao acasalamento. Desta forma, características como ornamentos elaborados ou estruturas que possam ser usadas como armas, que aumentem a habilidade do indivíduo em competir por acasalamentos ou atrair parceiros, são favorecidas por seleção sexual (Alcock, 1998). O conflito entre machos competindo por acasalamentos é um dos principais temas de estudo em seleção sexual. Este conflito é determinado de forma complexa por uma série de fatores e pode ocorrer de diferentes maneiras durante o período de acasalamento (Brown et al., 1997). Vespas de figo apresentam uma boa oportunidade para estudos de competição por acasalamentos em função das estratégias adotadas pelas diferentes espécies, nas quais a ampla variação de estratégias de acasalamentos está fortemente relacionada à morfologia dos machos (Hamilton, 1979; Murray, 1990; Cook et al., 1997; Greeff & Ferguson, 1999; Bean & Cook, 2001). Algumas espécies possuem machos alados que acasalam fora do sicônio (inflorescência do figo) em um sistema mais aberto; outras apresentam machos ápteros que não dispersam e a competição por acasalamentos é local (restrita ao interior do sicônio); por fim, existem espécies com machos polimórficos, nas quais os acasalamentos ocorrem tanto dentro como fora do sicônio, de acordo com a morfologia, apresentando uma estrutura intermediária com competição por acasalamentos parcialmente local (West & Herre, 1998; Hardy & Mayhew, 1998).

Entre as espécies de vespas de figo com machos ápteros é conhecida uma grande variação de comportamentos durante a fase de acasalamento. As espécies polinizadoras, em geral, competem por acasalamentos de forma indireta e sem agressividade entre os indivíduos [apesar de ter sido relatada agressividade em algumas espécies polinizadoras (Greeff et al., em preparação)]. Por outro lado, o comportamento agressivo é comum nas espécies não-polinizadoras com machos ápteros, os quais possuem morfologia (mandíbulas grandes e cabeça e tórax robustos) que propicia a ocorrência de combates letais entre os machos (Hamilton, 1979; Murray, 1987; 1989; 1990; Greeff & Ferguson, 1999; Zammit & Schwarz, 2000; Bean & Cook,

2001). Combates letais entre indivíduos co-específicos são esperados em situações que tenham forte impacto sobre o sucesso reprodutivo futuro (Enquist & Leimar, 1990). Modelos teóricos de competição direta (Murray & Gerrard, 1985) predizem que a frequência de ocorrência de lutas e, conseqüentemente, de injúrias, é positivamente relacionada com o número de machos disputando o recurso (fêmeas para acasalar), uma vez que a taxa de encontros entre rivais aumentaria. Segundo a teoria, em função do ganho líquido obtido por unidade de recurso, em menores densidades de machos são esperadas lutas menos freqüentes, porém longas e com maior risco de injúrias severas. Em densidades maiores, a freqüência de lutas seria maior, mas limitadas a breves encontros, causando menor risco individual. Assim, o nível geral de injúrias severas ocorreria em densidades intermediárias de machos em competição (Murray & Gerrard, 1985).

Apesar do grande interesse em se testar predições da teoria de competição direta em vespas de figo (Murray, 1987; 1990; West et al., 2001; Bean & Cook, 2001), estudos quantificando o comportamento dos machos durante a fase de acasalamento são restritos a espécies do Velho Mundo (Murray, 1987; 1990; Greeff & Ferguson, 1999). No Brasil, Hamilton (1979) realizou um estudo minucioso em vespas de figo, sugerindo hipóteses que explicariam as respostas dos organismos em diferentes níveis de competição por acasalamentos. No entanto, suas observações de comportamento agressivo em *Idarnes* foram realizadas apenas de forma descritiva.

O objetivo deste trabalho foi caracterizar o comportamento de machos ápteros do gênero *Idarnes* associados a *Ficus eximia* durante a fase de acasalamento. A metodologia empregada foi a mesma descrita em outros estudos (Murray, 1987; 1990), permitindo a comparação dos padrões observados.

Materiais e métodos

Espécies estudadas e história natural

Idarnes (Sycophaginae) é um gênero de vespas não-polinizadoras associado a espécies de *Ficus* do subgênero *Urostigma* do Novo Mundo (Gordh, 1975). O gênero é dividido em três grupos taxonômicos: *carne* e *flavicollis*, com machos ápteros e *incerta* com machos alados (Boucek, 1993).

No Brasil, foram observadas em *F. eximia* 14 espécies não-polinizadoras, sendo cinco delas pertencentes ao gênero *Idarnes* (três de *carne*, uma de *flavicollis* e uma de *incerta*) (Pereira

et al., 2000). Neste trabalho foram estudadas três espécies com machos ápteros: *Idarnes* sp1 e sp2 (*carne*) e *Idarnes* sp3 (*flavicollis*). A terceira espécie do grupo *carne* é, de fato, associada à outra espécie de *Ficus* (*F. luschnathiana*), ocorrendo esporadicamente em *F. eximia* (R.A.S. Pereira & A.O. Menezes Jr., dados não publicados). Os machos ápteros de *Idarnes* apresentam morfologia muito peculiar, tal como mandíbulas bem desenvolvidas, tórax e cabeça robustos e diferentes morfos de acordo com o tamanho do indivíduo, que podem representar adaptações para as atividades restritas ao interior do sicônio e para diferentes estratégias de acasalamento (Gordh, 1975; Hamilton, 1979; Murray, 1990).

Ficus eximia é a mesma espécie referida por Hamilton (1979) como *Ficus* 2. As plantas estudadas por Hamilton ainda existem no campus de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, permitindo sua identificação¹.

Ficus eximia é polinizada por *Pegoscapus* sp. Quando os sicônios são jovens e as flores femininas estão receptivas, vespas fêmeas acasaladas e carregando pólen (fundadoras) penetram o sicônio através do ostíolo, polinizam ativamente as flores femininas e depositam ovos nos ovários de algumas delas. Durante as semanas seguintes, os aquênios e as larvas das polinizadoras se desenvolvem e pouco antes do amadurecimento do sicônio, os machos ápteros da polinizadora emergem das galhas em que se desenvolveram e vasculham o interior do sicônio em busca de galhas contendo fêmeas. Os machos perfuram as galhas com as mandíbulas e acasalam as fêmeas antes delas emergirem. Logo após o acasalamento, as fêmeas emergem das galhas, coletam pólen das flores masculinas e saem através do orifício escavado pelos machos na parede do sicônio, recomeçando o ciclo em outra planta. As espécies não-polinizadoras se desenvolvem no sicônio durante o mesmo período que as polinizadoras, galhando ovários das flores ou parasitando larvas de outras vespas fitófagas; porém, não polinizam, pois depositam seus ovos pelo lado externo através da parede do sicônio (Pereira et al., 2000).

¹ Algumas plantas estudadas e o material testemunha dos insetos foram apresentados pelo Prof. Dr. Ronaldo Zucchi (USP/Ribeirão Preto), quem recepcionou o Dr. W.D. Hamilton no Brasil em 1975.

Comportamento dos machos Idarnes durante a fase de acasalamento

Para a observação do comportamento dos machos ápteros de três espécies de *Idarnes* associadas a *F. eximia* utilizou-se a metodologia de Murray (1987), o que permite a comparação dos resultados.

Sicônios na fase de início de emergência dos machos ápteros de *Idarnes* foram coletados durante o mês de junho de 2000 em três plantas de *F. eximia* localizadas no distrito de Barão Geraldo, Campinas/SP (22°54'S, 47°03'W; 855m alt.). As coletas foram realizadas em cada data de observação. No laboratório, os sicônios foram abertos transversalmente em aproximadamente $\frac{1}{3}$ de seus diâmetros a partir do ostíolo. A abertura foi feita cortando-se apenas a parede do sicônio, evitando que a lâmina atravessasse o lúmen e danificasse alguma vespa. Procurou-se observar sicônios onde os machos estavam emergindo ou fossem recém emergidos. Estas características podem ser identificadas pela presença de poucos machos no lúmen do sicônio e de poucas galhas de fêmeas *Idarnes* spp. com orifícios abertos pelos machos para acasalamento.

Após a escolha do sicônio a ser observado, um macho *Idarnes* foi marcado com um pequeno ponto de tinta para aerodelismo na parte dorsal do tórax e escolhido como focal para as observações. Várias formas de marcação dos machos foram testadas (pó fluorescente, violeta genciana, corretivo gráfico à base de água, tintas para aerodelismo solúveis em água e em solvente orgânico) e apenas a tinta solúvel em solvente orgânico apresentou resultado satisfatório. As demais substâncias saíam rapidamente do corpo da vespa devido à grande umidade no interior do sicônio.

Na seqüência, o sicônio foi embrulhado em papel celofane incolor tratado com solução anti-embaçante para óculos (Isopropanol tensoativo), formando uma janela de observação e mantendo a umidade dentro do lúmen do sicônio. A solução anti-embaçante não se mostrou tóxica para as vespas em teste preliminar, no qual a substância foi aplicada diretamente sobre as vespas que continuaram vivas por várias horas e sem modificação aparente de comportamento. Quatro marcas com caneta foram feitas nas extremidades da janela de observação, dividindo o lúmen em quadrantes (Figura 1).

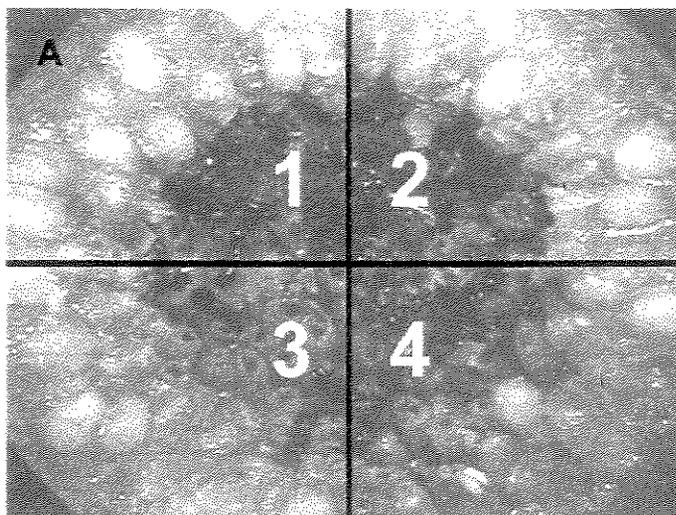


Figura 1. Seção transversal do sicônio indicando as divisões de quadrantes utilizadas na observação do comportamento de machos *Idarnes* spp.

A vespa marcada foi observada em microscópio estereoscópico sob o aumento de 10X e iluminada por lâmpada fluorescente para evitar o aquecimento do sicônio.

O comportamento instantâneo e a posição (número do quadrante) do macho focal foram registrados em intervalos de 10 segundos, orientados por um temporizador digital com sinal auditivo. Com base nos resultados de Murray (1987) e nas primeiras observações, foi preparada uma planilha para assinalar os comportamentos previstos, facilitando a coleta de dados. Blocos de 20 minutos de observação foram intercalados por períodos de 10 minutos de descanso do observador, compondo aproximadamente 40 minutos de amostragem por hora. Foram amostradas 33,4 h, distribuídas em 9,8 h para *Idarnes* sp1, 2 h para *Idarnes* sp2 e 21,6 h para *Idarnes* sp3. As espécies estudadas ocorreram em densidades muito variáveis, não sendo possível determinar *a priori* quais estavam presentes nos sicônios, explicando assim a grande diferença entre o número de horas amostrado em cada espécie. Paralelamente, o número de machos ativos no lúmen do sicônio, bem como seus comportamentos, foram anotados de forma descritiva. No final do período de observação, que se estendeu de uma a seis horas, todos os machos presentes no lúmen foram coletados para medições das cápsulas cefálicas e mandíbulas.

Os comportamentos quantificados referiram-se à movimentação do macho focal pelo lúmen do sicônio, às atividades relacionadas ao acasalamento (abertura de galhas contendo fêmeas e posicionamento para cópula) e às lutas entre machos. O comportamento dos machos

durante o período observado foi descrito e, para cada macho observado, as frequências de ocorrência e a duração de cada uma das atividades foram calculadas.

Resultados

Os machos *Idarnes* spp. foram os primeiros a emergir no lúmen do sicônio e apresentaram atividade principalmente antes do início da emergência dos machos de *Pegoscapus* sp. Foram observados até seis machos em atividade no lúmen. As fêmeas *Idarnes* permaneceram dentro de suas galhas mesmo após o término das atividades dos machos, emergindo posteriormente no mesmo período que as polinizadoras.

No início da atividade dos machos *Idarnes* spp., o interior do sicônio é muito úmido, podendo estar preenchido por um líquido translúcido, que algumas vezes torna-se pegajoso ao secar. Em alguns sicônios com presença de líquido e sem evidências de atividade de vespas há muito tempo (como galhas furadas de fêmeas), foram observados machos *Idarnes* spp. mortos no lúmen, sugerindo que a causa tenha sido afogamento.

O comportamento das três espécies observadas foi muito semelhante entre si, tanto em relação à procura por fêmeas para acasalamento quanto à agressividade. A procura por fêmeas iniciava-se logo após a emergência. Os machos andavam por todo o lúmen e tocavam as galhas com as antenas. Às vezes, os machos colocavam a cabeça entre as galhas ou mesmo submergiavam entre elas. Neste processo, os indivíduos observados despenderam de oito a 89% de seus tempos (Tabela 1). O deslocamento, medido pelo número de vezes que o focal mudava de quadrante por minuto e pelo tempo médio de permanência em cada um, variou bastante entre as vespas observadas (Tabela 1) em função das atividades que estavam sendo realizadas.

Ao localizarem uma galha com fêmea, os machos abriam um orifício na galha para acasalarem. Nos indivíduos observados, as fêmeas pertenciam à mesma espécie que os machos que estavam abrindo a galha, sugerindo a existência de alguma forma de reconhecimento específico e que os machos não investem em galhas contendo fêmeas de outras espécies. O processo de abertura de galhas com fêmeas durava de 20 a 30 min e muitas vezes o macho interrompia a atividade para vasculhar galhas ao redor, retornando logo em seguida.

Após a abertura do orifício, o macho introduzia a cabeça e parte do tórax dentro da galha e se movia bastante, aparentemente posicionando a fêmea ou abrindo espaço no interior da galha. Na seqüência, o macho entrava na galha e se posicionava deixando as mandíbulas e parte do gáster para fora. Neste momento supõe-se que ocorria a cópula. As mandíbulas posicionadas na

abertura da galha possivelmente são importantes para a defesa contra o ataque de outro macho durante esta fase de cópula. Um macho *Idarnes* sp1 matou outro macho que estava acasalando, investindo várias vezes com mordidas no tórax e no gáster. A permanência dos machos *Idarnes* spp. dentro das galhas das fêmeas foi bem mais curta que o tempo gasto para abrir o orifício (0,8 a 6,7 minutos; Tabela 1). O número de galhas com fêmeas onde um macho entrou e supostamente copulou variou de zero a três, não sendo observadas cópulas múltiplas com uma única fêmea. O comportamento do macho de guardar galhas visitadas foi observado apenas duas vezes.

Tabela 1. Atividades de machos *Idarnes* spp. em sicônios de *F. eximia*. O dados são medianas (mínimo-máximo) dos valores obtidos por macho observado. N=número de machos observados; Porcentagem do tempo gasto vasculhando o lúmen; n=número de observações de machos entrando em galhas com fêmeas; PMGF= Permanência média dentro de galha com fêmea; Número de mudanças de quadrante por minuto; PMQ= Permanência média por quadrante.

| Morfo-espécie | N | Vasculhando | n | PMGF (min.) | Mudança de quadrante | PMQ (min.) |
|--------------------|----|--------------|---|-----------------|----------------------|------------------|
| <i>Idarnes</i> sp1 | 5 | 38 (32 - 49) | 7 | 1,1 (0,8 - 5,0) | 0,36 (0,04 - 0,57) | 2,7 (1,7 - 22,7) |
| <i>Idarnes</i> sp2 | 1 | 45 (-) | 0 | - | 0,55 (-) | 1,8 (-) |
| <i>Idarnes</i> sp3 | 10 | 28 (8 - 89) | 4 | 4,4 (1,3 - 6,7) | 0,32 (0,04 - 0,74) | 3,2 (1,3 - 27,4) |

Machos maiores com mandíbulas grandes e machos menores com mandíbulas reduzidas (principalmente em *Idarnes* sp1 e sp3) foram observados em atividade nos sicônios. Os machos maiores eram agressivos quando encontravam outros machos grandes, mas pareciam indiferentes à presença de machos diminutos co-específicos. Os machos pequenos aparentemente adotavam um comportamento menos agressivo que os grandes, submergindo entre as galhas em busca possivelmente de acasalamentos em locais menos acessíveis aos machos maiores.

Comportamento agressivo foi observado entre machos durante as atividades de vasculhar e abrir galhas com fêmeas. A agressividade foi caracterizada por avaliação de força e lutas com contato físico. Nas avaliações de força os machos permaneciam parados frente a frente com as mandíbulas bem abertas e quase se tocando. Aparentemente, ocorria neste momento alguma forma de avaliação da capacidade de luta, pois os machos menores adotavam o comportamento de se afastar do oponente após esta avaliação. Nas lutas, ao contrário da avaliação de força, os machos se tocavam rapidamente com as mandíbulas e, freqüentemente, “mordiam” o oponente em qualquer parte do corpo (cabeça, tórax, propodeo e gáster). Lutas curtas não resultaram em danos severos aos indivíduos, enquanto que em combates mais longos,

com ~1 minuto ou mais, o perdedor saía seriamente debilitado, dependendo da parte do corpo atingida, tornando-se moribundo logo em seguida (Tabela 2-A). Mordidas no tórax e no propodeo, algumas vezes, debilitavam completamente os insetos, fazendo com que se tornassem moribundos instantes após serem atingidos. Por outro lado, mordidas na cabeça não resultaram em danos aparentemente severos, possivelmente devido à robustez da cápsula cefálica. As lutas ocorriam quando os machos se encontravam no lúmen; mas em duas ocasiões, machos *Idarnes* sp2 e sp3 foram observados atacando machos mortos ou moribundos.

Após a luta, o macho atacado muitas vezes se refugiava em galhas vazias e permanecia com as mandíbulas voltadas para a abertura da galha. Esta posição permitia ao macho se defender de outros que se aproximavam. O refúgio em galhas vazias certamente representa uma proteção contra injúrias severas durante a luta. Desconsiderando a espécie, nenhuma luta observada comprometeu o macho que estava abrigado, independente da duração do combate (Tabela 2-B). O comportamento de se refugiar em galhas vazias foi freqüente em sicônios com mais de um macho da mesma espécie no lúmen. Foi observada avaliação de força entre machos presentes no lúmen e dentro de galhas e, numa ocasião, um macho atacou e retirou o oponente de dentro da galha.

Agressões interespecíficas limitaram-se a rápidas avaliações de força e, em várias ocasiões, machos de espécies diferentes permaneciam lado a lado sem ocorrer agressão. Contatos físicos interespecíficos e breves foram observados poucas vezes e não resultaram em danos para as vespas, exceto uma ocasião em que um *Idarnes* sp3 atacou o tórax de um *Idarnes* sp1, resultando em morte do oponente. As agressões interespecíficas observadas sempre ocorreram pelo encontro casual de dois machos ou pelo ataque por trás, sem envolver avaliação prévia.

Os machos observados despenderam de zero a 8% do tempo observado em avaliações de força, com taxas de zero a 0,19 exibições por minuto (Tabela 3). O tempo despendido em lutas foi menor, variando de zero a 5%, com taxas de zero a 0,07 lutas por minuto (Tabela 3). A duração de cada encontro agressivo, na maioria das vezes, foi menor que um minuto, tanto para exibições de ameaça quanto para lutas (Figura 2).

Tabela 2. Risco de injúria severa em machos *Idarnes* spp. em função da duração da luta (número de intervalos consecutivos de 10 seg.) e local onde se encontrava o indivíduo atacado.

| Local | Duração da luta | Número de lutas | Número de injúrias sérias |
|----------|-----------------|-----------------|---------------------------|
| A) Lúmen | 9-11 | 3 | 2 |
| | 2-5 | 7 | 2 |
| | 1 ou menos | 7 | 0 |
| B) Galha | 7-10 | 3 | 0 |
| | 3-5 | 2 | 0 |
| | 1 ou menos | 1 | 0 |

Tabela 3. Atividades de machos *Idarnes* spp. em sicônios de *F. eximia*. Os dados são medianas (mínimo-máximo) dos valores obtidos por macho observado. N=número de machos observados; AF/min.=Número de avaliações de força por minuto; Porcentagem do tempo gasto em avaliações de força; Número de lutas por minuto e Porcentagem do tempo gasto em lutas.

| Morfo-espécie | N | AF/min. | Avaliação de força | Lutas/min. | Luta |
|--------------------|----|----------------|--------------------|-----------------|-------------|
| <i>Idarnes</i> sp1 | 5 | 0 (0-0,066) | 0 (0 - 8) | 0,015 (0-0,035) | 1 (0 - 3) |
| <i>Idarnes</i> sp2 | 1 | 0,026 (-) | 0,04 (-) | 0,060 (-) | 5 (-) |
| <i>Idarnes</i> sp3 | 10 | 0,047 (0-0,19) | 2 (0 - 11) | 0,006 (0-0,071) | 0,2 (0 - 3) |

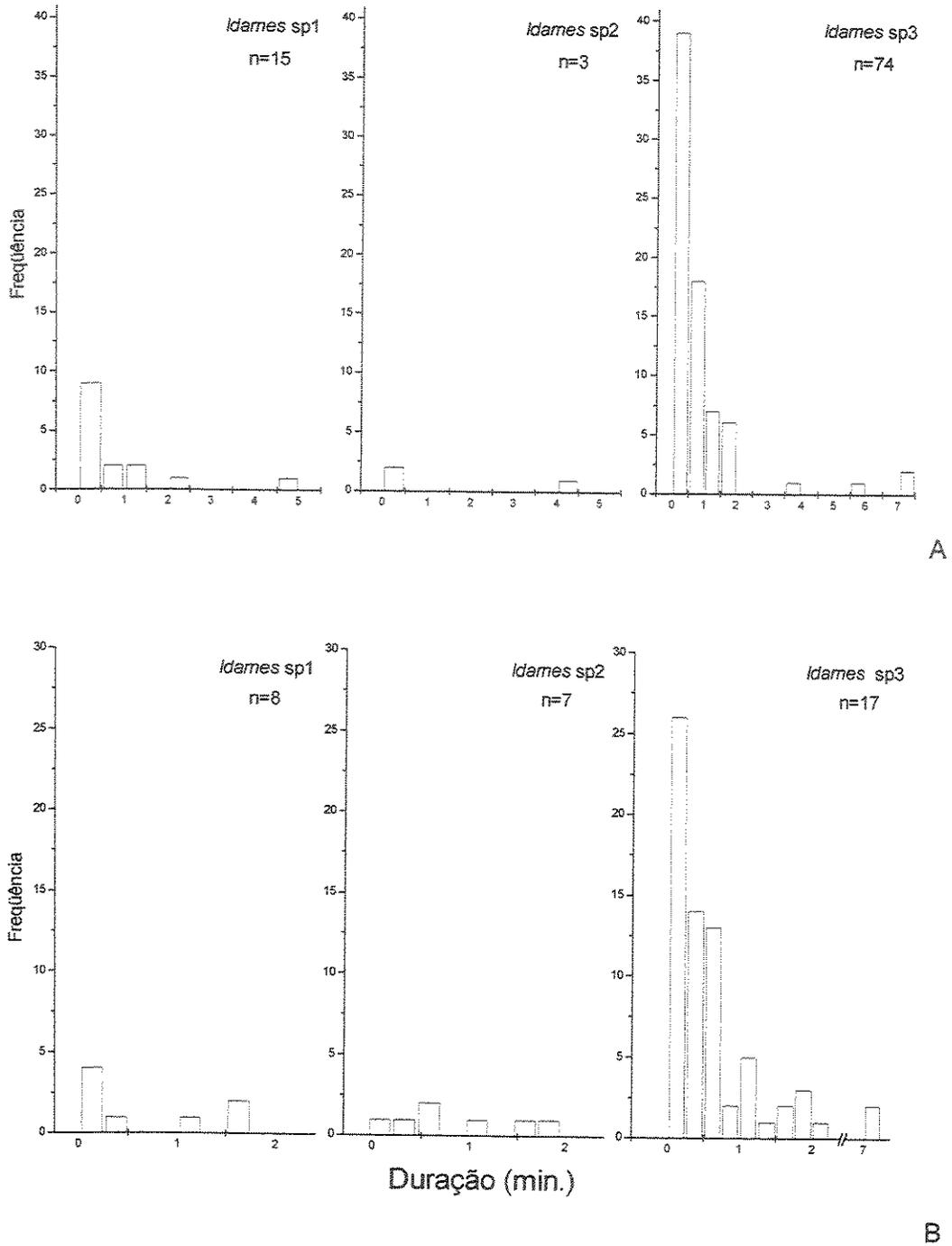


Figura 2. Duração de encontros agressivos em espécies de *Idarnes*. A – Avaliação de força e B – Luta; n=número de encontros observados.

Na maior parte das disputas observadas, o vencedor apresentava maior tamanho de cápsula cefálica (11 das 16 disputas) e mandíbula (10 das 16 disputas - Tabela 4). Considerando todas as espécies juntas, os vencedores apresentavam em média tamanhos maiores marginalmente

significativos para cápsula cefálica (teste t pareado: $t_{15}=1,89$; $P=0,078$) e mandíbula (teste t pareado: $t_{15}=1,82$; $P=0,0896$).

Tabela 4. Resultados de disputas agressivas entre machos *Idarnes* spp. (tipo de disputa: luta ou avaliação de força e condição ou reação do derrotado) e contrastes da largura da cápsula cefálica e do comprimento da mandíbula (medida do vencedor – medida do derrotado). Contrastes positivos indicam que o vencedor possuía maior tamanho da estrutura.

| Espécie | Tipo de disputa - Resultado | Cápsula cefálica (mm) | Mandíbula (mm) |
|--------------------------|------------------------------|-----------------------|----------------|
| <i>Idarnes</i> sp1 | avaliação - refúgio em galha | 0,029 | 0,066 |
| | luta - refúgio em galha | 0,017 | 0,037 |
| | luta - moribundo | -0,011 | -0,018 |
| <i>Idarnes</i> sp2 | luta - moribundo | 0,028 | 0,096 |
| | luta - moribundo | -0,039 | -0,056 |
| <i>Idarnes</i> sp3 | avaliação - refúgio em galha | 0,002 | -0,020 |
| | avaliação - refúgio em galha | 0,079 | 0,092 |
| | avaliação - se afasta | -0,044 | -0,043 |
| | avaliação - se afasta | 0,029 | 0,064 |
| | luta - ferido | 0,024 | 0,011 |
| | luta - ferido | 0,079 | 0,059 |
| | luta - moribundo | -0,022 | -0,024 |
| | luta - moribundo | 0,039 | 0,035 |
| | luta - moribundo | 0,050 | 0,009 |
| | luta - se afasta | -0,005 | -0,008 |
| <i>Idarnes</i> sp3 e sp1 | luta - moribundo | 0,017 | 0,040 |

Discussão

Os dados apresentados indicam que machos ápteros de *Idarnes* competem de forma violenta por acasalamentos. Nestas espécies, encontros agressivos entre machos muitas vezes resultam em morte de um dos oponentes, como esperado em situações que tenham forte impacto sobre o sucesso reprodutivo futuro (Enquist & Leimar, 1990). Os comportamentos quantificados confirmaram as observações realizadas por Hamilton (1979) em Ribeirão Preto/SP, Brasil, possivelmente em uma das três espécies de *Idarnes* aqui estudadas, sugerindo que o

comportamento destas espécies durante a fase de acasalamento não seja influenciado de forma marcante por variações regionais e temporais.

O valor de cada acasalamento em *Idarnes* aparentemente é alto, uma vez que (1) os machos gastam um tempo relativamente longo vasculhando o lúmen do sicônio em busca de fêmeas (chegando a aproximadamente 90% do período amostrado) e (2) o processo de abertura de galhas para ter acesso às fêmeas é demorado em relação ao tempo gasto acasalando. O ganho líquido que se pode obter de um recurso aumenta com o tempo de busca por este, uma vez que o custo de abandoná-lo para procurar outro é alto (Murray & Gerrard, 1985). Um reflexo desse elevado tempo de busca por fêmeas foi a observação de baixo número de acasalamentos. Nas três espécies de *Idarnes* foram observados 11 acasalamentos durante o período amostrado, enquanto que em *Phylotrypesis pilosa*, em uma amostra de tempo semelhante, foram observados 55 acasalamentos (Murray, 1987).

Desta forma, o valor supostamente elevado das fêmeas em *Idarnes* pode estar relacionado com o favorecimento de características peculiares, como por exemplo, o comportamento de entrar na galha da fêmea para acasalar. Outras espécies não-polinizadoras de vespa de figo acasalam inserindo apenas a extremidade do gáster na galha da fêmea (Murray, 1987), ou acasalam no lúmen assim que elas emergem de suas galhas (Greeff & Ferguson, 1999; Bean & Cook, 2001). O acasalamento dentro da galha com as mandíbulas voltadas para a abertura, observado em *Idarnes*, pode representar uma proteção aos machos durante a cópula, diminuindo o risco de perderem o recurso pelo ataque de machos rivais. Outra característica, a capacidade de detectar fêmeas co-específicas antes da abertura da galha, observada aqui em *Idarnes* e em *Phylotrypesis pilosa* (Murray, 1987), pode ser favorecida por evitar o investimento inútil de tempo em galhas de outras espécies.

As observações sugerem que encontros agressivos em *Idarnes* apresentam um elevado custo individual, uma vez que uma única mordida no tórax ou no propodeo é capaz de paralisar a vítima, deixando-a moribunda instantes após o ferimento. Estas investidas fatais poderiam ser resultado de ataque preciso a regiões vitais do rival ou, como sugerido por Hamilton (1979), pela utilização de algum tipo de veneno. O risco de sofrer um ferimento fatal foi maior em lutas mais longas, sugerindo que comportamentos como a avaliação de força e o refúgio em galhas vazias são importantes para aumentar as chances dos indivíduos destas espécies permanecerem vivos.

A avaliação de força não foi observada em nenhuma das espécies de vespas de figo, nas quais o conflito entre machos foi estudado (Murray, 1987; 1989; 1990; Bean & Cook, 2001).

Hamilton (1979) relata movimentos tímidos e recuos durante a luta em machos *Idarnes*, o que certamente corresponde à avaliação de força aqui descrita. O papel da avaliação de força em amenizar o risco de injúrias sérias é apoiado pelo fato de que machos *Idarnes* despenderam mais tempo se avaliando que de fato lutando, e que o número de lutas observadas em *Idarnes* spp. (23 lutas) foi muito inferior ao número de lutas registradas em *Phylotrypesis pilosa* (212 lutas), em amostras de tempo semelhantes (Murray, 1987). Ainda, a frequência de injúrias severas e o nível médio de injúrias em *Idarnes* são mais baixos que os observados em espécies não-polinizadoras da Austrália e do Velho Mundo (Capítulo 5). O comportamento de se refugiar em galhas vazias, também observado em *Phylotrypesis pilosa* (Murray, 1987), aparentemente representa uma proteção eficaz contra injúrias severas, uma vez que as lutas observadas resultaram em injúria séria para o macho que estava abrigado, independente da duração do combate.

O tamanho do macho em *Idarnes* parece corresponder à capacidade de luta, como sugerido em outras espécies de vespas de figo (Greeff & Ferguson, 1999; Bean & Cook, 2001), uma vez que machos menores geralmente desistiam da luta ou eram derrotados. Porém, dados suplementares são necessários para confirmar este padrão.

Estratégias condicionais foram observadas principalmente em *Idarnes* sp1 e sp3. Enquanto os machos maiores adotavam a estratégia de disputar fêmeas por confrontos agressivos, os machos menores submergiam entre as galhas, buscando, possivelmente, acasalamentos menos acessíveis aos machos maiores. Hamilton (1979) sugeriu que a ausência de agressividade em machos pequenos ocorre devido à incompatibilidade do tamanho pequeno e das características para a luta, pois, machos diminutos que teriam mais sucesso em alcançar galhas escondidas apresentariam pouca chance de ganhar uma luta. Estratégias condicionais devem ser comuns em vespas de figo, sendo relatadas em várias outras espécies (Hamilton, 1979; Murray, 1990; Greeff & Ferguson, 1999; Bean & Cook, 2001).

O presente trabalho mostrou que machos ápteros de *Idarnes* competem agressivamente por acasalamentos, como descrito em várias espécies de vespas de figo. Porém, foram observadas particularidades da história natural de *Idarnes* que levam a diferenças marcantes em relação ao sistema de acasalamento de outras espécies. Deste modo, generalizações sobre o comportamento e seu reflexo na competição local por acasalamentos em vespas de figo devem ser feitas com cautela.

Literatura citada

- Alcock, J. 1998. *Animal Behavior*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Massachusetts.
- Bean, D. & Cook, J. M. 2001. Male mating tactics and lethal combat in the nonpollinating fig wasp *Sycoscapter australis*. *Anim. Behav.* **62**: 535-542.
- Boucek, Z. 1993. The genera of chalcidoid wasps from *Ficus* fruit in the New World. *J. Nat. Hist.* **27**: 173-217.
- Brown, W. D.; Crespi, B. J. & Choe, J. C. 1997. Sexual conflict and the evolution of mating systems, p. 352-377. In: Choe, J. C. & B. J. Crespi (eds.), *The evolution of mating systems in insects and arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Cook, J. M.; Compton, S. G.; Herre, E. A. & West, S. A. 1997. Alternative mating tactics and extreme male dimorphism in fig wasps. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **264**: 747-754.
- Enquist, M. & Leimar, O. 1990. The evolution of fatal fighting. *Anim. Behav.* **39**: 1-9.
- Gordh, G. 1975. The comparative external morphology and systematics of the neotropical parasitic fig wasp genus *Idarnes* (Hymenoptera: Torymidae). *Univ. Kans. Sci. Bull.* **50**: 389-455.
- Greeff, J. M. & Ferguson, J. W. H. 1999. Mating ecology of the nonpollinating fig wasps of *Ficus ingens*. *Anim. Behav.* **57**: 215-222.
- Hamilton, W. D. 1979. Wingless and fighting males in fig wasps and other insects, p. 167-220. In: Blum, M. S. & N. A. Blum (eds.), *Sexual selection and reproductive competition in insects*. Academic Press, London.
- Hardy, I. C. W. & Mayhew, P. J. 1998. Partial local mating and the sex ratio: indirect comparative evidence. *Trends Ecol. & Evol.* **13**: 431-432.
- Murray, M. G. 1987. The closed environment of the fig receptacle and its influence on male conflict in the Old World fig wasp, *Philotrypesis pilosa*. *Anim. Behav.* **35** : 488-506.
- Murray, M. G. 1989. Environmental constraints on fighting in flightless male fig wasp. *Anim. Behav.* **38**: 186-193.
- Murray, M. G. 1990. Comparative morphology and mate competition of flightless male fig wasps. *Anim. Behav.* **39**: 434-443.
- Murray, M. G. & Gerrard, R. 1985. Putting the challenge into resource exploration: a model of contest competition. *J. Theor. Biol.* **115**: 367-389.
- Pereira, R. A. S.; Semir, J. & Menezes Jr, A. O. 2000. Pollination and other biotic interactions in figs of *Ficus eximia* Schott (Moraceae). *Rev. Bras. Bot.* **23**: 217-224.

- West, S. A. & Herre, E. A. 1998. Partial local mate competition and the sex ratio: a study on non-pollinating fig wasps. *J. Evol. Biol.* **11**: 531-548.
- West, S. A.; Murray, M. G.; Machado, C. A.; Griffin, A. S. & Herre, E. A. 2001. Testing Hamilton's rule with competition between relatives. *Nature* **409**: 510-513.
- Zammit, J. & Schwarz, M. P. 2000. Intersexual sibling interactions and male benevolence in a fig wasp. *Anim. Behav.* **60**: 695-701.

Capítulo 5

ESTRATÉGIAS DE ACASALAMENTO E DISPUTAS AGRESSIVAS POR FÊMEAS EM MACHOS ÁPTEROS DE VESPAS DE FIGO

Introdução

Seleção sexual ocorre em situações em que um sexo compete por acesso ao outro, visando acasalamento. Desta forma, características como ornamentos elaborados ou estrutura que possam ser usadas como armas, que aumentem a habilidade do indivíduo em competir por acasalamentos ou atrair parceiros, são favorecidas por seleção sexual (Alcock, 1998). O conflito entre machos, competindo por acasalamentos, é um dos principais temas de estudo em seleção sexual. Este conflito é determinado de forma complexa por uma série de fatores e pode ocorrer de diferentes maneiras durante o período de acasalamento (Brown et al., 1997). Vespas de figo apresentam uma boa oportunidade para estudos de competição por acasalamentos em função das estratégias adotadas pelas diferentes espécies, nas quais a ampla variação de estratégias de acasalamentos está fortemente relacionada à morfologia dos machos (Hamilton, 1979; Murray, 1990; Cook et al., 1997; Greeff & Ferguson, 1999; Bean & Cook, 2001). Algumas espécies possuem machos alados que acasalam fora do sicônio (inflorescência do figo) em um sistema mais aberto; outras apresentam machos ápteros que não dispersam e a competição por acasalamentos é local (restrita ao interior do sicônio); por fim existem espécies com machos polimórficos, nas quais os acasalamentos ocorrem tanto dentro como fora do sicônio, de acordo com a morfologia, apresentando uma estrutura intermediária com competição por acasalamentos parcialmente local (West & Herre, 1998; Hardy & Mayhew, 1998).

Entre as espécies de vespas de figo com machos ápteros, é conhecida uma grande variação de comportamentos durante a fase de acasalamento. As espécies polinizadoras, em geral, competem por acasalamentos de forma indireta e sem agressividade entre os indivíduos [apesar de ser relatado agressividade em algumas espécies polinizadoras (Greeff et al., em preparação)]. Por outro lado, o comportamento agressivo é comum nas espécies não-polinizadoras com machos ápteros, os quais possuem morfologia (mandíbulas grandes e cabeça e tórax robustos) que propicia a ocorrência de combates letais entre os machos (Hamilton, 1979; Murray, 1987; 1989; 1990; Greeff & Ferguson, 1999; Zammit & Schwarz, 2000; Bean & Cook, 2001). Hamilton

(1979) sugeriu que a falta de agressividade nas espécies polinizadoras seria favorecida por seleção de parentesco (“regra de Hamilton” – Hamilton, 1963; 1964) uma vez que poucas vespas fêmeas (fundadoras) penetram os sicônios para polinizar e ovipor (Galil, 1977), aumentando o nível de parentesco entre os indivíduos da prole. Por outro lado, nas espécies não-polinizadoras, várias fêmeas podem colonizar um mesmo sicônio, uma vez que a oviposição é realizada pelo exterior (Bronstein, 1992), diminuindo o nível de parentesco entre os machos e favorecendo a evolução da agressividade em função da competição local por acasalamentos (CLA). Porém, Murray (1989) e mais recentemente West et al. (2001) não encontraram, em espécies de vespas de figo, correlação da razão sexual da prole [que pode ser considerado um índice de nível de parentesco (Hamilton, 1967)] e do nível de agressividade. Estudos teóricos questionam a “regra de Hamilton” em populações viscosas (ou seja, com pouca dispersão), pois os mesmos fatores que favorecem o aumento no nível de parentesco entre indivíduos também contribuem para o aumento da competição entre indivíduos aparentados, anulando o benefício do altruísmo selecionado por parentesco (Wilson et al., 1992; Taylor, 1992; Queller, 1992; 1994; West et al., 2002; Griffin & West, 2002).

Combates letais entre indivíduos co-específicos é esperado ocorrer em situações que tenham forte impacto sobre o sucesso reprodutivo futuro (Enquist & Leimar, 1990). Modelos teóricos de competição direta (Murray & Gerrard, 1985) predizem que a frequência de ocorrência de lutas e, conseqüentemente, de injúrias é positivamente relacionada com o número de machos disputando o recurso, uma vez que a taxa de encontros entre rivais aumentaria.

Desta forma, o objetivo deste trabalho é avaliar: (1) os níveis e as características das injúrias causadas por encontros agressivos na espécie polinizadora (*Pegoscapus* sp.) e em três espécies não-polinizadoras do gênero *Idarnes*, todas com machos ápteros, associadas a *Ficus eximia* Schott; (2) a relação do nível de injúrias e variáveis relacionadas à taxa de encontros dos machos, disponibilidade de recursos (fêmeas) e nível de parentesco entre os indivíduos e (3) a variações morfológicas destes machos que possam estar associadas ao comportamento agressivo.

Materiais e métodos

Espécies estudadas e história natural

Neste trabalho, foram estudadas três espécies de *Idarnes* com machos ápteros: *Idarnes* sp1 e sp2 (grupo *carne*) e *Idarnes* sp3 (grupo *flavicollis*); e a espécie polinizadora (*Pegoscapus* sp.).

No capítulo 3 (seção “Materiais e Métodos”) são apresentadas considerações sobre as espécies estudadas e a história natural da interação *Ficus* – vespas.

Injúrias em machos Idarnes spp. e Pegoscapus sp.

Para o estudo da extensão da injúria supostamente causada por encontros agressivos em machos ápteros de *Idarnes* spp. e *Pegoscapus* sp. foram amostrados aproximadamente 30 sicônios, em 11 safras provenientes de oito plantas de *F. eximia* localizadas no distrito de Barão Geraldo, Campinas/SP (22°54’S; 47°03’W; 855m alt.). As safras foram amostradas nos meses de abril, maio e junho de 1999; junho e julho de 2000; e março, junho e agosto de 2001.

Os sicônios foram coletados na fase próxima à emergência das vespas e individualizados em frascos plásticos de 80mL. Após a emergência natural, as vespas foram mortas por congelamento e os machos ápteros inspecionados em microscópio estereoscópico sob aumento de 40X para identificação da morfo-espécie e quantificação de injúrias. Os machos de *Idarnes* sp3 foram divididos em morfos *a* e *b*, de acordo com suas morfologias (ver capítulo 1). Os frascos foram manuseados com cuidado para evitar que a movimentação dos sicônios danificasse as vespas. Os machos que emergiram e deixaram o sicônio pelo orifício de saída foram primeiramente avaliados. Posteriormente, os sicônios foram abertos ao meio para inspeção dos machos que emergiram, mas permaneceram no lúmen. A abertura foi feita cortando-se apenas a parede do sicônio, evitando que a lâmina atravessasse o lúmen e danificasse alguma vespa. A extensão de injúria de cada macho foi medida somando-se os valores de acordo com a seqüência proposta por Murray (1987) (Tabela 1). Para comparação, dados apresentados por Hamilton (1979) de um sicônio com níveis de injúrias excepcionalmente elevados, em função, possivelmente, do grande número de machos, foram quantificados pelo critério de Murray (1987). A avaliação foi possível graças à descrição detalhada das injúrias de cada macho presente no sicônio.

Em alguns sicônios, por motivos desconhecidos, uma goma formada pelo endurecimento do líquido que preenche o lúmen durante o desenvolvimento do sicônio estava presente, impossibilitando a avaliação dos machos. Desta forma, os sicônios que apresentavam 50% ou mais de machos que não puderam ser avaliados foram excluídos das análises.

Nas nove últimas safras amostradas, a extensão de injúria foi avaliada apenas em machos de *Idarnes* spp., uma vez que os resultados parciais apontaram ausência de agressividade em *Pegoscapus* sp. Nas oito últimas safras amostradas, medidas relacionadas com o tamanho do inseto (largura da base da cápsula cefálica e comprimento das mandíbulas) foram registradas com uma ocular micrométrica com exatidão de 0,025mm.

Além da extensão da injúria, o volume de cada sicônio foi estimado a partir de seu diâmetro, considerando o formato de uma esfera, e o número de aquênios em $\frac{1}{4}$ do sicônio e todas as espécies de vespas emergidas foram quantificadas. Todas estas variáveis foram utilizadas como covariáveis nas análises de dados.

Tabela 1. Seqüência de valores para tipos de injúria em machos ápteros de vespas de figo (segundo Murray, 1987). Os valores são ordenados de acordo com a importância sugerida para cada tipo de injúria.

| Descrição da injúria | Valor |
|--|-------|
| Perda de parte ou toda antena | 0,5 |
| Perda de parte ou todo tarso | 1,0 |
| Contusão (mancha escurecida) pequena | 1,0 |
| Perda de parte ou toda tibia | 2,0 |
| Contusão com corte | 2,0 |
| Perda de parte ou todo fêmur | 3,0 |
| Contusão grande + área esmagada | 3,0 |
| Perda de parte ou toda coxa | 4,0 |
| ≤ metade do abdômen ou cabeça danificados, sem evisceração | 4,0 |
| > metade do abdômen ou cabeça danificados, com evisceração | 8,0 |

Três parâmetros foram avaliados por sicônio, de acordo com Murray (1987):

- Extensão da injúria por sicônio ou a média de injúria por macho de uma dada espécie, que representa o custo total de encontros agressivos.
- Frequência de injúrias ou proporção de machos com injúrias por sicônio. Mostra a frequência de encontros agressivos com injúrias desconsiderando a intensidade.

- c) Injúrias severas ou proporção de machos com extensão da injúria ≥ 8 por sicônio. Mostra a frequência de encontros agressivos com injúrias severas.

Morfometria dos machos Idarnes

Nos machos *Idarnes* spp., a relação da largura da cápsula cefálica e do comprimento da mandíbula foi analisada com o objetivo de verificar a ocorrência potencial de diferentes morfos. Desta forma, foi avaliado se estas duas estruturas apresentavam relação isométrica ou alométrica (Gould, 1966).

Variáveis relacionadas aos recursos disponíveis para o desenvolvimento dos machos *Idarnes* (tamanho do sicônio; número de vespas e aquênios se desenvolvendo e a intensidade de colonização do sicônio por polinizadoras, estimado pela razão sexual da prole de *Pegoscapus* sp., - uma vez que a proporção de machos esta relacionada com o número de vespas fundadoras) e à competição local por acasalamentos (razão sexual da prole de *Idarnes*) foram avaliadas em modelos para explicar o tamanho dos machos, estimado pela largura da cápsula cefálica. A predominância de relações com variáveis associadas ao recurso sugere a existência de efeito de fatores ambientais sobre o tamanho dos insetos. Por outro lado, a relação com a razão sexual apoiaria a influência de fatores genéticos atuando na determinação do tamanho dos machos.

Análise dos dados

Todas as análises de dados foram realizadas no programa estatístico S-Plus versão 6.1 (© Insightful Corporation), exceto a comparação entre as inclinações de retas de regressão linear que foi realizada no programa Ancova versão 3.1 (autor: Flávio A. M. dos Santos, Depto. de Botânica, Unicamp).

A relação da largura de cápsula cefálica e do comprimento da mandíbula dos machos *Idarnes* spp. foi analisada inicialmente ajustando-se um modelo de regressão local (loess) (Cleveland & Devlin, 1988) para avaliar, de forma exploratória, a tendência geral da relação. A ocorrência de relação alométrica foi testada pela função exponencial (Gould, 1966),

$$Y = aX^b \quad \therefore \quad Y^* = a^* + bX^* \quad (1)$$

onde, Y^* é o logaritmo natural do comprimento da mandíbula e X^* o logaritmo natural da largura da cápsula cefálica. Valores de b (coeficiente alométrico) significativamente diferentes de 1

indicam uma relação alométrica entre as estruturas estudadas (alometria negativa: $b < 1$; alometria positiva: $b > 1$).

Para avaliar a ocorrência potencial de dimorfismos, foi seguido o protocolo de análises apresentado em Eberhard & Gutiérrez (1991). Inicialmente testou-se se o coeficiente alométrico, para cada espécie, era constante em relação ao tamanho da cápsula cefálica, ajustando o modelo:

$$Y^* = a + b_1.X^* + b_2.X^{*2} \quad (2)$$

Se b_2 for significativamente diferente de zero, conclui-se que existe uma relação não-linear entre o logaritmo natural das dimensões da mandíbula e da cápsula cefálica e que o coeficiente alométrico não é constante ao longo da variação de tamanho dos machos. Desta forma, busca-se a detecção de um ponto (um tamanho de cápsula cefálica) que divida a relação em duas partes com inclinações diferentes, uma vez que a existência de duas retas com inclinações diferentes descrevendo a relação representaria, potencialmente, diferentes morfologias (Eberhard & Gutiérrez, 1991). Para tal, foi ajustado o modelo:

$$Y = a + b_1.X + b_2.(X - X^0).D + b_3.D \quad (3)$$

onde, Y e X são as medidas originais da mandíbula e cápsula cefálica, respectivamente. X^0 é o ponto de divisão proposto e D é uma variável com valores 0 para $X < X^0$ e 1 para $X \geq X^0$. O ponto de divisão é escolhido ajustando o modelo (3) para uma série de possíveis valores de X^0 e elegendo aquele que produz o maior valor de R^2 ajustado.

Considerando o melhor modelo ajustado em (3), valores de b_3 significativamente diferentes de zero indicam a existência de descontinuidade da relação no ponto de divisão. Caso contrário, conclui-se que o dimorfismo potencial existe, mas apresenta uma mudança gradual no ponto de divisão. A ocorrência de inclinações lineares diferentes nos dois lados do ponto de divisão foi testada pelo modelo:

$$Y = a + b_1.X + b_2.(X - X^0).D \quad (4)$$

sendo que valores significativamente diferentes de zero para b_2 indicam retas com diferentes inclinações.

Em adição ao protocolo descrito acima, os dados foram divididos em duas partes (uma abaixo do ponto de divisão e outra a partir dele) e as hipóteses de continuidade no ponto de divisão e a igualdade das inclinações das retas foram testadas formalmente por testes t e F , respectivamente (Zar, 1996). Esta forma alternativa de análise foi adotada uma vez que foi detectado por análise diagnóstica que a constante e as variáveis X, $(X - X^0).D$ e D apresentavam

forte relação colinear (Belsley, 1991), podendo interferir na confiabilidade dos testes de hipóteses baseados nos modelos (3) e (4).

A extensão média da injúria por sicônio foi analisada por modelos lineares assumindo distribuição normal dos resíduos. Análise diagnóstica prévia dos modelos detectou desvios dos resíduos em relação à distribuição normal e uma certa dispersão do resíduo com o aumento dos valores estimados. Desta forma, os dados de extensão da injúria foram transformados pela raiz quadrada do valor + 0,5 (Zar, 1996). Os modelos foram ponderados pelo número de machos por sicônio, minimizando o efeito da alta variância observada nas médias de extensão da injúria calculadas com baixo número de machos.

As frequências de machos com injúrias e machos com injúrias severas foram analisadas por modelos lineares generalizados, assumindo distribuição binomial dos erros e logito como função de ligação (Hosmer & Lemeshow, 1989). Nas análises, as relações dos desvios residuais e os graus de liberdade dos modelos foram próximas de um, indicando a validade da assunção de erro binomial (Crawley, 1993).

Nos modelos lineares e lineares generalizados foram incluídos inicialmente como variáveis independentes o volume do sicônio, a densidade de ocupação do sicônio (número total de vespas/volume), o número de fêmeas e machos co-específicos, a razão sexual da espécie e os tamanhos médios da cápsula cefálica e da mandíbula. O modelo final foi obtido excluindo as variáveis de pouca importância no modelo ou que apresentavam relações colineares fortes (Belsley, 1991).

Resultados

Injúrias em machos Idarnes spp. e Pegoscapus sp.

Padrões por espécie

Nos sicônios nos quais a injúria foi avaliada, o tamanho médio da prole por sicônio foi significativamente maior em *Pegoscapus* sp., seguido por *Idarnes* sp1 e *Idarnes* sp3 e, por último, *Idarnes* sp2 (Tabela 2 – $F_{3,265}=498,5$; $P<10^{-4}$; I.C._(95%) pelo método de Tukey). A razão sexual média por sicônio foi significativamente menor em *Pegoscapus* sp. que nas demais espécies de *Idarnes* (Tabela 2 – $F_{3,265}=16,4$; $P<10^{-4}$; I.C._(95%) pelo método de Tukey).

Tabela 2. Número total de vespas, razão sexual e variáveis relacionadas à agressividade em vespas de figo associadas a *F. eximia* (média por sicônio±desvio padrão). N=número de sicônios avaliados, E.I.=extensão da injúria, F.I.=frequência de machos injuriados e F.I.S.=frequência de machos com injúrias severas.

| Espécie | N | Número total | Razão sexual | E.I. | F.I. | F.I.S. |
|-----------------------|-----|--------------|--------------|-----------|-------------|-------------|
| <i>Pegoscapus</i> sp. | 46 | 249,89±51,32 | 0,078±0,0465 | 0,07±0,18 | 0,018±0,042 | 0,002±0,012 |
| <i>Idarnes</i> sp1 | 69 | 23,39±18,52 | 0,314±0,236 | 0,99±1,19 | 0,398±0,377 | 0,012±0,046 |
| <i>Idarnes</i> sp2 | 47 | 9,98±10,01 | 0,400±0,319 | 1,23±2,13 | 0,370±0,414 | 0,055±0,182 |
| <i>Idarnes</i> sp3 | 107 | 21,64±21,16 | 0,364±0,290 | 1,11±1,14 | 0,463±0,362 | 0,025±0,074 |
| <i>Idarnes</i> sp. * | 1 | 69 | 0,783 | 2,093 | 0,222 | 0,074 |

* Níveis de injúrias quantificados pelo critério de Murray (1987) a um caso extremo de machos intensamente injuriados apresentado por Hamilton (1979). Não incluído nas análises.

De modo geral, as variáveis relacionadas ao nível de injúria foram maiores nas espécies de *Idarnes* (Tabela 2). Não houve diferença significativa na extensão média da injúria entre as espécies de *Idarnes* [$F_{2,220}=0,395$; $P=0,674$ – excluindo a observação de Hamilton (1979)]. *Pegoscapus* sp. foi excluída nesta análise em função do nível de injúria claramente menor, sendo que sua inclusão prévia no modelo confirmou o resultado esperado, mas diminuiu o desempenho da análise em função do grande número de zeros nos dados, uma vez que a ocorrência de injúrias nesta espécie foi esporádica em relação ao tamanho amostral.

A frequência de indivíduos com injúrias ou injúrias severas foi significativamente menor em *Pegoscapus* sp. [dois casos de injúrias severas (valores 8 e 9) entre os 936 indivíduos observados], não havendo diferenças significativas entre as espécies de *Idarnes* (Tabelas 2 e 3).

Pouco mais de três quartos das injúrias observadas em *Pegoscapus* sp. ocorreram nas tíbias, fêmures e coxas das pernas medianas dos insetos, enquanto que, em *Idarnes*, mais de 70% das injúrias foram contusões pequenas ou ocorreram nas antenas e nos tarsos (Tabela 4).

Tabela 3. Resultados das análises de modelos lineares generalizados usados para explicar a frequência de indivíduos com injúrias e com injúrias severas entre espécies. Note que os modelos foram significativos com a inclusão de *Pegoscapus* sp. independente das demais espécies. Tamanho amostral (número de sicônios) por espécie, ver tabela 2.

| Espécies incluídas | Injúrias | | | | Injúrias severas | | | |
|---|----------|----------|------|-------------------|------------------|----------|------|-------------------|
| | R^2_L | χ^2 | g.l. | Prob. | R^2_L | χ^2 | g.l. | Prob. |
| <i>Idarnes</i> sp1, sp2 e sp3 | 0,003 | 1,1 | 2 | 0,577 | 0,034 | 4,5 | 2 | 0,107 |
| <i>Pegoscapus</i> , <i>Idarnes</i> sp1, sp2 e sp3 | 0,632 | 823,5 | 3 | <10 ⁻⁴ | 0,202 | 34,9 | 3 | <10 ⁻⁴ |
| <i>Pegoscapus</i> , <i>Idarnes</i> sp2 e sp3 | 0,681 | 662,6 | 2 | <10 ⁻⁴ | 0,243 | 34,7 | 2 | <10 ⁻⁴ |
| <i>Pegoscapus</i> , <i>Idarnes</i> sp1 e sp3 | 0,660 | 795,4 | 2 | <10 ⁻⁴ | 0,204 | 26,2 | 2 | <10 ⁻⁴ |
| <i>Pegoscapus</i> , <i>Idarnes</i> sp1 e sp2 | 0,680 | 620,6 | 2 | <10 ⁻⁴ | 0,250 | 25,8 | 2 | <10 ⁻⁴ |

Extensão média da injúria por sicônio

A extensão média da injúria por sicônio foi positivamente relacionada com o número de fêmeas e machos co-específicos em *Idarnes* sp1, enquanto que em *Idarnes* sp2 foi negativamente relacionada com a largura média da cápsula cefálica. Em *Idarnes* sp3 a extensão média da injúria foi negativamente relacionada com o volume do sicônio e positivamente correlacionada ao número de machos co-específicos (Tabela 5).

Tabela 4. Número e porcentagem de ocorrência de cada tipo de injúria observada em indivíduos das três espécies de *Idarnes* e em *Pegoscapus* sp. amostrados em *F. eximia*. O ponto de interrogação (?) indica que não foi registrado em que par de perna a injúria ocorreu. .

| Espécie | Local/ tipo da injúria | Nº de ocorrências | % de ocorrências |
|-----------------------------------|-----------------------------------|-------------------|------------------|
| <i>Idarnes</i> sp1 | Antena | 118 | 21,9 |
| | Tarso mediano | 104 | 19,3 |
| | Tarso anterior | 94 | 17,5 |
| | Contusão pequena | 84 | 15,6 |
| | Tarso posterior | 70 | 13,0 |
| | Contusão grande | 11 | 2,0 |
| | Tíbia mediana | 8 | 1,5 |
| | Coxa mediana | 7 | 1,3 |
| | Coxa posterior | 7 | 1,3 |
| | Coxa anterior | 5 | 0,9 |
| | Fêmur anterior | 5 | 0,9 |
| | Tíbia anterior | 5 | 0,9 |
| | Fêmur mediano | 4 | 0,7 |
| | Decepado | 4 | 0,7 |
| | Cabeça danificada | 2 | 0,4 |
| | Fêmur posterior | 2 | 0,4 |
| | Tíbia posterior | 2 | 0,4 |
| | Tórax cortado ao meio | 2 | 0,4 |
| | Cabeça danificada | 1 | 0,2 |
| | Contusão com corte | 1 | 0,2 |
| Gáster danificado sem evisceração | 1 | 0,2 | |
| Tarso? | 1 | 0,2 | |
| <i>Idarnes</i> sp2 | Antena | 31 | 29,8 |
| | Tarso anterior | 16 | 15,4 |
| | Tarso posterior | 16 | 15,4 |
| | Tarso mediano | 13 | 12,5 |
| | Coxa anterior | 3 | 2,9 |
| | Coxa mediana | 3 | 2,9 |
| | Decepado | 3 | 2,9 |
| | Tórax cortado ao meio | 3 | 2,9 |
| | Cabeça danificada | 2 | 1,9 |
| | Coxa posterior | 2 | 1,9 |
| | Gáster amputado | 2 | 1,9 |
| | Gáster danificado sem evisceração | 2 | 1,9 |
| | Tíbia anterior | 2 | 1,9 |
| | Tíbia posterior | 2 | 1,9 |

(continua)

Tabela 4. (continuação)

| Espécie | Local/ tipo da injúria | Nº de ocorrências | % de ocorrências |
|-----------------------------------|------------------------|-------------------|------------------|
| <i>Idarnes</i> sp2 | Fêmur anterior | 1 | 1,0 |
| | Fêmur mediano | 1 | 1,0 |
| | Gáster danificado | 1 | 1,0 |
| | Tíbia mediana | 1 | 1,0 |
| <i>Idarnes</i> sp3 | Antena | 121 | 21,5 |
| | Tarso mediano | 96 | 17,1 |
| | Tarso anterior | 89 | 15,8 |
| | Tarso posterior | 85 | 15,1 |
| | Contusão pequena | 71 | 12,6 |
| | Fêmur mediano | 15 | 2,7 |
| | Fêmur posterior | 12 | 2,1 |
| | Coxa mediana | 10 | 1,8 |
| | Tíbia mediana | 10 | 1,8 |
| | Fêmur anterior | 9 | 1,6 |
| | Decegado | 8 | 1,4 |
| | Tíbia anterior | 7 | 1,2 |
| | Coxa posterior | 6 | 1,1 |
| | Cabeça danificada | 4 | 0,7 |
| | Coxa anterior | 4 | 0,7 |
| | Contusão grande | 3 | 0,5 |
| | Tíbia posterior | 3 | 0,5 |
| | Tórax cortado ao meio | 3 | 0,5 |
| | Contusão com corte | 2 | 0,4 |
| | Gáster danificado | 2 | 0,4 |
| Gáster amputado | 1 | 0,2 | |
| Gáster danificado sem evisceração | 1 | 0,2 | |
| <i>Pegoscapus</i> sp. | Coxa mediana | 8 | 36,4 |
| | Tíbia mediana | 6 | 27,3 |
| | Fêmur mediana | 3 | 13,6 |
| | Tarso ? | 2 | 9,1 |
| | Fêmur ? | 1 | 4,5 |
| | Fêmur posterior | 1 | 4,5 |
| | Tarso mediana | 1 | 4,5 |

Tabela 5. Resultado dos modelos lineares utilizado para explicar a extensão média da injúria por sicônio em três espécies de vespas não-polinizadoras de *F. eximia* (*Idarnes* sp1: R^2 ajustado=0,22; $F_{2,66}=10,6$; $P<10^{-3}$; *Idarnes* sp2: $R^2=0,448$; $F_{2,25}=10,14$; $P<10^{-3}$; *Idarnes* sp3: R^2 ajustado=0,067; $F_{2,103}=4,784$; $P=0,01$).

| Variáveis | <i>Idarnes</i> sp1 (n=69) | | | <i>Idarnes</i> sp2 (n=28) | | | <i>Idarnes</i> sp3 (n=106) | | |
|------------------|---------------------------|-------|------------|---------------------------|--------|------------|----------------------------|--------|------------|
| | Coefficiente padronizado | t | P | Coefficiente padronizado | t | Prob. | Coefficiente padronizado | t | Prob. |
| Constante | 0,000 | 9,224 | $<10^{-4}$ | 0,000 | 6,451 | $<10^{-4}$ | | 11,816 | $<10^{-4}$ |
| Volume | | | NS | | | NS | -0,214 | -2,272 | 0,0252 |
| N. de fêmeas | 0,206 | 1,995 | 0,0502 | | | NS | | | NS |
| N. de machos | 0,280 | 3,263 | 0,0017 | | | NS | 0,124 | 2,138 | 0,0349 |
| Cápsula cefálica | | | NS | -0,709 | -4,074 | 0,0004 | | | NS |

Frequência de injúria por sicônio

A frequência de machos com injúrias foi negativamente relacionada com o volume do sicônio e positivamente relacionada com o número de fêmeas co-específicas em *Idarnes* sp1, enquanto que em *Idarnes* sp2 foi positivamente relacionada com o número de machos co-específicos. Em *Idarnes* sp3 a frequência de machos com injúrias foi negativamente relacionada com o volume do sicônio e positivamente relacionada com o número de machos e com a largura média da cápsula cefálica destes machos (Tabela 6).

Tabela 6. Resultado dos modelos lineares generalizados utilizado para explicar a frequência de machos com injúria por sicônio em três espécies de vespas não-polinizadoras de *F. eximia* (*Idarnes* sp1: $R^2_L=0,245$; $\chi^2_2=41,3$; $P<10^{-8}$; *Idarnes* sp2: $R^2_L=0,112$; $\chi^2_1=7,917$; $P=0,005$; *Idarnes* sp3: $R^2_L=0,148$; $\chi^2_3=23,629$; $P<10^{-4}$).

| Variáveis | <i>Idarnes</i> sp1 (n=68) | | | | <i>Idarnes</i> sp2 (n=47) | | | | <i>Idarnes</i> sp3 (n=92) | | | |
|------------------|---------------------------|------|----------|------------|---------------------------|------|----------|-------|---------------------------|------|----------|------------|
| | Coef. | g.l. | χ^2 | Prob. | Coef. | g.l. | χ^2 | P | Coef. | g.l. | χ^2 | Prob. |
| Volume | -0,96 | 2 | 26,23 | $<10^{-5}$ | | | | NS | -1,41 | 2 | 20,00 | $<10^{-4}$ |
| N. de fêmeas | 0,02 | 1 | 6,11 | 0,013 | | | | NS | | | | NS |
| N. de machos | | | | NS | 0,08 | 1 | 7,91 | 0,005 | 0,06 | 1 | 18,24 | $<10^{-4}$ |
| Cápsula cefálica | | | | NS | | | | NS | 5,92 | 15 | 34,26 | 0,003 |

Frequência de injúria severa por sicônio

A frequência de injúrias severas não foi significativamente relacionada com as variáveis estudadas em *Idarnes* sp1 ($\chi^2_4=2,33$; $P=0,676$; $n=69$ sicônios) e *Idarnes* sp3 ($\chi^2_4=2,79$; $P=0,593$; $n=107$ sicônios) e foi relacionada positivamente com o volume do sicônio em *Idarnes* sp2 ($\chi^2_1=9,73$; $P=0,002$; $n=47$ sicônios).

Morfometria dos machos *Idarnes*

Nas três espécies estudadas, os machos apresentaram uma grande variação de tamanhos. Em *Idarnes* sp3 observou-se dois morfos qualitativamente diferentes relacionados ao tamanho: morfo a, maiores e mais robustos que morfo b (ver capítulo 1). Nas outras duas espécies as diferenças morfológicas entre tamanhos foram menos marcantes.

A relação entre largura da cápsula cefálica e comprimento da mandíbula, de modo geral, apresentou um aspecto sigmoidal (Figura 1). Nas três espécies de *Idarnes* foram observadas alometrias positivas entre o comprimento da mandíbula e a largura da cápsula cefálica, com coeficientes alométricos significativamente maiores que 1 (*Idarnes* sp1: $b=2,439$; $t_{371}=25,52$; $P<10^{-4}$. *Idarnes* sp2: $b=2,146$; $t_{61}=9,91$; $P<10^{-4}$. *Idarnes* sp3: $b=2,245$; $t_{482}=24,39$; $P<10^{-4}$). O coeficiente alométrico não foi constante em *Idarnes* sp3, com o termo quadrático significativo ($t_{478}=12,06$; $P<10^{-4}$). Nas demais espécies, as relações entre o logaritmo natural da largura da cápsula cefálica e o logaritmo natural do comprimento da mandíbula não apresentaram o termo quadrático significativo [*Idarnes* sp1 ($t_{478}=0,64$; $P=0,5205$) e *Idarnes* sp2 ($t_{478}=-0,75$; $P=0,4553$)].

Em *Idarnes* sp3, a largura de cápsula cefálica de 0,325mm dividiu a relação, maximizando o valor de R^2 ajustado (0,866). Esta divisão correspondeu aproximadamente à classificação prévia em morfos a e b, atribuída subjetivamente (Figura 1). O modelo (3) detectou descontinuidade entre os possíveis morfos ($t_{478}=3,38$; $P=0,0008$). O modelo (4) detectou inclinações significativamente diferentes ($t_{478}=12,05$; $P<10^{-4}$) antes e depois do ponto de divisão, com valores \pm erro padrão de $0,1981\pm 0,067$ e $1,2567\pm 0,03$, respectivamente.

Os testes formais (Zar, 1996) apresentaram resultados semelhantes aos obtidos pelos modelos (3) e (4), detectando descontinuidade no ponto de divisão ($t_{478}=-5,96$; $P<10^{-4}$) e inclinações diferentes ($F_{1,478}=136,54$; $P<10^{-4}$). Porém, estes resultados devem ser interpretados

com cautela e questionados pelo menos em relação à descontinuidade detectada. Visualmente, não houve nenhum indício de descontinuidade (Figura 1) e a diferença dos valores ajustados de comprimento de mandíbula no ponto de divisão foi de 0,016mm, menor que a exatidão de 0,025mm da ocular micrométrica utilizada para realizar as medições. O grande tamanho amostral (96 observações antes e 380 depois do ponto de divisão) em relação à magnitude da soma dos quadrados dos resíduos gerou um erro padrão das diferenças do tamanho de mandíbula muito baixo (0,0028), detectando diferenças significativas, porém, sem significado biológico.

Em *Idarnes* sp1 e sp2, o tamanho dos machos, estimado pela largura da cápsula cefálica, foi negativamente relacionado com o número de machos no sicônio e com a razão sexual da prole de *Pegoscapus* sp. Em *Idarnes* sp2, o tamanho dos machos foi ainda negativamente relacionado com o número de aquênios no sicônio. Em *Idarnes* sp3 o tamanho dos machos foi positivamente relacionado com o volume e o número de aquênios do sicônio, e negativamente relacionado com o número de machos e o número vespas não-polinizadoras exceto *Idarnes* sp1-sp3 (Restantes) (Tabela 7).

Tabela 7. Resultado dos modelos lineares utilizados para explicar a largura da cápsula cefálica em três espécies de vespas não-polinizadoras de *F. eximia* (*Idarnes* sp1: R^2 ajustado=0,333; $F_{2,66}=17,95$; $P<10^{-6}$; *Idarnes* sp2: $R^2=0,422$; $F_{3,24}=7,561$; $P<10^{-3}$; *Idarnes* sp3: R^2 ajustado=0,436; $F_{4,87}=18,6$; $P<10^{-10}$). RS = razão sexual e “Restantes”= número de vespas não-polinizadoras exceto *Idarnes* sp1-sp3.

| Variáveis | <i>Idarnes</i> sp1 (n=69) | | | <i>Idarnes</i> sp2 (n=28) | | | <i>Idarnes</i> sp3 (n=92) | | |
|--------------------------|---------------------------|----------|------------|---------------------------|----------|------------|---------------------------|----------|------------|
| | Coefficiente padronizado | <i>t</i> | Prob | Coefficiente padronizado | <i>t</i> | Prob | Coefficiente padronizado | <i>t</i> | Prob |
| Constante | 0,000 | 51,029 | $<10^{-4}$ | 0,000 | 12,994 | $<10^{-4}$ | 0,000 | 23,437 | $<10^{-4}$ |
| Volume | | | NS | | | NS | 0,245 | 3,295 | 0,001 |
| Aquênio | | | NS | -0,673 | -3,157 | 0,004 | 0,155 | 1,889 | 0,062 |
| RS (<i>Pegoscapus</i>) | -0,236 | -3,212 | 0,002 | -0,589 | -3,143 | 0,004 | | | NS |
| N. de machos | -0,305 | -4,920 | $<10^{-4}$ | -0,377 | -4,603 | $<10^{-3}$ | -0,182 | -3,985 | $<10^{-3}$ |
| Restantes | | | NS | | | NS | -0,163 | -2,153 | 0,034 |

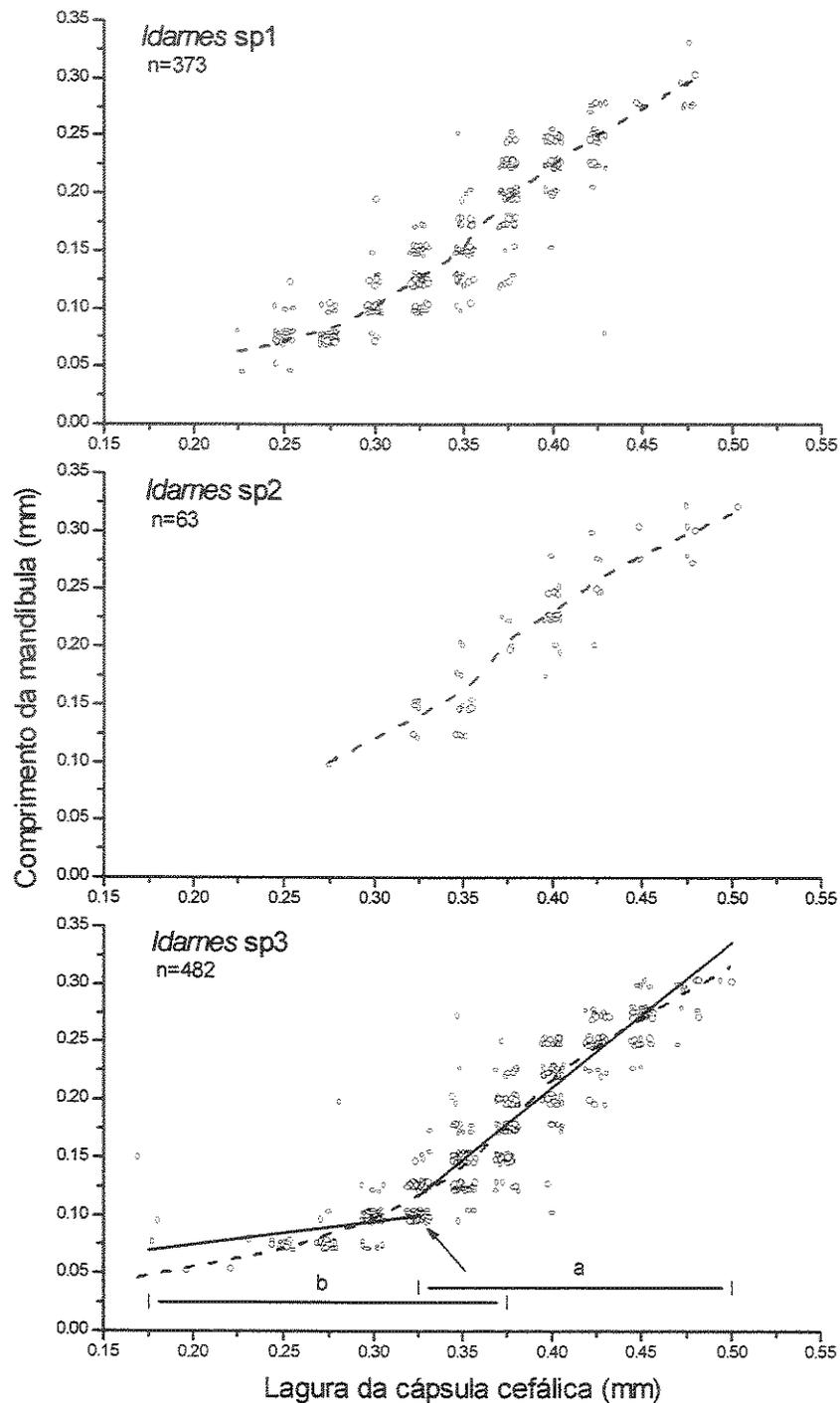


Figura 1. Relação entre a largura da cápsula cefálica e o comprimento de mandíbula em três espécies de *Idarnes*. As linhas tracejadas representam a tendência geral ajustada por regressão local (loess) (Cleveland & Devlin, 1988). As linhas contínuas indicam as curvas ajustadas em cada lado do ponto de divisão (indicado pela seta). As barras horizontais indicam a amplitude total de medidas dos morfos grande (a) e pequeno (b). Foi acrescentado um pequeno ruído aos pontos para melhorar a visualização. n: número de machos avaliados.

Discussão

Os níveis de injúrias consistentemente mais elevados nas três espécies de *Idarnes*, quando comparado a *Pegoscapus* sp., sugerem que disputas agressivas entre machos fazem parte da estratégia de acasalamento destas espécies, como relatado anteriormente por Hamilton (1979) em *Idarnes*, e em outras espécies não polinizadoras (Murray, 1987; 1989; 1990; West et al., 2001; Bean & Cook, 2001). Porém, estes mesmos níveis de injúrias foram menores que os relatados em outras espécies não-polinizadoras com machos ápteros da Austrália e do Velho Mundo (Murray, 1989; Bean & Cook, 2001), principalmente pertencentes à subfamília Sycoryctinae (Berg & Wiebes, 1992). Em espécies com abundâncias similares às três espécies de *Idarnes* estudadas, Murray (1989) observou valores de extensão média de injúria quatro a cinco vezes superiores aos observados em *Idarnes* spp. Bean & Cook (2001) relataram frequência de 25% de injúrias severas nos machos de *Sycoscapter australis*, muito superior às frequências de 1,2 a 5,5% observadas em *Idarnes* spp. (Tabela 2). Mesmo o caso extremo apresentado por Hamilton (1979) (Tabela 2) corresponde a uma extensão média de injúria apenas duas vezes maior e frequências de injúrias e injúrias severas compatíveis com as três espécies estudadas, reforçando os indícios de menor nível de injúrias em *Idarnes*.

O comportamento de avaliação de força em *Idarnes*, no qual os machos se ameaçam sem travarem luta (Capítulo 4), pode estar relacionado com o menor nível de injúrias observado. Espera-se que fatores que amenizem o custo de uma luta, como a avaliação de força, evoluam quando houver algum valor futuro em termos de recurso disputado (Maynard Smith & Parker, 1976). Em *Idarnes*, machos menores que desistissem da luta após a avaliação de força teriam chances futuras de acasalar fêmeas localizadas em galhas menos acessíveis a machos maiores (galhas nas camadas mais profundas) ou de acasalar enquanto outros machos estivessem envolvidos em atividades mais demoradas como, por exemplo, abrir galhas de fêmeas (Capítulo 4).

Outro fator relacionado ao menor nível de injúrias e que não exclui o anterior seria se machos *Idarnes* realmente lutassem com violência, mas com investidas que não causassem injúrias visíveis capazes de serem quantificadas. De fato, nenhuma das lutas observada em *Idarnes* (Capítulo 4) resultou em injúrias quantificáveis. Investidas fatais poderiam ocorrer se houvesse ataque preciso a regiões vitais do rival ou, como sugerido por Hamilton (1979), se os machos possuíssem algum tipo de veneno injetado durante a mordida. Estas duas hipóteses fazem

sentido, uma vez que machos *Idarnes* mordidos uma única vez na região do tórax ou do propodeo rapidamente se tornaram moribundos (Capítulo 4).

A predominância das injúrias localizadas nas pernas medianas [marcadamente menos desenvolvidas que as demais (Hamilton, 1979)] em *Pegoscapus* em comparação à ocorrência de injúrias nas antenas e tarsos em *Idarnes*, estruturas supostamente mais vulneráveis durante um combate, sugere que as injúrias em *Pegoscapus* sp. foram acidentais, possivelmente pela movimentação do sicônio dentro do frasco de coleta. A maior parte dos machos *Pegoscapus* avaliados estava fora do sicônio, enquanto que os machos *Idarnes* permaneceram dentro do sicônio e, portanto, não sujeitos a este tipo de dano acidental. Desta forma, os dados indicam uma ausência de agressividade em machos de *Pegoscapus* sp., como já observado em vespas polinizadoras (Hamilton, 1979; Murray, 1989; 1990). Porém, a ocorrência de agressividade em algumas espécies polinizadoras de *Ficus* foi descrita por Greef et al. (em preparação). A potencial agressividade em espécies polinizadoras pode ser identificada por características morfológicas dos machos, entre outras, cabeça grande, escapo antenal longo, perna alongadas, pronoto mais largo que longo e mesonoto, metanoto e propodeo fortemente fundidos. *Pegoscapus* sp. aqui estudada não apresentou estas características, apoiando a ausência de agressividade, indicada pelo baixo nível de injúrias.

Nas três espécies de *Idarnes* estudadas, a razão sexual da prole (considerada como estimativa do nível de parentesco) não foi importante para explicar o custo total de encontros agressivos, representado pela extensão média da injúria (Murray, 1987) e as frequências de machos com injúrias ou injúrias severas por sicônio, corroborando um estudo comparativo entre espécies de vespas de figo (West et al., 2001). Vários estudos teóricos questionam que o aumento no nível de parentesco entre indivíduos favorece em populações viscosas (ou seja, com pouca dispersão) a evolução de altruísmo e menor agressividade (Hamilton, 1963; 1964), uma vez que, em populações com dispersão limitada, os mesmos fatores que favorecem o aumento do nível de parentesco também contribuem para o aumento da competição entre indivíduos aparentados, anulando o benefício do altruísmo selecionado por parentesco (Wilson et al., 1992; Taylor, 1992; Queller, 1992; 1994; West et al., 2002; Griffin & West, 2002).

Por outro lado, a extensão média e a frequência de injúrias nos machos *Idarnes* relacionaram-se com variáveis associadas às taxas de encontros dos indivíduos, apoiando a teoria de competição direta (Murray & Gerrard, 1985) e corroborando as observações de Murray (1987) em *Philotrypesis pilosa*. A extensão média da injúria foi negativamente relacionada com o

volume do sicônio (*Idarnes* sp3) e positivamente relacionada com o número de machos co-específicos (*Idarnes* sp1 e sp3). A interpretação seria que em sicônios menores a chance de machos rivais se encontrarem aumentaria e a maior densidade de machos aumentaria ao mesmo tempo a competição por recursos (fêmeas) e a taxa de encontros entre machos. Resultados menos esperados foram as relações de extensão de injúria positiva com o número de fêmeas co-específicas em *Idarnes* sp1 e negativa com a largura da cápsula cefálica em *Idarnes* sp2. Porém, estes resultados não estão completamente em desacordo com a teoria de competição direta, uma vez que a relação positiva com o número de fêmeas pode ser reflexo indireto da relação com o número de machos, dado que estas duas variáveis são correlacionadas em *Idarnes* sp1 ($r_{67}=0,516$; $P<10^{-4}$). A menor extensão de injúria em machos maiores de *Idarnes* sp2 pode ser reflexo da menor abundância desta espécie. Em densidades baixas, a teoria prediz que as lutas seriam menos freqüentes, porém, mais custosas e com maior risco de injúrias (Murray & Gerrard, 1985). Assim, esta relação indicaria que machos maiores estariam sofrendo menos injúrias em possíveis situações de lutas intensas.

De modo geral, a freqüência de encontros agressivos com injúrias apresentou padrão semelhante ao custo total dos encontros agressivos. Sicônios menores (*Idarnes* sp1 sp3), com maior número de machos (*Idarnes* sp2 e sp3), com machos maiores (*Idarnes* sp3) e com maior número de fêmeas (*Idarnes* sp1), apresentaram maiores freqüências de machos com injúrias. Não é possível afirmar se a importância das variáveis em cada espécie reflete diferenças reais ou se está relacionada a efeitos amostrais em função dos diferentes tamanhos amostrais. A última hipótese é mais provável uma vez que não foram observadas diferenças marcantes no comportamento (Capítulo 4) e no tipo de injúrias quantificados nestas espécies (Tabela 4). Além do mais, os padrões foram mais constantes na espécie com maior tamanho amostral, *Idarnes* sp3.

A freqüência de injúrias severas apresentou os padrões mais discrepantes do esperado pela teoria de competição direta, não apresentando relações significativas com as variáveis relacionadas à competição por acasalamentos (Murray, 1987; Bean & Cook, 2001). A única relação significativa observada foi a positiva com o tamanho do sicônio em *Idarnes* sp2, que poderia ser explicada de forma um pouco especulativa, pela associação da baixa densidade de indivíduos desta espécie e dos tamanhos maiores de sicônios, gerando uma situação propícia para lutas pouco freqüentes, mas com alto risco de injúrias severas (Murray & Gerrard, 1985). A falta de correlação às variáveis estudadas pode ser reflexo da estratégia adotada por estas espécies durante a fase de acasalamento. O custo de um encontro agressivo em vespas de figo parece ser

alto, uma vez que a chance de sofrer injúrias severas aumenta com a duração da luta (Murray, 1987; Capítulo 4). Desta forma, as condições experimentadas por estas espécies podem favorecer o surgimento de estratégias complexas de disputa que resultem em menor número de injúrias quantificáveis. O ataque mortal com mordida precisa ou a utilização de veneno (Hamilton, 1979) aumentaria a capacidade destes indivíduos em vencer um combate em pouco tempo de luta, mas poderia favorecer comportamentos, como a avaliação de força, que aumentassem a chance de sobrevivência em encontros agressivos.

A alometria positiva detectada entre o comprimento de mandíbula e a largura da cápsula cefálica nas três espécies de *Idarnes* pode ser fruto de seleção para maior tamanho de mandíbula, favorecendo machos maiores em encontros agressivos (Greeff & Ferguson, 1999; Bean & Cook, 2001). De fato, maiores frequências de injúrias ocorreram em sicônios com machos em média maiores de *Idarnes* sp3, sugerindo uma maior capacidade de causarem injúrias nos adversários. A análise morfométrica detectou, em *Idarnes* sp3, dois morfos que corresponderam à divisão prévia atribuída subjetivamente (morfos *a* para machos maiores e *b* para os menores). A alometria positiva do tamanho da mandíbula em relação ao tamanho da cabeça foi significativamente menor nos machos pequenos, apoiando a suposição de que machos menores utilizam diferentes estratégias de acasalamento. Acredita-se que machos pequenos são melhor adaptados à busca de acasalamentos em galhas profundas, menos acessíveis aos machos maiores (Murray, 1990). Porém, a alometria entre os tamanhos de mandíbula e cápsula cefálica pode ser causada por restrição de tamanho, sendo a mudança das proporções morfométricas necessária para o funcionamento da estrutura (mandíbula neste caso) nos diferentes tamanhos (Gould, 1966). Para emergirem quando atingem a fase adulta, os machos *Idarnes* utilizam as mandíbulas para abrirem suas galhas. As mandíbulas são utilizadas também no acasalamento para abrir galhas contendo fêmeas. Desta forma, mandíbulas proporcionalmente menores em machos pequenos devem ser necessárias ao desempenho adequado destas funções, uma vez que machos pequenos poderiam não possuir força suficiente para movimentar adequadamente as mandíbulas se a proporção de tamanho observada nos indivíduos maiores fosse mantida. Assim, mesmo considerando a pressão seletiva para maior tamanho de mandíbula relacionado a disputas agressivas, os machos menores, em função das restrições de tamanho, adotariam comportamento menos agressivo e de busca de acasalamentos em galhas profundas, em oposição à hipótese de que a vantagem associada a este comportamento levaria à seleção de machos e mandíbulas menores.

A variação de tamanho dos machos nas três espécies parece estar relacionada com a qualidade dos recursos disponíveis para o desenvolvimento dos insetos. Em todas as espécies, sicônios com maiores densidades de machos *Idarnes* apresentaram indivíduos menores em média, possivelmente pela utilização de recursos de menor qualidade. Machos pequenos de *Idarnes* do grupo *carne* foram observados se desenvolvendo em aquênios (R.A.S. Pereira & S.P. Teixeira, dados não publicados) em situações de alta infestação de espécies não-polinizadoras. Estas espécies do grupo *carne* colonizam os sicônios posteriormente às polinizadoras (dados não publicados) e a utilização de aquênios para oviposição sugere que recursos de melhor qualidade em altas infestações são limitados. Outros indícios que sugerem a relação do tamanho com a disponibilidade de recurso foram: (1) as relações positivas com volume e número de aquênios do sicônio em *Idarnes* sp3 – sicônios maiores e com maior número de aquênios podem indicar inflorescências melhor polinizadas e com maiores disponibilidade e qualidade de recursos; (2) a relação negativa com a abundância de vespas não-polinizadoras não-*Idarnes* (restantes). Dentre estas espécies, existem algumas que se desenvolvem em galhas grandes, possivelmente drenando recursos do sicônio (West et al., 1996); (3) a relação negativa com a razão sexual da prole da espécie polinizadora em *Idarnes* sp1 e sp2 (grupo *carne*). Estas espécies são possivelmente cleptoparasitas e apresentam forte relação negativa com a abundância de fêmeas *Pegoscapus* sp., mas não são significativamente associadas aos machos (Capítulo 3). Assim, esta relação negativa de tamanho médio dos machos e razão sexual representaria a distorção na proporção de machos de *Pegoscapus* sp. em função do alto nível de infestação por estas espécies; e (4) a relação negativa com o número de aquênios em *Idarnes* sp2. Novamente pode ser efeito indireto da alta infestação, indicando que as fêmeas poderiam estar ovipositando em aquênios na ausência de locais mais adequados (galhas de polinizadoras) para o desenvolvimento das larvas.

Uma hipótese alternativa, relacionada a um maior valor adaptativo, seria o controle materno sobre os tamanhos dos machos na prole. Para tanto, as fêmeas deveriam possuir algum mecanismo fisiológico que determinasse se um ovo resultaria em um macho grande ou pequeno, de acordo com o nível de CLA no sicônio. Neste caso, uma correlação de tamanho médio dos machos e razão sexual da prole seria esperada, uma vez que esta última é relacionada com o nível de CLA. Porém, tal correlação não foi observada nas espécies de *Idarnes* estudadas, sugerindo que esta hipótese é pouco provável.

Uma questão que surge é por quê o comportamento agressivo não evoluiu na espécie polinizadora de *F. eximia* (*Pegoscapus* sp.) e em outras espécies (Murray, 1989; 1990; Zammit &

Schwarz, 2000), uma vez que o benefício da menor agressividade é anulado pela intensa competição entre os indivíduos aparentados (West et al., 2001). Na espécie polinizadora, em função da menor razão sexual, machos que monopolizassem o maior número de fêmeas por meio de comportamento agressivo teriam maior sucesso reprodutivo (Hamilton, 1979). Porém, em algumas espécies polinizadoras, a competição por acasalamentos parece ter seguido caminhos menos agressivos que em espécies não-polinizadoras. As maiores densidades de machos nestas espécies originam forte competição de espermatozóides, favorecendo especializações morfológicas (gáster telescópico e grande produção de esperma) e comportamentos que permitam aos machos acasalam repetidamente, competindo de forma indireta (Murray, 1989; 1990).

É importante salientar em qual nível o comportamento agressivo está sendo analisado. No nível intra-específico, os dados apresentados sugerem que a intensidade de injúrias está relacionada com a taxa em que os machos se encontram no sicônio e com suas capacidades de causar injúrias aos adversários (pelo menos em *Idarnes* sp3). Entre espécies, a intensidade da agressividade está negativamente relacionada com a oportunidade futura de acasalamento, representada pela média do número de fêmeas da espécie por sicônio (West et al., 2001).

Em resumo, os dados apresentados sugerem que a intensidade das lutas entre machos durante a fase de acasalamento em *Idarnes* é influenciada por características peculiares destas espécies (comportamento de avaliação de força, por exemplo), levando a resultados bem distintos dos observados em outras espécies. Assim, a generalização de resultados de níveis de injúrias relacionados a encontros agressivos deve ser feita com cautela.

Literatura citada

- Alcock, J. 1998. *Animal Behavior*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Massachusetts.
- Bean, D. & Cook, J. M. 2001. Male mating tactics and lethal combat in the nonpollinating fig wasp *Sycoscapter australis*. *Anim. Behav.* **62**: 535-542.
- Belsley, D. A. 1991. *Conditioning diagnostics: Collinearity and weak data in regression*. A Wiley-Interscience Publication, USA.
- Berg, C. C. & Wiebes, J. T. 1992. *African fig trees and fig wasps*. Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Amsterdam.
- Boucek, Z. 1993. The genera of chalcidoid wasps from *Ficus* fruit in the New World. *J. Nat. Hist.* **27**: 173-217.
- Bronstein, J. L. 1992. Seed predator as mutualists: Ecology and evolution of the fig pollinator interaction, p. 1-43. In: Bernays, E. (ed.), *Insect-Plant Interaction*. CRC Press, Boca Raton.
- Brown, W. D.; Crespi, B. J. & Choe, J. C. 1997. Sexual conflict and the evolution of mating systems, p. 352-377. In: Choe, J. C. & B. J. Crespi (eds.), *The evolution of mating systems in insects and arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Cleveland, W. S. & Devlin, S. J. 1988. Locally weighted Regression: An Approach to Regression Analysis by Local Fitting. *J. Am. Statist. Assoc.* **83**: 596-610.
- Cook, J. M.; Compton, S. G.; Herre, E. A. & West, S. A. 1997. Alternative mating tactics and extreme male dimorphism in fig wasps. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **264**: 747-754.
- Crawley, M. J. 1993. *GLIM for ecologists*. Blackwell Scientific, Oxford.
- Eberhard, W. G. & Gutiérrez, E. E. 1991. Male dimorphisms in beetles and earwings and the question of developmental constraints. *Evolution* **45**: 18-28.
- Enquist, M. & Leimar, O. 1990. The evolution of fatal fighting. *Anim. Behav.* **39**: 1-9.
- Galil, J. 1977. Fig biology. *Endeavour* **1**: 52-56.
- Gordh, G. 1975. The comparative external morphology and systematics of the neotropical parasitic fig wasp genus *Idarnes* (Hymenoptera: Torymidae). *Univ. Kans. Sci. Bull.* **50**: 389-455.
- Gould, S. J. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol. Rev.* **41**: 587-640.
- Greeff, J. M. & Ferguson, J. W. H. 1999. Mating ecology of the nonpollinating fig wasps of *Ficus ingens*. *Anim. Behav.* **57**: 215-222.
- Greeff, J. M.; van Noort, S.; Rasplus, J. Y. & Kjellberg, F. Hamilton rules: fighting and dispersal in pollinating fig-wasp males. (manuscrito não submetido)

- Griffin, A. S. & West, S. A. 2002. Kin selection: fact and fiction. *Trends Ecol. & Evol.* **17**: 15-21.
- Hamilton, W. D. 1963. The evolution of the altruistic behaviour. *Am. Nat.* **97**: 354-356.
- Hamilton, W. D. 1964. The genetical evolution of social behaviour, I & II. *J. Theor. Biol.* **7**: 1-52.
- Hamilton, W. D. 1967. Extraordinary sex ratios. *Science* **156**: 477-488.
- Hamilton, W. D. 1979. Wingless and fighting males in fig wasps and other insects, p. 167-220. *In*: Blum, M. S. & N. A. Blum (eds.), *Sexual selection and reproductive competition in insects*. Academic Press, London.
- Hardy, I. C. W. & Mayhew, P. J. 1998. Partial local mating and the sex ratio: indirect comparative evidence. *Trends Ecol. & Evol.* **13**: 431-432.
- Hosmer, D. W. & Lemeshow, S. 1989. *Applied logistic regression*. A Wiley-interscience publication, New York.
- Maynard Smith, J. & Parker, G. A. 1976. The logic of asymmetric contests. *Anim. Behav.* **24**: 159-175.
- Murray, M. G. 1987. The closed environment of the fig receptacle and its influence on male conflict in the Old World fig wasp, *Philotrypesis pilosa*. *Anim. Behav.* **35** : 488-506.
- Murray, M. G. 1989. Environmental constraints on fighting in flightless male fig wasp. *Anim. Behav.* **38**: 186-193.
- Murray, M. G. 1990. Comparative morphology and mate competition of flightless male fig wasps. *Anim. Behav.* **39**: 434-443.
- Murray, M. G. & Gerrard, R. 1985. Putting the challenge into resource exploration: a model of contest competition. *J. Theor. Biol.* **115**: 367-389.
- Pereira, R. A. S.; Semir, J. & Menezes Jr, A. O. 2000. Pollination and other biotic interactions in figs of *Ficus eximia* Schott (Moraceae). *Rev. Bras. Bot.* **23**: 217-224.
- Queller, D. C. 1992. Does population viscosity promote kin selection? *Trends Ecol. Evol.* **7**: 322-324.
- Queller, D. C. 1994. Genetic relatedness in viscous population. *Evol. Ecol.* **8**: 70-73.
- Taylor, P. D. 1992. Altruism in viscous populations - an inclusive fitness model. *Evol. Ecol.* **6**: 352-356.
- West, S. A. & Herre, E. A. 1998. Partial local mate competition and the sex ratio: a study on non-pollinating fig wasps. *J. Evol. Biol.* **11**: 531-548.
- West, S. A.; Herre, E. A.; Windsor, D. M. & Green, P. R. S. 1996. The ecology and evolution of the New World non-pollinating fig wasp communities. *J. Biogeogr.* **23**: 447-458.

- West, S. A.; Murray, M. G.; Machado, C. A.; Griffin, A. S. & Herre, E. A. 2001. Testing Hamilton's rule with competition between relatives. *Nature* **409**: 510-513.
- West, S. A.; Pen, I. & Griffin, A. S. 2002. Cooperation and competition between relatives. *Science* **296**: 72-75.
- Wilson, D. S.; Pollock, G. B. & Dugatkin, L. A. 1992. Can altruism evolve in purely viscous populations? *Evol. Ecol.* **6**: 331-341.
- Zammit, J. & Schwarz, M. P. 2000. Intersexual sibling interactions and male benevolence in a fig wasp. *Anim. Behav.* **60**: 695-701.
- Zar, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Upper Saddle River.

CONCLUSÕES GERAIS

1. A metodologia de associar machos e fêmeas co-específicos de espécies de *Idarnes* com dimorfismo sexual acentuado mostrou-se viável por ser relativamente simples e barata;
2. Machos ginandromórficos de *Pegoscapus* sp. foram encontrados durante o estudo. Este fenômeno, apesar de raro, possivelmente ocorre em outras espécies de vespas da família Agaonidae, mas não é relatado, pois os indivíduos ginandromórficos são notados apenas com a dissecação das galhas cujos insetos não emergiram.
3. A razão sexual da prole de *Pegoscapus* sp. foi mais elevada em sicônios com maior número de fundadoras, seguindo qualitativamente o esperado pela teoria. Porém, os valores empíricos foram mais desviados em favor das fêmeas que os valores teóricos.
4. A violação de pressupostos teóricos e a imprecisão na estimativa do número de fundadoras em função da re-emergência podem explicar, pelo menos em parte, a falta de ajuste do modelo de predição de razão sexual.
5. Vespas não-polinizadoras interferem na razão sexual da prole de *Pegoscapus* sp., causando possivelmente, maior mortalidade em fêmeas e, conseqüentemente, elevando a proporção de machos na prole.
6. Machos *Idarnes* competem de forma violenta por acasalamentos. Combates mortais foram observados entre machos co-específicos, sendo que, em alguns casos, uma única mordida no tórax ou no propodeo levava o adversário à morte. O risco de morrer durante um combate foi maior em lutas mais longas.
7. Comportamentos de avaliação de força e de refúgio em galhas vazias que possivelmente aumentam a chance de sobrevivência dos indivíduos foram observados em *Idarnes*.
8. Machos maiores geralmente foram vitoriosos em combates e em avaliações de força, sugerindo que o tamanho do macho corresponde à capacidade de luta.
9. Machos *Pegoscapus* sp. não apresentaram agressividade durante a fase de acasalamento.

10. Os níveis de injúrias observados em machos *Idarnes* foram mais baixos que os relatados em outras espécies com machos ápteros. Este menor nível de injúrias pode estar relacionado com o comportamento de avaliação de força, que diminuiria a intensidade das lutas. Outra possibilidade seria se os machos realmente lutassem violentamente, sem que as investidas causassem injúrias quantificáveis pelo método adotado.
11. A razão sexual da prole nas três espécies de *Idarnes* estudadas não foi importante para explicar o nível de injúria, apoiando vários estudos teóricos, que sugerem que a competição entre indivíduos aparentados anula os benefícios do altruísmo selecionado por parentesco.
12. A extensão média e a frequência de injúrias nos machos *Idarnes* relacionaram-se com a taxa de encontro entre os indivíduos, apoiando a teoria de competição direta.
13. A frequência de injúrias severas, de modo geral, apresentou padrões mais discrepantes em relação ao esperado pela teoria de competição direta. Particularidades da história natural das espécies estudadas, como o comportamento de avaliação de força e mordidas fatais, poderiam explicar as diferenças observadas em relação a outras espécies de vespas de figo.
14. A alometria positiva entre o comprimento da mandíbula e a largura da cápsula cefálica das três espécies de *Idarnes* estudadas e a maior frequência de machos com injúrias em sicônios com machos maiores, em média, de *Idarnes* sp3, sugerem que as mandíbulas têm papel importante como arma em encontros agressivos.
15. O tamanho dos machos *Idarnes* parece estar relacionado com a disponibilidade e/ou qualidade de recursos disponíveis para o desenvolvimento dos insetos.
16. Os estudos apresentados mostram que vários fatores podem atuar de forma complexa na competição local por acasalamento nas espécies de vespas de figo estudadas. Particularidades na história natural destas espécies também foram observadas. Assim, generalizações sobre as características da interação *Ficus* – vespas devem ser feitas com muita cautela.

CD-ROM EM ANEXO

Conteúdo

- Introdução Geral da Tese
- Tese em formato PDF
- Vídeos
- Algumas separatas de trabalhos citados*
- Bibliografia sobre biologia reprodutiva de *Ficus*
- Programas necessários para a visualização do CD-Rom
- Bastidores (alguns dos materiais e dos métodos utilizados)

*As referências citadas que apresentam separatas em formato PDF estão sublinhadas no texto.

Requisitos mínimos de sistema

Processador Pentium 100 ou equivalente, 32 Mb de memória Ram e programa navegador para internet instalado, com suporte básico para linguagem Java (Internet Explorer 4, Netscape 4 ou equivalente).

Instruções

Insira o CD na unidade de CD-Rom. A página inicial do CD-Rom deverá abrir automaticamente no programa navegador de internet.

Caso o CD-Rom não inicie automaticamente, visualize o conteúdo do CD pelo gerenciador de arquivos (Windows explorer por exemplo) e localize o arquivo "index.html". Clique duas vezes sobre este arquivo para abri-lo ou abra-o diretamente pelo programa de navegação.