

Margarete Valverde de Macêdo

Ecologia de *Allorhogas dyspistus* Marsh
(Braconidae), um galhador de sementes,
e de seus parasitóides e competidores

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da
Universidade Estadual de Campinas
como requisito parcial para obtenção
do título de Doutor em Ciências Biológicas

Campinas

1997



Margarete Valverde de Macêdo

Ecologia de *Allorhogas dyspistus* Marsh
(Braconidae), um galhador de sementes,
e de seus parasitóides e competidores

o exemplar corresponde à redação final
tese de doutorado (a) candidato a)
Margarete Valverde
de Macêdo
e aprovada pela Comissão de Pós-graduação.
26/11/97
Thomas Michael Lewinsohn

Orientador:
Dr. Thomas Michael Lewinsohn

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da
Universidade Estadual de Campinas
como requisito parcial para obtenção
do título de Doutor em Ciências Biológicas

Campinas

1997



11/11/97

Ficha Catalográfica

15/12
ML19e

Macêdo, Margarete Valverde de

Ecologia de *Allorhogas dyspistus* Marsh (Braconidae), um galhador de sementes, e de seus parasitóides e competidores / Margarete Valverde de Macêdo. -- Campinas, SP: [s.n.], 1997.

105 f. ilus.

Orientador: Thomas Michael Lewinsohn

Tese (Doutorado) - Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

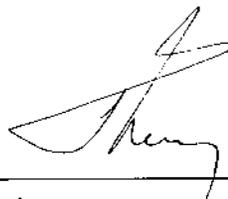
1. Razão sexual. 2. Dimorfismo sexual. 3. Interação inseto-planta. I.

Lewinsohn, Thomas Michael. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

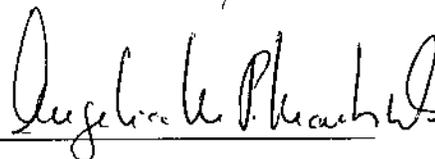
Banca Examinadora

Titulares

Prof. Dr. Thomas Michael Lewinsohn

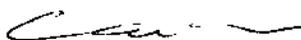


Profa. Dra. Angélica Maria Penteado Dias

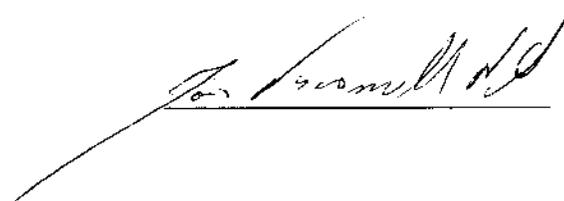


Prof. Dr. Rogério Parentoni Martins

Prof. Dr. Carlos Roberto F. Brandão



Prof. Dr. João Vasconcellos Neto



Suplentes

Profa. Dra. Maria Alice Garcia

Prof. Dr. Arício Xavier Linhares



A meus dois amores
Ricardo e Lara
e a meus pais
Jorge e Tereza

Agradecimentos

Ao Prof. Dr. Thomas Michael Lewinsohn por sua orientação em mais este trabalho.

A Ricardo Ferreira Monteiro, meu marido, pela ajuda, incentivo e companheirismo em mais esta etapa.

A minhas ex ou atuais estagiárias, mas sobretudo amigas, Marina Pimentel, Mariana Silveira, Flavia Nogueira de Sá e Adriana de Almeida, que me ajudaram em muitas fases da realização deste trabalho.

Ao Dr. Rogério Parentoni Martins, presente em quase todos os momentos importantes de minha vida profissional, pela amizade, ajuda e ensinamentos.

Ao Dr. Ricardo Cardoso Vieira, pela confecção das lâminas e discussão dos resultados.

Ao Dr. Paul Marsh pela identificação dos braconídeos e pelas sugestões.

Aos membros da pré-banca, Drs. Carlos Roberto Brandão, Rogério Parentoni Martins e Arício Xavier Linhares, pelas sugestões e críticas.

A todos os estagiários do Laboratório de Ecologia de Insetos (Depto. de Ecologia, UFRJ) pela ajuda e amizade, especialmente Antônio Siqueira Campos e Fernando Ferraz.

Ao Departamento de Ecologia, na pessoa de nossa chefe Déia Maria Ferreira dos Santos, Instituto de Biologia, UFRJ, pelo apoio.

A CAPES pela bolsa concedida, e ao CNPq, FAPERJ e CEPG/UFRJ pelo apoio financeiro.

A minha filha, Lara, que com toda sua inocência compreende e compartilha o amor à natureza. A meus pais, irmãs, cunhados e sobrinhos, sempre me apoiando.

Índice

	Página
1- Introdução	1
1.1- Sementes e seus inimigos naturais	1
1.2- A utilização de sementes por Braconidae	4
1.3- Sistema estudado	5
1.4- Objetivos	8
1.5- Referências bibliográficas	10
2- Resposta de sementes de <i>Pithecellobium tortum</i> Mart. (Leguminosae) ao ataque de <i>Allorhogas dyspistus</i> Marsh (Hymenoptera: Braconidae)	14
2.1- Introdução	14
2.2- Material e métodos	16
2.3- Resultados	18
a- Histologia	18
b- Natureza do estímulo	19
c- Viabilidade de sementes	19
d- Destino imediato das sementes	19
2.4- Discussão	20
2.5- Referências bibliográficas	28
3- Estrutura de acasalamento e razão sexual no braconídeo fitófago <i>Allorhogas dyspistus</i> Marsh e em seu parasitóide <i>Eurytoma</i> sp.	32
3.1- Introdução	32
3.2- Material e métodos	35
a- Amostragem e observações comportamentais	35
b- Razão sexual, flutuação populacional e ciclo de vida	36
3.3- Resultados	38
a- Oviposição, emergência e acasalamento	38
b- Ciclo de vida e flutuação das populações	41

c- Razão sexual	41
3.4- Discussão	47
a- Comportamento de acasalamento e razão sexual	47
b- Emergência, estrutura de acasalamento e razão sexual	49
c- Considerações finais	52
3.5- Referências bibliográficas	54
4- Dimorfismo sexual de tamanho nos himenópteros <i>Allorhogas dyspistus</i> (Braconidae) e seu parasitóide <i>Eurytoma</i> sp (Eurytomidae).	57
4.1- Introdução	57
4.2- Material e métodos	59
4.3- Resultados	61
4.4- Discussão	66
a- Dimorfismo sexual	66
b- Variação intra-sexual e comportamento de acasalamento	67
c- Considerações finais	69
4.5- Referências bibliográficas	72
5- Interações de insetos que se alimentam de sementes de <i>Pithecellobium</i> <i>tortum</i> Mart. (Leguminosae)	76
5.1- Introdução	76
5.2- Material e métodos	79
5.3- Resultados	81
a- Padrões de utilização do recurso por <i>A. dyspistus</i> e <i>M. boucheri</i>	81
b- Interações	85
5.4- Discussão	86
a- Distribuição das espécies no recurso e suas taxas de ataque a sementes	86
b- Interações	89
5.5- Referências bibliográficas	91
6- Conclusões	97

7- Resumo	102
8- Summary	104

Lista de Figuras

	Página
Figura 1.1- Figura 1.1- Quadro esquemático da composição de espécies que emergem de sementes imaturas e maduras de <i>P. tortum</i> .	7
Figura 2.1- Cortes longitudinais de sementes de <i>P. tortum</i> . a) semente não atacada, com embrião (em); b) semente atacada por dois indivíduos do braconídeo exibindo, então, duas regiões atacadas (ra) em uma das quais observa-se uma larva (la); ao meio, na região preservada (rp), nota-se o embrião (em); c) região atacada por <i>A. dyspistus</i> mostrando o tecido paliçádico da testa (te) não recobrando toda a região que engloba a larva. Notar a camada parenquimática (pa) mais espessada.	21
Figura 2.2- Aspecto externo de uma semente madura de <i>P. tortum</i> atacada por <i>A. dyspistus</i> . Notar o aspecto dividido da semente, sendo a região mais distante do funículo (fu), aquela da qual o inseto se alimenta. Sua textura visivelmente diferente da parte intacta deve-se a ausência da testa da semente.	22
Figura 2.3- Estados de sementes após o ataque por <i>A. dyspistus</i> , com aspecto sadio (a) e morta com fungos (b). Em (a) observa-se a pupa do parasitóide do braconídeo, <i>Eurytoma</i> sp.	23
Figura 3.1- Média, erro padrão e desvio padrão para a duração do ciclo de vida de fêmeas e machos de <i>Eurytoma</i> sp e <i>A. dyspistus</i> . Estas médias não são significativamente diferentes entre os sexos para a primeira espécie e o são para a segunda.	42
Figura 3.2- Variação da densidade de <i>A. dyspistus</i> e do parasitismo de <i>Eurytoma</i> sp ao longo das coletas.	42
Figura 3.3- Variação da densidade de machos de <i>A. dyspistus</i> ao longo das coletas.	43
Figura 3.4- Variação da densidade/parasitismo por machos de <i>Eurytoma</i> sp ao longo das coletas.	43
Figura 3.5- Variação da razão sexual de <i>Allorhogas dyspistus</i> e de <i>Eurytoma</i> sp ao longo das 7 coletas realizadas.	44
Figura 3.6- Variação da razão sexual de <i>A. dyspistus</i> em cada coleta (1,2,3,4 e 5) ao longo do tempo de emergência em laboratório, dividido em quatro intervalos.	45
Figura 3.7- Variação da razão sexual de <i>Eurytoma</i> sp em cada coleta (1,2,3,4 e 5) ao longo do tempo de emergência em laboratório, dividido em quatro intervalos.	46
Figura 4.1- Média, erro padrão e desvio padrão do tamanho, componente 1 da PCA em machos e fêmeas de <i>A. dyspistus</i> .	64

- Figura 4.2- Distribuição de frequência de tamanho, componente 1 da PCA, em machos e fêmeas de *A. dyspistus*. 64
- Figura 4.3- Média, erro padrão e desvio padrão do tamanho, componente 1 da PCA em machos e fêmeas de *Eurytoma* sp. 65
- Figura 4.4- Distribuição de frequência de tamanho, componente 1 da PCA, em machos e fêmeas de *Eurytoma* sp. 65
- Figura 4.5- Modelo esquemático das possíveis pressões seletivas e suas direções que estariam agindo sobre machos e fêmeas de *A. dyspistus* (a) e de *Eurytoma* sp (b). As distribuições de tamanho estão exageradamente separadas para melhor visualização, mas há grande sobreposição. 75
- Figura 5.1- Correlação entre taxa de predação e índice de dispersão em *A. dyspistus* em 1993. 84
- Figura 5.2- Correlação entre taxa de predação e índice de dispersão em *A. dyspistus* em 1995. 84

Lista de Tabelas

	Página
Tabela 2.1- Viabilidade (em %) de sementes intactas e atacadas (entre parênteses número de sementes testadas) nas diversas condições de coleta e armazenamento.	20
Tabela 3.1- Frequência de insetos encontrados sobre os frutos de <i>P. tortum</i> em função das características destes frutos em 3 plantas com desenvolvimento sincrônico das vagens.	39
Tabela 3.2- Frequência de machos e fêmeas de <i>Eurytoma</i> sp em função do estado do fruto em 11 plantas com desenvolvimento assincrônico das vagens.	40
Tabela 3.3- Número de machos e de fêmeas de <i>A. dyspistus</i> e de <i>Eurytoma</i> sp nas 7 coletas de frutos de <i>P. tortum</i> .	45
Tabela 3.4- Razão sexual de <i>A. dyspistus</i> e <i>Eurytoma</i> sp nas duas coletas realizadas para cada planta.	47
Tabela 4.1- Coeficientes dos caracteres no componente 1 para machos e fêmeas de <i>A. dyspistus</i> e <i>Eurytoma</i> sp.	62
Tabela 4.2- Média e desvio-padrão de cada caráter e os valores de t e P da comparação entre as médias de machos e fêmeas de <i>A. dyspistus</i> . * P < 0,05.	62
Tabela 4.3- Média e desvio-padrão de cada caráter e os valores de t e P da comparação entre as médias de machos e fêmeas de <i>Eurytoma</i> sp. * P < 0,05.	63
Tabela 5.1- Número total de sementes amostradas, atacadas por <i>A. dyspistus</i> , por <i>M. boucheri</i> e suas respectivas taxas de predação em 1993.	82
Tabela 5.2- Número total de sementes amostradas, atacadas por <i>A. dyspistus</i> , por <i>M. boucheri</i> e suas respectivas taxas de predação em 1995.	82
Tabela 5.3- Índices de dispersão para <i>A. dyspistus</i> , <i>M. boucheri</i> e para as sementes nos frutos em 1993 (* Significativamente diferente de 1,0 - aleatória; se maior que 1,0 distribuição agregada (A) e se menor, regular (R).	83
Tabela 5.4- Índices de dispersão para <i>A. dyspistus</i> , <i>M. boucheri</i> e para as sementes nos frutos em 1995 (* Significativamente diferente de 1,0 - aleatória; se maior que 1,0 distribuição agregada (A) e se menor, regular (R).	83

Tabela 5.5- Índices de correlação entre números de sementes atacadas por <i>A. dyspistus</i> e por <i>M. boucheri</i> , número de frutos e P para cada planta estudada em 1993.	85
Tabela 5.6- Índices de correlação entre números de sementes atacadas por <i>A. dyspistus</i> e por <i>M. boucheri</i> , número de frutos e P para cada planta estudada em 1995.	86

1- Introdução

1.1- Sementes e seus inimigos naturais

As sementes de uma planta apresentam várias características peculiares (Lewinsohn, 1980):

- a) conteúdo energético por unidade de peso superior ao dos órgãos vegetativos;
- b) sementes são, em sua maioria, organismos metabolicamente inertes devido à dormência, principalmente em termos de resposta fisiológica e capacidade de regeneração;
- c) a produção de sementes na maioria das espécies de plantas superiores é restrita a um ou mais períodos reprodutivos bem definidos na vida de cada indivíduo. Em espécies dióicas, inclusive, só uma parte da população produz sementes. Assim, sementes representam um tipo de recurso limitado no tempo e/ou espaço.

Algumas destas características representam vantagens da utilização de sementes como alimento por herbívoros: seu alto valor energético e proteico e sua dificuldade de resposta imediata. A disponibilidade efêmera e/ou variável das sementes no tempo e no espaço, as barreiras físicas e/ou químicas que frutos e sementes podem apresentar, entretanto, dificultam sua utilização como recurso alimentar.

Assim, se de um lado os insetos tendem a ser mais especializados em termos de preferência alimentar do que vertebrados e, portanto, ter maior dificuldade em utilizar um recurso com disponibilidade tão variável; de outro a utilização deste recurso pode propiciar-lhes uma dieta bastante completa.

Na grande maioria dos casos, os insetos que se alimentam de sementes são considerados seus predadores, uma vez que matam indivíduos em potencial. Janzen

(1975a) compara os insetos cujas larvas completam seu desenvolvimento em uma semente aos parasitóides, que têm este hábito em apenas uma fase da vida e também levam à morte do hospedeiro. Este recurso é tão atraente para insetos que muitas ordens de insetos fitófagos têm representantes que se alimentam de sementes; dentre estes destacam-se famílias de Coleoptera, Diptera, Lepidoptera e Hemiptera (Janzen, 1971). Apesar de não tão importante relativamente, a ordem Hymenoptera também apresenta espécies que utilizam sementes como alimento.

A forma de utilização de sementes por insetos é bastante variável. Coleoptera, Diptera, Lepidoptera e Hymenoptera alimentam-se de sementes na fase larval, sendo comum instalarem-se dentro do fruto, enquanto este se encontra ainda na planta-mãe, e mesmo dentro da semente. Hemipteros, ninfas e/ou adultos, frequentemente alimentam-se externamente, perfurando fruto e semente.

Os principais insetos predadores de sementes são coleópteros Bruchidae, que apresenta hábito extremamente homogêneo, sendo, por isto, frequentemente, designados como besouros de sementes.

De uma maneira geral o ciclo de vida de um bruquídeo pode ser descrito como se segue:

- a) oviposição - a fêmea adulta coloca ovos isolados ou agrupados sobre o fruto ou a semente;
- b) alimentação - a larva de primeiro estágio emerge e penetra na semente, alimentando-se do embrião e dos cotilédones;
- c) pupação - a larva de último estágio constrói um casulo mais ou menos consistente e empupa;
- d) emergência do adulto - o adulto recorta uma tampa circular na semente e/ou fruto e emerge, ganhando vida livre, quando passa a se alimentar de néctar e pólen.

Em relação ao sítio de oviposição e à fase de maturação em que a postura ocorre, Johnson (1981a) classificou os bruquídeos em três guildas: 1- dos frutos maduros, na qual incluem-se os bruquídeos que ovipõem externamente em frutos nesta fase; 2- das sementes maduras, constituída por bruquídeos que colocam seus ovos diretamente sobre sementes, quando estas ainda estão na planta-mãe. Isto pode ocorrer quando da deiscência do fruto, como em *Semnius bondari* em sementes de *Senna australis* (Leguminosae), ou quando uma primeira espécie de insetos após alimentar-se das sementes de um fruto deixa um orifício de emergência pelo qual entra uma segunda espécie, que ovipõe diretamente sobre as sementes ainda não utilizadas, como em *Semnius bondari* em *Senna bicapsularis* (Leguminosae) após a emergência de *Semnius lateapicalis*, ambos os casos registrados na Restinga de Barra de Maricá, Maricá, Rio de Janeiro (obs. pess.); e 3- das sementes dispersas, que inclui as espécies que depositam seus ovos em sementes após as mesmas terem caído da planta-mãe.

É grande o interesse no estudo da predação de sementes por este grupo, evidenciado pelo enorme número de trabalhos publicados sobre o assunto. Entretanto, em ecossistemas tropicais a escassez de dados resulta na generalização de padrões registrados em uma única área na Costa Rica (Janzen, 1969, 1978, 1980; Traveset, 1990, 1991).

A predação de sementes pode ser abordada sob vários aspectos, dentre os quais destacam-se químico, ecológico e evolutivo (e.g. Bradford & Smith, 1977; Center & Johnson, 1974; Hopkins, 1983; Janzen, 1975b; Johnson, 1981b; Mitchell, 1977; Siemens & Johnson, 1991; Siemens *et al.*, 1991; Traveset, 1990).

Independentemente do grupo do inseto que utiliza sementes este hábito permite estudos bastante completos, uma vez que as sementes, por estarem disponíveis em um

tempo restrito e em um espaço definido, permitem fácil obtenção e observação de seus inimigos naturais.

Descrever os sistemas da forma mais detalhada e completa possível a partir do estudo de suas partes, sempre com a preocupação de não isolá-las pode levar a uma nova perspectiva de conhecimento da natureza. Quanto mais se conhece sobre um tal sistema mais confiáveis são as conclusões advindas deste estudo porque mais embasado é este conhecimento. Excelente exemplo pode ser encontrado nos trabalhos de Tschardtke (1988, 1989a,b, 1990, 1992) e Tschardtke *et al.* (1991), que apresentam resultados de observações sobre os fitófagos associados a *Phragmites australis* e seus parasitóides, onde os resultados obtidos em cada trabalho possibilitaram uma melhor compreensão dos subsequentes.

1.2- A utilização de sementes por Braconidae (Hymenoptera)

Embora o registro da utilização de sementes por espécies deste grupo restrinja-se, até agora, a um caso isolado (Macedo & Monteiro, 1989), este tem relevância por ter sido o primeiro registro de fitofagia numa família de Ichneumonoidea, que reúne espécies essencialmente parasitóides.

Embora a família Braconidae contenha cerca de 15.000 espécies (Quicke & van Achterberg, 1990) e tenha suas associações com hospedeiros relativamente bem conhecidas (Wharton, 1993), só recentemente a fitofagia foi confirmada em *Allorhogas dyspistus*, espécie espermatófaga (Macedo & Monteiro, 1989) e *Monitoriella elongata*, espécie galhadora de folha (Infante *et al.*, 1995). Mais recentemente duas espécies de *Psenobolus* foram descritas como fitófagas inquilinas de galhas de flores de espécies de figos (Ramirez & Marsh, 1996). Todas estas espécies pertencem à Doryctinae, uma das

mais generalistas de Braconidae, parasitando insetos de várias ordens e ainda plantas (Wharton, 1993).

Tanto *Allorhogas* como *Monitoriella* apresentam relativamente poucas espécies descritas, nove e cinco, respectivamente. Para *Allorhogas*, poucas espécies têm associação de hospedeiro definida, pois, embora várias vezes tenham sido obtidas de galhas (Marsh, 1979) ou de sementes (Whitehead, 1975), para a maioria das espécies seus hospedeiros jamais foram confirmados. Quicke (1997) aponta que algumas espécies de *Allorhogas* são parasitas de piralídeos (Lepidoptera) em caules de grama e cana-de-açúcar. Isto sugere que muitos outros casos ainda poderão ser registrados com o maior conhecimento de espécies destes gêneros. Na Reserva Biológica de Poço das Antas, município de Silva Jardim, Estado do Rio de Janeiro, Brasil, foram observadas duas outras espécies de Braconidae alimentando-se de sementes de Leguminosae (obs. pess.), duas espécies não descritas de *Allorhogas* segundo Dr. P.M. Marsh (com. pess.).

Devido ao fato destes registros de hospedeiros serem recentes e pouco numerosos é escasso o conhecimento que se tem sobre a biologia e ecologia das espécies. Quem são seus inimigos naturais? Como interagem com outras espécies de fitófagos e com suas plantas hospedeiras? Como é sua dinâmica populacional? Em que sentido estas espécies se assemelham ou diferem de outros braconídeos e de outros himenópteros fitófagos e parasitóides? Estas e outras perguntas ainda esperam respostas, que com certeza auxiliariam uma compreensão da evolução do hábito fitófago no grupo.

1.3- Sistema estudado

Pithecellobium tortum Mart. (Leguminosae: Mimosoideae) é um arbusto que chega até 3 m de altura distribuindo-se em restingas do Estado do Rio de Janeiro, de

Maricá, limite sul, a Cabo Frio, limite norte (Araújo & Henriques, 1984). Na restinga de Barra de Maricá, localizada entre 22°53'S e 22°52'S e 42°52'W e 42°51'W, entre o mar e a lagoa de Maricá, município de Maricá, Estado do Rio de Janeiro, Brasil, *P. tortum* é bastante abundante e bem distribuída. Apresenta duas florações, a primeira entre os meses de janeiro e abril, cuja época de início aparentemente depende da quantidade de chuvas, e a segunda entre setembro e outubro. Entretanto, somente a primeira floração produz frutos, por um período de aproximadamente cinco meses entre os meses de fevereiro e setembro. Este longo período de frutificação, do início da produção dos frutos até a queda dos últimos, deve-se principalmente à grande defasagem no período de frutificação entre plantas e no amadurecimento dos frutos em uma mesma planta.

Três espécies de fitófagos e quatro de microhimenóteros parasitóides emergem das sementes de *P. tortum*. *Allorhogas dyspistus* (Hymenoptera: Braconidae) é o primeiro fitófago a utilizar as sementes, quando ainda imaturas, ou seja, com embrião ainda pequeno e endosperma abundante. Esta espécie é atacada por dois parasitóides Eurytomidae; *Eurytoma* sp, extremamente abundante, e a outra não identificada, muito rara. As outras duas espécies que se alimentam das sementes são Coleoptera Bruchidae, *Merobruchus boucheri* Kingsolver e *Caryedes maricae* Kingsolver. A primeira espécie, muito mais abundante que a segunda, que é rara nesta restinga, é atacada também por duas espécies de parasitóides, *Eupelmus amicus* Girtl.(Eupelmidae) e *Bracon* sp (Braconidae) (Fig. 1).

A utilização de uma semente pelo primeiro fitófago inviabiliza, na grande maioria dos casos, sua posterior utilização pelo bruquídeo (obs. pess.).

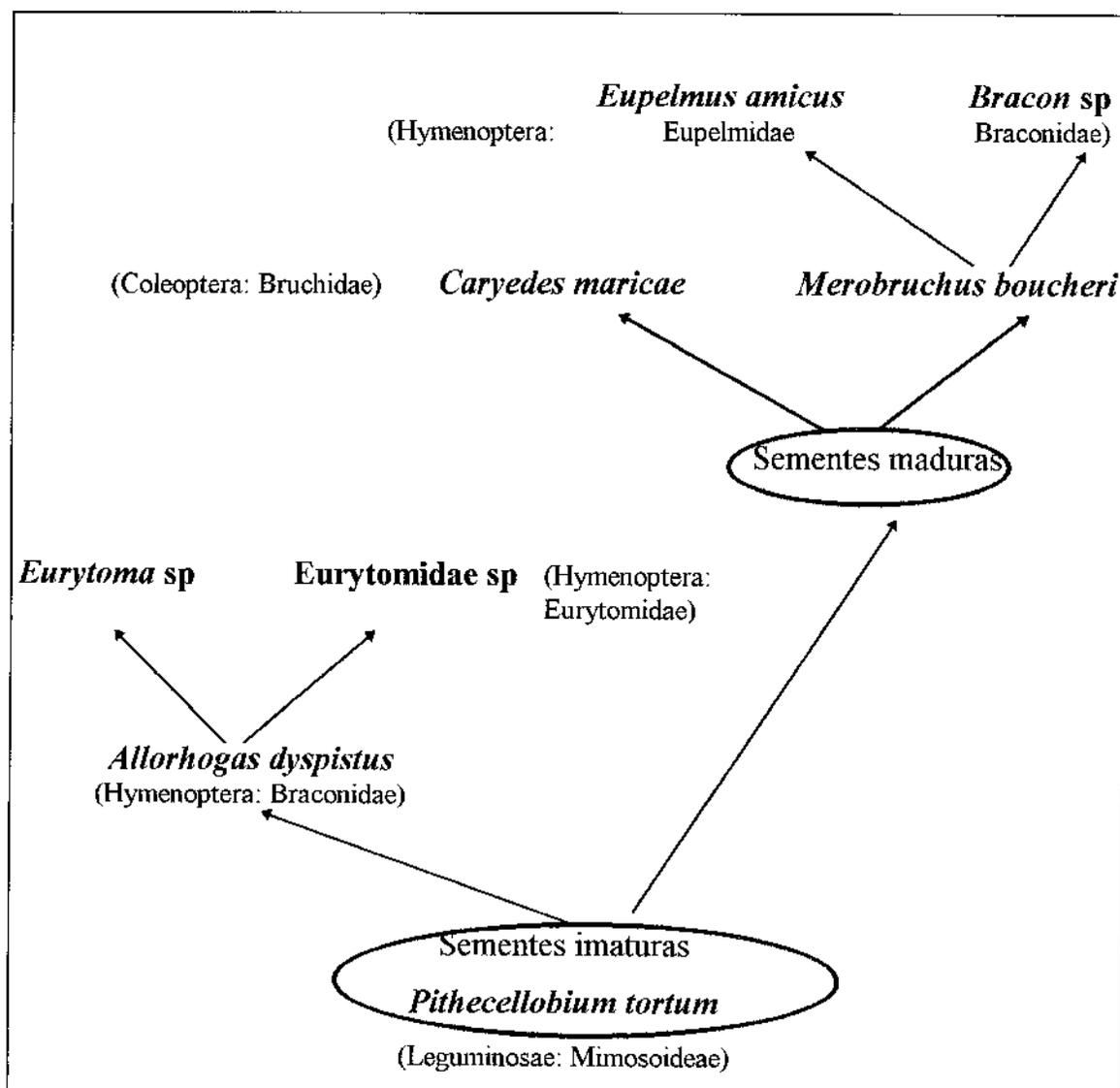


Figura 1.1- Quadro esquemático da composição de espécies que emergem de sementes imaturas e maduras de *P. tortum*.

1.4- Objetivos

Para a compreensão da dinâmica de uma espécie deve-se ter, antes de tudo o conhecimento básico sobre sua biologia: qual o seu hábito, seu recurso alimentar, época de reprodução, aspectos básicos de seu comportamento e inimigos naturais. A partir daí o estudo deve ser planejado considerando-se, no caso de um fitófago, as interações verticais, com o nível trófico inferior - a planta hospedeira, e o superior - os parasitóides, e as interações horizontais, com seus competidores potenciais.

Dentro deste contexto, visando a descrever a biologia e ecologia de *Allorhogas dyspistus*, o primeiro braconídeo fitófago descrito na literatura (Macêdo & Monteiro, 1989), buscou-se estudar detalhadamente o sistema descrito anteriormente para responder algumas questões específicas, que, por exigirem tratamentos metodológicos distintos, são apresentados em diferentes capítulos.

A consequência da utilização de sementes por *A. dyspistus* é bastante peculiar; a oviposição e o início do desenvolvimento da larva induzem divisões na semente de maneira tal que o embrião está sempre localizado na região não afetada pelo inseto. Assim, tentei definir se esta modificação da semente corresponde a uma defesa da planta ou a uma forma de ataque do inseto que, desta maneira, mantém vivo seu recurso alimentar (Capítulo 2).

Machos de *A. dyspistus* e de seu parasitóide, *Eurytoma* sp, foram observados esperando por fêmeas nos sítios de emergência destas. No caso do braconídeo observou-se que muitos indivíduos esperavam por uma só fêmea, com quem só um copulava. No caso de *Eurytoma* sp, havia uma disputa agressiva pelo sítio de emergência da fêmea onde apenas um macho acabava por dominar o território. Apesar desta diferença no comportamento parecia haver, nos dois casos, competição por parceiro, na primeira

espécie pelo enorme número de machos esperando por uma só fêmea, e na segunda pela evidente disputa agressiva. Onde existe competição local por parceiro, é esperada uma razão sexual desviada para fêmeas (Hamilton, 1967). Assim, busquei estudar detalhadamente o comportamento das espécies, sua estrutura de acasalamento e algumas características de sua história de vida no intuito de verificar se estas poucas características observadas inicialmente seriam suficientes para inferir a razão sexual das espécies, como tem sido feito por diversos autores (Capítulo 3).

Em geral, para espécies com interações agressivas entre machos onde tamanho é importante no confronto, espera-se um dimorfismo sexual de tamanho com machos maiores. Desta forma procurou-se determinar se no caso de *Eurytoma* sp o tamanho era importante na definição do macho vencedor da disputa e descrever e comparar o dimorfismo sexual de tamanho entre as duas espécies estudadas e espécies relacionadas (Capítulo 4).

Sementes utilizadas por *A. dyspistus*, ficam, na enorme maioria dos casos, inviabilizadas para o uso posterior por *M. boucheri*. Além disso, a incidência da primeira espécie pode chegar a níveis muito altos. Estas condições podem favorecer a ocorrência de competição entre as espécies; neste caso competição assimétrica, uma vez que o efeito da primeira sobre a segunda seria potencialmente muito forte e evidente, a recíproca não sendo verdadeira. Desta forma procurei verificar se as condições acima descritas, que teoricamente promoveriam da competição, neste caso, realmente levam a competição (Capítulo 5).

1.5- Referências bibliográficas

- Araújo, D.S.D. & Henriques, R.P.B. 1984. Análise florística das restingas do Estado do Rio de Janeiro. In Lacerda, L.D.; Araújo, D.S.D.; Cerqueira, R. & Turcq, B. Restingas: origem, estrutura, processos. CEUFF, Niterói.
- Bradford, D.F. & Smith, C.C. 1977. Seed predation and seed number in *Scheelea* palm fruits. Ecology **58**: 667-673.
- Center, T.D. & Johnson, C.D. 1974. Coevolution of some seed beetles (Coleoptera: Bruchidae) and their hosts. Ecology **55**: 1096-1103.
- Hopkins, M.J.G. 1983. Unusual diversity of seed beetles (Coleoptera: Bruchidae) on *Parkia* (Leguminosae: Mimosoideae) in Brazil. Biol. J. Linn. Soc. **19**: 329-338.
- Hamilton, W.D. 1967. Extraordinary sex ratios. Science **156**: 477-488.
- Infante, F.; Hanson, P. & Wharton, R. 1995. Phytophagy in the genus *Monitoriella* (Hymenoptera: Braconidae) with description of new species. Ann. Entomol. Soc. Amer. **88**: 406-415.
- Janzen, D.H. 1969. Seed eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. Evolution **23**: 1-27.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. Ann. Rev. Ecol. Syst. **2**: 465-492.
- Janzen, D.H. 1975a. Interactions of seeds and their insects predators/parasitoids in a tropical deciduous forest. in Price, P.W. (ed.). Evolutionary strategies of parasitic insects and mites. Plenum Press, New York.
- Janzen, D.H. 1975b. Behavior of *Hymenaea courbaril* when its predispersal seed predator is absent. Science **189**: 145-147.

- Janzen, D.H. 1978. The ecology and evolution of seed chemistry as relates to seed predation. In Harborne, J.B. (ed.). Biochemical aspects of plant and animal coevolution. Academic Press, London.
- Janzen, D.H. 1980. Specificity of seed-attacking beetles in a Costa Rican deciduous forest. J. of Ecol. **68**: 929-952.
- Johnson, C.D. 1981a. Interactions between bruchid (Coleoptera) feeding guilds and behavioral patterns of pods of the Leguminosae. Entomol. Soc. Am. **10**: 249-253.
- Johnson, C.D. 1981b. Seed beetle host specificity and the systematics of Leguminosae. In Polhill, R.M. & Raven, P.H. (eds.). Advances in Legume Systematics.
- Lewinsohn, T.M. 1980. Predação de sementes em *Hymenaea* (leguminosae: Caesalpinioideae): aspectos ecológicos e evolutivos. Dissertação M.Sc., Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Macêdo, M.V. & Monteiro, R.F. 1989. Seed predation by a braconid wasp, *Allorhogas* sp. (Hymenoptera). J. New York Entomol. Soc. **97**: 358-362.
- Marsh, P.M. 1979. Family Braconidae, pp. 144-295. In Krombein, K.V.; Hurd Jr., P.D.; Smith, D.R. & Burks, B.D. (eds.). Catalog of Hymenoptera in America North of Mexico. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Mitchell, R. 1977. Bruchid beetles and seed packaging by Palo Verde. Ecology **58**: 644-651.
- Quicke, D.L.J. & van Achterberg, C. 1990. Phylogeny of the subfamilies of the family Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea). Zool. Verh. **258**: 1-95.
- Quicke, D.J.L. 1997. Parasitic wasps. Chapman & Hall, London.
- Ramirez, W.B. & Marsh, P.M. 1996. A review of the genus *Psenobolus* (Hymenoptera: Braconidae) from Costa Rica, an inquiline fig wasp with brachypterous males, with description of two new species. J. Hym. Res. **5**: 64-72.

- Siemens, D.H. & Johnson, C.D. 1991. Expanded oviposition range by a seed beetle (Coleoptera: Bruchidae) in proximity to a normal host. Eviron. Entomol. **20**: 1577-1583.
- Siemens, D.H.; Johnson, C.D. & Woodman, R.L. 1991. Determinants of host range in bruchid beetles. Ecology **72**: 1560-1566.
- Traveset, A. 1990. Bruchid egg mortality on *Acacia farnesiana* caused by ants and abiotic factors. Ecol. Entomol. **15**: 463-467.
- Traveset, A. 1991. Pre-dispersal seed predation in Central American *Acacia farnesiana*: factors affecting the abundance of co-occurring bruchid beetles. Oecologia **87**: 570-576.
- Tscharntke, T. 1988. Variability of the grass *Phragmites australis* in relation to the behaviour and mortality of the gall-inducing midge *Giraudiella inclusa* (Diptera: Cecidomyiidae). Oecologia **76**: 504-512.
- Tscharntke, T. 1989a. Changes in shoot growth of *Phragmites australis* caused by the gall maker *Giraudiella inclusa* (Diptera: Cecidomyiidae). Oikos **54**: 370-377.
- Tscharntke, T. 1989b. Attack by a stem-boring moth increases susceptibility of *Phragmites australis* to gall-making by a midge: mechanisms and effects of midge population dynamics. Oikos **55**: 93-100.
- Tscharntke, T. 1990. Fluctuations in abundance of a stem-boring moth damaging shoots of *Phragmites australis*: causes and effects of overexploitation of food in a late-successional grass monoculture. J. Appl. Ecol. **27**: 679-692.
- Tscharntke, T. 1992. Coexistence, tritrophic interactions and density dependence in a species-rich parasitoid community. J. Anim. Ecol. **61**: 59-67.

- Tscharntke, T.; Abraham, R. & Vidal, S. 1991. Larval characteristics and life-history traits of the parasitoids attacking *Giraudiella inclusa* (Diptera: Cecidomyiidae). J. Appl. Entomol. **28**: 455-460.
- Wharton, R.A. 1993. Bionomics of the Braconidae. Annu. Rev. Entomol. **38**: 121-143.
- Whitehead, D.R. 1975. Parasitic Hymenoptera associated with bruchid-infested fruits in Costa Rica. J. Wash. Acad. Sci. **65**: 108-116.

2- Resposta de sementes de *Pithecellobium tortum* Mart. (Leguminosae) ao ataque de *Allorhogas dyspistus* Marsh (Hymenoptera: Braconidae)

2.1- Introdução

Os sinais indicadores da herbivoria de insetos podem ser muito variados. Alguns são simples marcas de alimentação que, em muitos casos, não envolvem qualquer resposta morfológica aparente na planta hospedeira, como é o caso de minadores e brocadores. Outros sinais, entretanto, são bastante complexos resultando de uma resposta morfológica e/ou fisiológica notável da planta. A resposta da planta pode ser defensiva, patológica, ou ainda de um terceiro tipo, onde a resposta do hospedeiro beneficia o parasita (Price, 1980; Weis & Abrahamson, 1986). Os parasitas que possuem a capacidade de manipular a resposta de seu hospedeiro a seu próprio favor são chamados por Weis & Abrahamson (1986) de “parasitas manipuladores”.

Neste último caso encontram-se os galhadores, que provocam nas plantas o desenvolvimento de estruturas de crescimento localizadas, as galhas ou cecídias, resultantes do aumento anormal do número e/ou do tamanho das células vegetais (Darlington, 1975). Normalmente, galhas são induzidas em tecidos indiferenciados, os quais podem ter seu desenvolvimento manipulado (Weis *et al.*, 1988). Assim, o fenótipo da galha é resultado de dois genótipos: o do galhador, responsável pelo estímulo, e o da planta, que produz a reação (Abrahamson & Weis, 1987). Em uma perspectiva evolutiva, a morfologia da galha é o produto da ação da seleção natural sobre o inseto estimulando o desenvolvimento de uma estrutura para nutrição e proteção, e sobre a planta como forma de evitar ou resistir ao estímulo do inseto (Weis *et al.*, 1988). Há

evidências de que fatores químicos, mecânicos e comportamentais estejam envolvidos no estímulo do inseto para formação de galhas (Rohfritsch & Shorthouse, 1978).

Sementes de *Pithecellobium tortum* Mart. (Leguminosae) são atacadas por *Allorhogas dyspistus* Marsh (Hymenoptera: Braconidae), que ovipõe diretamente dentro da semente em início de desenvolvimento, quando esta apresenta endosperma abundante e o embrião muito pequeno. Após a oviposição, a semente divide-se interna e externamente de uma maneira que sempre resulta em uma região intacta, ligada ao funículo, onde, quase sempre, encontra-se o embrião (Macêdo & Monteiro, 1989). Em muitos casos esta região da semente continua crescendo normalmente mesmo quando o inseto já completou seu desenvolvimento e já abandonou o fruto, apresentando, algumas vezes, ao final do desenvolvimento do fruto, um aspecto quase normal, apesar de menor.

Esta alteração da semente pode representar tanto uma estratégia de redução da perda causada pelo inseto, e então uma defesa da planta, como uma resposta da planta induzida pelo inseto que, mantendo viva a semente, mantém seu aporte de nutrientes. Assim, a questão básica deste estudo foi definir se a modificação estrutural da semente de *P. tortum* causada por *A. dyspistus* é primariamente uma resposta defensiva da planta, ou manipulação do recurso pelo inseto.

Quatro perguntas específicas foram feitas visando a responder, em conjunto, a questão maior:

1) como pode ser descrita a alteração do tecido vegetal observada na semente quando do ataque de *A. dyspistus*? O tecido vegetal pode ser simplesmente comido pelo inseto e este o faria de tal forma a deixar a semente com o aspecto finalmente observado, situação que apontaria o fitófago como um predador ou parasitóide de sementes. De outra forma, pode haver modificação no tecido vegetal de maneira que o embrião seja mantido vivo, isolado do inseto, num processo semelhante à indução de galhas.

2) um simples estímulo mecânico pode provocar uma alteração morfológica similar àquela produzida pelo braconídeo? Seria esperado que num processo mais simples de resposta da planta ao ataque do inseto qualquer estímulo mecânico fosse capaz de provocar a resposta observada na semente. Uma especificidade maior, mediada por algum tipo de substância, presente no ovipositor da fêmea, no ovo ou na larva, é normalmente observada em parasitas manipuladores, como agentes cecidógenos.

3) sementes atacadas mas com embriões isolados e intactos são tão viáveis como as sementes não atacadas? e

4) a sobrevivência das sementes imediatamente após a emergência de *A. dyspistus* é grande? Resposta afirmativas sugeririam que tal modificação da semente seria uma forma de defesa, visto que seria mantida sua probabilidade de sobrevivência. Contudo uma redução significativa da viabilidade das sementes atacadas e um aumento da mortalidade imediatamente após o ataque de *A. dyspistus* sugeriria que a manutenção do embrião vivo é apenas uma forma de manter vivo o alimento da larva, e portanto indicaria o padrão apresentado na semente como uma forma de manipulação do hospedeiro pelo inseto.

2.2- Material e Métodos

Para responder às questões propostas neste estudo: realizou-se uma análise histológica das sementes, verificou-se a possibilidade de natureza mecânica do estímulo para as divisões, determinou-se a viabilidade das sementes e o destino imediato das sementes atacadas.

Todo o material utilizado foi coletado na restinga de Barra de Maricá, município de Maricá, Rio de Janeiro, Brasil.

Foram coletadas sementes imaturas intactas e atacadas por *A. dyspistus* em junho de 1994, fixadas em álcool 70°GL. Em seguida, as sementes foram colocadas em etilenodiamina a 10% por uma semana, conforme as recomendações de Carlquist (1982). Após lavar três vezes em água destilada, com intervalo de 2 horas cada, procedeu-se a desidratação em série etílica e a posterior impregnação em parafina segundo Johansen (1940). Seções longitudinais seriadas, com espessura de 15 µm foram obtidas com auxílio de micrótomo rotativo. A coloração utilizada foi Azul de Astra-Fucsina básica (Roeser, 1962).

No intuito de verificar se o simples dano mecânico resultante da inserção do ovipositor da fêmea na semente podia, por si só, estimular as alterações observadas em sementes atacadas por *A. dyspistus*, no mês de maio de 1996, 20 frutos imaturos em fase anterior àquela em que ocorre o ataque do braconídeo foram envoltos com saco de tecido transparente com malha inferior ao tamanho dos indivíduos desta espécie. Quando atingiram a fase ideal para o ataque do inseto, três sementes de cada fruto, totalizando 60 sementes, foram perfuradas com um alfinete entomológico número 00. Uma metade dos frutos foi coletada para observação em laboratório 10 dias após a penetração da agulha, e a outra foi retirada 15 dias depois do experimento. Estes intervalos foram escolhidos devido ao fato de que as larvas recém eclodidas já provocam uma alteração na semente visível a olho nu (obs. pess.) e a duração completa do ciclo é em torno de um mês (cap. 3).

Ao final do período de frutificação de 1995, em junho, foram coletados, ainda na planta mãe e no chão, frutos maduros de *P. tortum*, dos quais foram obtidas sementes não atacadas e as porções intactas de sementes atacadas para realização do teste do tetrazólio para verificar sua viabilidade (Delouche *et al.*, 1962). Os testes foram realizados imediatamente após a coleta, após 3 e após 8 meses de armazenamento em

laboratório à temperatura ambiente. Todas as sementes testadas foram cortadas longitudinalmente sendo a metade fervida em água antes de sua imersão total em béqueres com solução de 0,5% de cloreto de 2,3,5-trifenil tetrazólio. Este procedimento visa a eliminar a possibilidade da coloração, rosada, do embrião ser devida a íons redutores e não a hidrogenases liberadas no processo de respiração do embrião vivo. Assim, se o embrião corar mesmo nas sementes mortas, por cozimento, e portanto sem respiração, o teste está automaticamente invalidado. Os béqueres foram mantidos no escuro à temperatura ambiente e o resultado lido após 12 horas.

Em 1994 foram coletados 150 frutos, totalizando 2990 sementes, provenientes de 5 indivíduos de *P. tortum*, os quais foram dissecados para verificação da taxa de infestação de sementes por *A. dyspistus* e a condição destas sementes pós-ataque; morte ou continuação do desenvolvimento até sua maturação completa.

Devido à baixa taxa de sobrevivência das sementes atacadas não foram realizados testes de germinação, que colaborariam para uma compreensão mais completa do fenômeno.

2.3- Resultados

a- Histologia

A análise histológica comparativa de sementes intactas (Fig. 2.1a) e atacadas (Fig. 2.1b) revelou que o tecido que engloba a larva de *A. dyspistus* resulta, provavelmente, de uma proliferação de células do parênquima fundamental próximas ao tegumento interno. Nesta espécie, a galha, região resultante da proliferação de tecido, isola a larva do inseto do embrião da semente através de uma divisão nítida na semente.

A testa não chega a envolver toda a região resultante da proliferação celular onde se encontra a larva do braconídeo (Fig. 2.1c). Isto pode ser notado também a olho nu, pois a região resultante do ataque da vespa tem textura muito diferente daquela onde encontra-se o embrião (Fig. 2.2).

b- Natureza do estímulo

Todas as sementes submetidas ao estímulo mecânico de indução do dano tiveram, após 10 e 15 dias a formação de uma pequena cicatriz circular no ponto de penetração da agulha, sem contudo a indução da divisão característica resultante do ataque de *A. dyspistus*. Isto mostra que um simples estímulo mecânico *per se* não produz tal resposta.

c- Viabilidade de sementes

Todas as sementes maduras atacadas e não atacadas provenientes da planta mãe estavam viáveis segundo o teste do tetrazólio (Tab. 2.1). Da mesma forma, todas as sementes maduras coletadas no chão e testadas logo após a coleta, também mostraram-se viáveis. Sementes armazenadas por três meses foram menos viáveis no grupo de atacadas. Após 8 meses de armazenamento em laboratório todas as sementes não atacadas testadas estavam viáveis, enquanto que sementes após o ataque de *A. dyspistus* mostraram-se, em sua maioria, inviáveis pelo teste do tetrazólio (Tab. 2.1). Cabe ressaltar, entretanto, que em todas as situações os embriões de sementes não atacadas adquiriram uma coloração rósea nitidamente mais forte do que aquela observada no outro grupo. Nenhuma das sementes fervidas corou, validando os resultados obtidos neste teste.

d- Destino imediato das sementes

A. dyspistus atacou 55,85% das sementes dissecadas. No total, de 1670 sementes atacadas apenas 6,1% continuavam com aspecto sadio após a emergência ou morte do inseto (Fig. 2.3a). Todas as outras sementes haviam morrido em consequência principalmente da contaminação por microrganismos, provavelmente fungos (Fig. 2.3b), que entram na semente através do orifício de emergência de *A. dyspistus* ou de seu parasitóide..

Tabela 2.1- Viabilidade (em %) de sementes intactas e atacadas (entre parênteses número de sementes testadas) nas diversas condições de coleta e armazenamento.

Proveniência / condição das sementes maduras testadas	Sementes	Sementes
	intactas	atacadas
Planta-mãe / logo após a coleta	100 (50)	100 (22)
Chão / logo após a coleta	100 (25)	100 (18)
Chão / após 3 meses de armazenamento	100 (20)	73 (15)
Chão / após 8 meses de armazenamento	100 (6)	18 (11)

2.4- Discussão

A evidente proliferação de tecido, típica do processo de formação de galhas, e a não formação do dano somente pelo estímulo mecânico indicam claramente que *A. dyspistus* induz galhas verdadeiras nas sementes de *P. tortum*. Esta galha é, segundo classificação em Gagné (1994), uma galha simples, não diferindo do tecido normal da planta a não ser por sua proliferação, muito diferente de grande parte das galhas entomógenas complexas (*sensu* Gagné, 1994) de órgãos vegetativos de plantas (e.g. Redfern & Askew, 1992). Como as sementes são atacadas quando imaturas, ou seja, ainda em crescimento, há tecido meristemático disponível, justamente onde as galhas são produzidas primariamente (Mani, 1964; Bronner, 1977). Quicke (1997) comenta que há

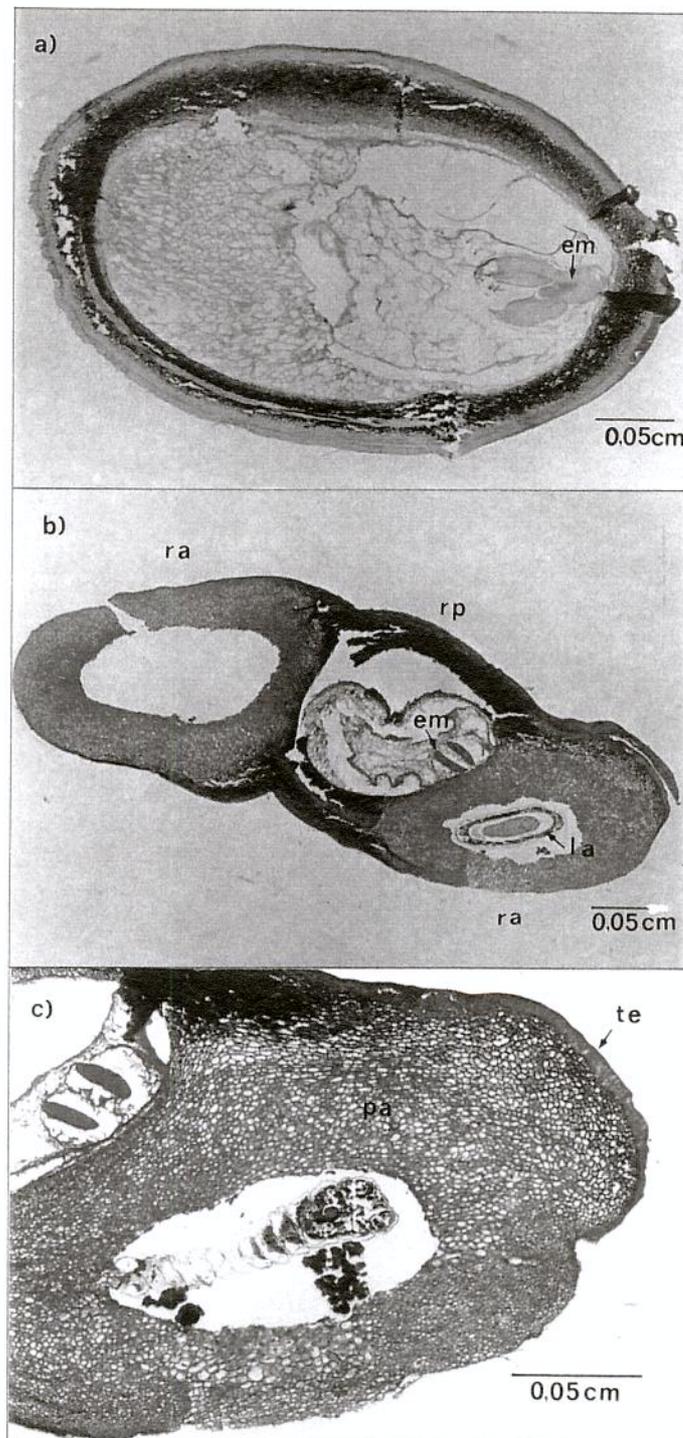


Figura 2.1- Cortes longitudinais de sementes de *P. tortum*. a) semente não atacada, com embrião (em); b) semente atacada por dois indivíduos do braconídeo exibindo, então, duas regiões atacadas (ra) em uma das quais observa-se uma larva (la); ao meio, na região preservada (rp), nota-se o embrião (em); c) região atacada por *A. dyspistus* mostrando o tecido paliádico da testa (te) não recobrimdo toda a região que engloba a larva. Notar a camada parenquimática (pa) mais espessada.



Figura 2.2- Aspecto externo de uma semente madura de *P. tortum* atacada por *A. dyspistus*. Notar o aspecto dividido da semente, sendo a região mais distante do funículo (fu), aquela da qual o inseto se alimenta. Sua textura visivelmente diferente da parte intacta deve-se a ausência da testa da semente.

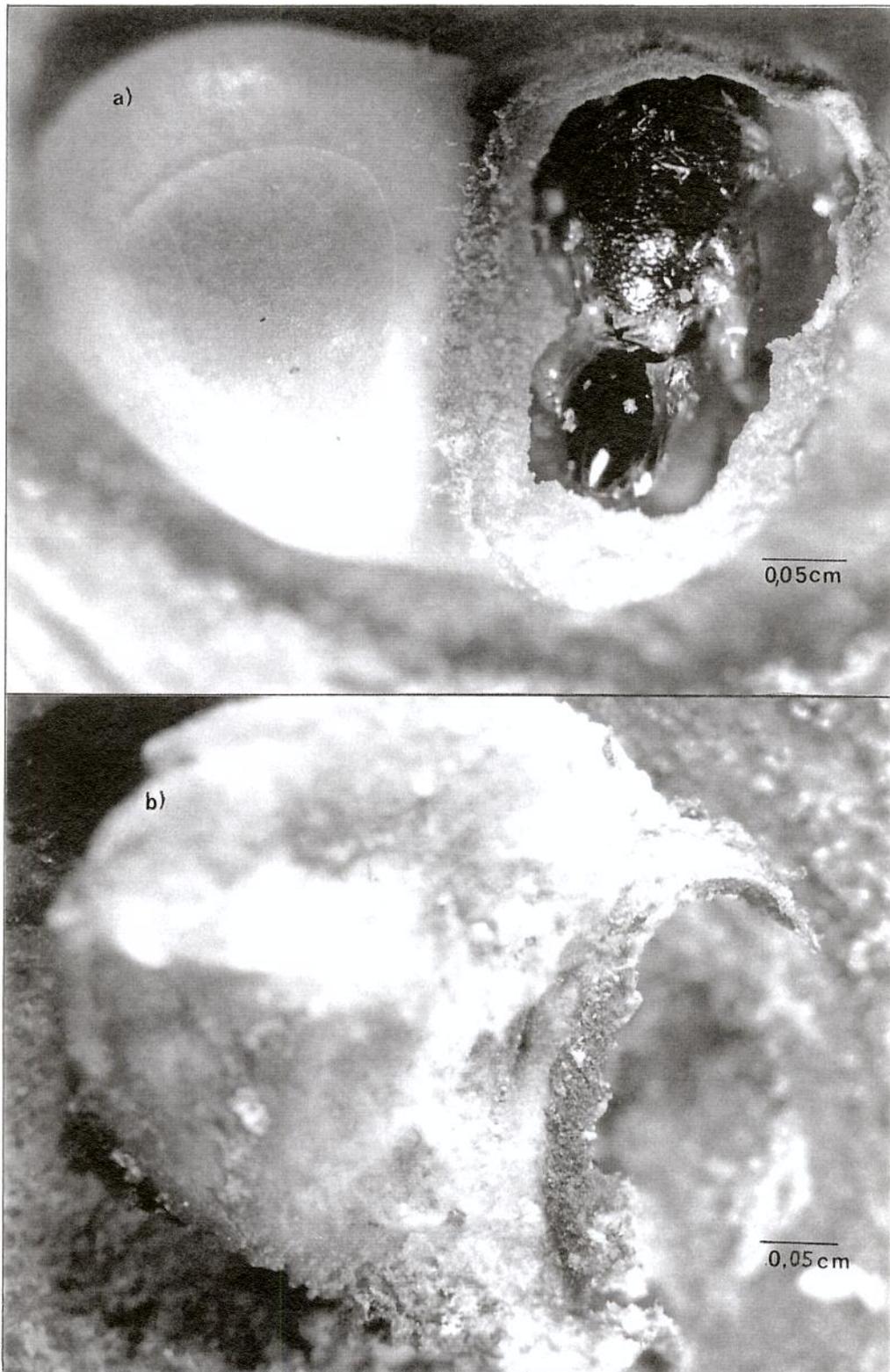


Figura 2.3- Estados de sementes após o ataque por *A. dyspistus*, com aspecto sadio (a) e morta com fungos (b). Em (a) observa-se a pupa do parasitóide do braconídeo, *Eurytoma* sp.

evidências crescentes de que pelo menos a predação de sementes, ou parasitoidismo como muitas vezes é chamado, realmente envolve a estimulação da proliferação de algumas células vegetais, ou seja, algum tipo de formação incipiente de galhas, ou galhas simples (*sensu* Gagné, 1994).

Outros grupos de insetos que se desenvolvem no interior de sementes tal como os Bruchidae (Coleoptera) não provocam qualquer tipo de resposta semelhante, alimentando-se, a maioria, de seus embrião e cotilédones (Southgate, 1979). Mesmo *Rimochemus stigma* (Coleoptera: Curculionidae), que se alimenta dos cotilédones mas quase nunca do embrião das sementes de *Hymenaea*, não produz nestas qualquer tipo de divisão (T.M. Lewinsohn, com. pess.).

A maioria das galhas entomógenas conhecidas é induzida por dípteros Cecidomyiidae, seguindo-se em ordem decrescente: Hymenoptera, Homoptera, Coleoptera, Thysanoptera e Lepidoptera (Abrahamson & Weis, 1987). Entre os Hymenoptera destaca-se Cynipidae, havendo também registros para Tenthredinidae, Eurytomidae, Eulophidae e Tanaostigmatidae (Fernandes, 1987). *A. dyspistus*, entretanto, foi o primeiro registro documentado de um cecidógeno Braconidae. Guimarães (1957) havia obtido *Allorhogas muesebecki* Guimarães de galhas de *Anemopaegma mirandum* (Bignoniaceae) e, como destas galhas só emergiram insetos desta espécie o autor concluiu que possivelmente o indutor era o braconídeo. Posteriormente ao registro de *A. dyspistus* como fitófago (Macedo & Monteiro, 1989) e sua descrição específica (Marsh, 1991), Infante *et al.* (1995) redescreveram *Monitoriella elongata* Hedqvist e registraram como um novo caso de fitofagia na família Braconidae. Esta espécie, tal qual *A. dyspistus*, pertence à Doryctinae, grupo no qual, segundo Wharton (1993), deveriam ser procurados mais casos de fitofagia. *M. elongata* é um cecidógeno foliar cujas cecídias são de forma aparentemente tão complexa como a de

qualquer Cecidomyiidae galhador foliar, não sendo assim uma galha simples como a de *A. dyspistus*. Mais recentemente, Ramirez & Marsh (1996) descreveram duas novas espécies de *Psenobolus* (Braconidae: Doryctinae) aparentemente se desenvolvendo como inquilinos às custas de tecido vegetal em flores de figos após sua polinização por vespas Agaonidae.

A fitofagia na sub-ordem Apocrita é considerada secundária (Quicke, 1997). Segundo Malyshev (1968) o retorno à fitofagia apareceu em duas linhas evolutivas: em Chalcidoidea e Cynipoidea, tendo a maioria do grupo preservado a zoofagia. O registro de *A. dyspistus* como fitófago inclui Ichneumonoidea, no grupo com registros de fitofagia presumivelmente secundária. Quicke (1997) também aponta duas formas de fitofagia secundária, a predação ou parasitoidismo de sementes e a indução de galhas. O possível cenário, segundo o autor, para o retorno à fitofagia envolveria o ataque de fitófagos primários que se alimentariam de sementes ou galhas que não seriam grandes o suficiente para suprir as necessidades da larva em parasitóide em desenvolvimento. Assim, a seleção favoreceria o parasitóide que sob estas circunstâncias fosse capaz de utilizar o tecido vegetal ao redor do hospedeiro, que em ambos os casos é bastante nutritivo.

Malyshev (1968) divide os Terebrantia fitófagos em dois grupos: os comedores de sementes e os galhadores. Chama atenção o autor para o fato de que as larvas dos insetos que se alimentam de sementes desenvolvem-se naquelas muito jovens, utilizando células meristemáticas indiferenciadas. Assim, as observações feitas sobre *A. dyspistus* estão de acordo com o que se sabe para o restante dos Terebrantia comedores de sementes.

Malyshev (1968) ainda propõe que o caminho evolutivo dos Cynipidae tenha sido a partir da alimentação em órgãos reprodutivos de plantas de uma maneira direta e

posteriormente desenvolvendo a capacidade de produzir galhas em órgãos vegetativos. É bastante plausível pensar que tal também tenha sido o caminho dos braconídeos fitófagos, pois, claramente, a capacidade de estimular a multiplicação celular, num processo rudimentar de formação de galhas, pode predispor este grupo a indução de galhas em órgão vegetativos, como já observado para *Monitoriella elongata* (Infante *et al.*, 1995). O estudo da filogenia da subfamília poderá ajudar muito a esclarecer as tendências evolutiva no grupo; como o que está sendo realizado por D. Quicke (com. pess.).

Tal como a maioria dos insetos galhadores, *A. dyspistus* é univoltino (cap. 3). Esta característica deve-se, segundo Weis *et al.* (1988) ao fato da morfogênese da galha requerer tecidos indiferenciados, chamados pelos autores de sítios reativos, os quais normalmente só estão presentes em certos períodos, reduzindo bastante a janela de vulnerabilidade destas plantas aos cecidógenos. Além disso, o fato de insetos com hábito galhador apresentarem alto grau de especialização (Fernandes, 1987) deve também favorecer a predominância do univoltinismo no grupo, pois não só o sítio reativo é restritivo no tempo como também a alta especificidade dos galhadores limitam ainda mais seu período de ocorrência.

A localização do embrião sempre na região intacta da semente atacada pode ser considerada uma forma de garantir a continuidade do aporte de nutrientes para a semente e conseqüentemente para o inseto, que de outra maneira não sobreviveria. Além disso, o padrão de distribuição agregado de *A. dyspistus* nos frutos (cap. 3) poderia, em causando morte das sementes, levar à abscisão seletiva dos frutos mais atacados, como em *Cassia grandis* (Leguminosae) (Janzen, 1971). Este efeito, negativo para o inseto, será tão mais pronunciado quanto mais jovens forem os frutos (Stephenson, 1981), como é o caso dos frutos atacados por *A. dyspistus*. Desta forma, *A. dyspistus* pode ser

considerado um parasita manipulador das sementes de *P. tortum* (*sensu* Weis & Abrahamson, 1986).

Apesar destes insetos se alimentarem de sementes, cuja morte implicaria em sua classificação como predador ou parasitóide, sua forma de utilização, não matando a semente, caracteriza-o como parasita, conforme os galhadores em geral. O grau de impacto de galhadores sobre a aptidão da planta utilizada é bastante variado, havendo casos em que o efeito é bem pequeno (e.g. Gandar, 1979) e outros onde a produção de frutos é bastante reduzida em virtude do ataque de cecidógenos (e.g. Harris, 1980). É evidente, entretanto, que quando tecidos reprodutivos são atacados, o potencial negativo é bastante alto (Abrahamson & Weis, 1987). No caso de *A. dyspistus*, a redução da aptidão da planta-mãe parece resultar de:

- 1- O ataque pelo braconídeo reduz o tamanho da semente, diminuindo, conseqüentemente, a quantidade de reservas para o embrião, o que deve reduzir sua longevidade e probabilidade de estabelecimento;
- 2- O ataque por *A. dyspistus* deixa um canal de comunicação da semente com o meio externo, possibilitando a entrada de microrganismos, responsáveis pela morte da grande maioria das sementes utilizadas.

Assim, de forma direta ou indireta, *A. dyspistus* parece reduzir consideravelmente a aptidão da planta, e, como a espécie pode utilizar até quase 100% das sementes de uma mesma planta (cap. 5), pode ser considerado um bom exemplo de galhador com efeito negativo potencialmente grande sobre a planta.

Apesar da enorme perda de sementes devido a predação por *A. dyspistus*, é possível que as poucas sobreviventes após seu ataque, por terem menor tamanho, germinem mais rápido do que aquelas não atacadas pelo braconídeo. Este efeito foi notado em sementes de *Hymenaea* (Leguminosae) após o ataque por *Rinochemis* spp

(Coleoptera: Curculionidae), podendo ter seu tempo de germinação diminuído pela facilitação da embebição de água por meio do orifício de emergência do inseto (T.M. Lewinsohn, com. pess.). O ataque de sementes de *P. tortum* por *A. dyspistus* pode ter um efeito semelhante, devido também a uma possível facilitação da embebição de água. Isto pode levar a uma distribuição bimodal do tempo de germinação das sementes desta planta, com uma primeira moda correspondendo às sementes atacadas pelo braconídeo e que sobreviveram aos microrganismos, e a segunda às sementes intactas. Neste caso, a contribuição relativa de cada tipo de semente para a demografia de *P. tortum* irá depender das condições do ambiente e de sobrevivência de cada tipo de semente. Assim, em situações que favorecessem as sementes com capacidade de germinação rápida, seriam as sementes pós-ataque de *A. dyspistus* que mais contribuiriam para a geração seguinte. De outra forma, se sementes com maior longevidade fossem privilegiadas, devido por exemplo a condições adversas por ocasião da chuva de sementes, seriam as sementes que escaparam do ataque dos inimigos naturais aquelas mais importantes para reposição de indivíduos na população e/ou colonização de novas áreas.

2.5- Referências Bibliográficas

- Abrahamson, W.G. & Weis, A.E. 1987. Nutritional ecology of arthropod gall makers. pp. 235-258. In Slansky Jr, F. & Rodriguez, J.G. (eds.) Nutritional ecology of insects, mites and spiders. John Wiley & Sons. New York.
- Askew, R.R. 1971. Parasitic insects. Heinemann Educational Books Ltd., London.
- Bronner, R. 1977. Contribution a l'étude histoquimique des tissus nourriciers des zooecidies. Marcellia 40: 1-34

- Carlquist, S. 1982. The use of Ethylenediamine in softening hard plant structures for paraffin sectioning. Stain Technol. **57**: 311-317.
- Darlington, A. 1975. The pocket encyclopaedia of plant galls. Blandford Press.
- Delouche, J.C.; Still, T.W.; Raspel, M & Lienhard, M. 1962. The tetrazólio test for seed viability. Miss. Agric. Exp. Stn. Tech. Bull. **51**: 1-63.
- Fernandes, G.W. 1987. Gall forming insects: their economic importance and control. Revta. bras. Ent. **31**: 379-398.
- Gagné, R.J. 1994. The gall midges of the neotropical region. Cornell University Press. Ithaca.
- Gandar, M.V. 1979. The effect of gall forming moth *Dactylethra siccifolii* (Lepidoptera: Gelechiidae) on *Solanum panduriforme* (Solanaceae). J. Entomol. Soc. S. Afr. **42**: 283-286.
- Guimarães, J.A. 1957. Contribuição ao estudo da Cecidologia Brasileira. Tese Escola Nacional Agronomia. (UFRRJ), Rio de Janeiro.
- Harris, P. 1980. Effects of *Urophora affinis* Frfld. and *U. quadrifasciata* (Meig.). (Diptera: Tephritidae) on *Centaurea diffusa* Lam. and *C. maculosa* Lam. (Compositae). Z. Ang. Entomol. **90**:190-201.
- Infante, F.; Hanson, P. & Wharton, R. 1995. Phytophagy in the genus *Monitoriella* (Hymenoptera: Braconidae) with description of new species. Ann. Entomol. Soc. Amer. **88**: 406-415.
- Iwata, K. 1976. Evolution of instinct. Comparative ethology of Hymenoptera. Amerind Publishing Co. Pvt. Ltd., New Delhi.
- Janzen, D.H. 1971. Escape of *Cassia grandis* L. beans from predators in time and space. Ecology **52**: 964-979.
- Johansen, D.A. 1940. Plant microtechnique. McGraw Hill, New York.

- Macêdo, M.V. & Monteiro, R.F. 1989. Seed predation by a braconid wasp, *Allorhogas* sp. (Hymenoptera). J. New York Entomol. Soc. **97**: 358-362.
- Malyshev, S.I. 1968. Genesis of the Hymenoptera and the phases of their evolution. Methuen & Co. Ltd., London.
- Mani, M.S. 1964. The ecology of plant galls. The Hague, Junk.
- Marsh, P.M. 1991. Description of a phytophagous Doryctine Braconid from Brasil (Hymenoptera: Braconidae). Proc. Entomol. Soc. Wash. **93**: 92-95.
- Price, P.W. 1980. Evolutionary biology of parasites. Princeton University Press. Princeton.
- Quicke, D.J.L. 1997. Parasitic wasps. Chapman & Hall, London.
- Ramirez, W.B. & Marsh, P.M. 1996. A review of the genus *Psenobolus* (Hymenoptera: Braconidae) from Costa Rica, an inquiline fig wasp with brachypterous males, with description of two new species. J. Hym. Res. **5**: 64-72.
- Redfern, M. & Askew, R.R. 1992. Plant galls. Richmond Publishing Co. Ltd.,
- Roeser, K.R. 1962. Die Nadel der Schwarzkiefer-Massen Produkt und Kunstwert der Natur. Mikrokosmos **61**: 33-36.
- Rohfritsch, O. & Shorthouse, J.D. 1978. Population dynamics of the yew gall midge *Toxomyia taxi* (inchbald) (Diptera: Cecidomyiidae). Ecol. Entomol. **3**: 251-263.
- Southgate, B.J. 1979. Biology of the Bruchidae. Annu. Rev. Entomol. **24**: 449-473.
- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. Ann. Rev. Ecol. Syst. **12**: 253-279.
- Weis, A.E. & Abrahamson, W.G. 1986. Evolution of host-plant manipulation by gall makers: ecological and genetic factors in the *Solidago-Eurosta* system. Am. Nat. **127**: 681-695.

Weis, A.E.; Walton, R. & Crego, C.L. 1988. Reactive plant tissue sites and the population biology of gall makers. Annu. Rev. Entomol. **33**: 467-486.

Wharton, R.A. 1993. Bionomics of the Braconidae. Annu. Rev. Entomol. **38**: 121-143.

3- Estrutura de acasalamento e razão sexual no braconídeo fitófago

Allorhogas dyspistus e em seu parasitóide, *Eurytoma* sp.

3.1- Introdução

Os pais aumentam sua aptidão através da variação da razão sexual de sua prole em resposta a diferenças nos custos ou benefícios relativos da produção de filhos e de filhas (Clutton-Brock & Iason, 1986). Assim, se o investimento parental afetar diferencialmente o sucesso reprodutivo esperado da prole dependendo de seu sexo, então, pais capazes de um grande investimento deveriam produzir mais prole do sexo mais afetado (Trivers & Willard, 1973).

A maior parte dos Hymenoptera possui um mecanismo bastante eficiente de regular o sexo de sua prole, a arrenotoquia, situação em que ovos fertilizados originam fêmeas e aqueles não fertilizados geram machos. Este mecanismo permite que fêmeas regulem a razão sexual com muita precisão, e, portanto possibilita a variação adaptativa desta regulação (Chow & Mackauer, 1996), o que é muito difícil para vertebrados (Green *et al.*, 1982), para os quais outros mecanismos são comumente citados como capazes de afetar a razão sexual, como por exemplo mortalidade diferencial.

A teoria de Hamilton (1967), conhecida como competição local por parceiro (em inglês *local mate competition*, LMC), prediz que a razão sexual ótima da prole vai depender do número de colonizadoras de uma mancha de habitat ou recurso. Quando existem poucas colonizadoras a razão sexual ótima é altamente desviada para fêmeas, reduzindo assim a competição entre machos, provavelmente aparentados, por oportunidades de acasalamento. Conseqüentemente, espera-se que conforme o número de fundadoras aumente, e por isso haja menor probabilidade de endocruzamento, a razão

sexual se torne menos desviada para fêmeas (King, 1993) até a razão de 1:1, observada provavelmente na maioria das espécies animais (Clutton-Brock, 1986), em que a seleção favorece pais que investem igualmente em filhas e filhos se ambos têm o mesmo custo de produção (Fisher, 1930).

Em geral, supõe-se que em parasitóides de hábito gregário (ou solitário mas que ocorrem em grupos devido a características do hospedeiro) machos devam manifestar LMC (Nadel & Luck, 1992). Entretanto um pressuposto essencial para a existência de LMC é a ocorrência de acasalamentos na mancha natal (Hamilton, 1967, 1979; Charnov, 1982). Em muitas espécies, entretanto, machos ou fêmeas virgens podem dispersar e copular com indivíduos de outras manchas; tal situação se aproxima da panmixia, quando uma razão sexual mais próxima de 1:1 seria favorecida. Diversos estudos empíricos sobre estrutura de acasalamento, definida geneticamente como o grau de consanguinidade entre os parceiros (Plomin *et al.*, 1980)- que pode ser inferido a partir da frequências de cópulas locais- têm apoiado a previsão de que uma diminuição desta frequência também diminui o desvio para fêmeas (e.g. Suzuki & Hichata, 1985; Kazmer & Luck, 1991).

Entretanto, a maioria dos testes empíricos realizados com parasitóides da teoria de razão sexual baseia-se em várias características do ciclo de vida das espécies ao invés de avaliar diretamente o grau de cópula local. Além disso, como apontado por Hardy (1994), a maioria dos estudos foi desenvolvida sob condições artificiais ou semi-artificiais que reduziram a possibilidade de cópulas não locais (limitando imigração de machos para sítios de emergência) ou, ao contrário, promoveram altas taxas de cópula não local (observação de cópula em populações excepcionalmente densas). Assim, a confiabilidade das estimativas da frequência de acasalamentos não locais é bastante comprometida.

Hardy (1994) apresenta uma revisão sobre a estrutura de acasalamento em parasitóides e sua importância teórica para a definição de uma estratégia ótima de razão sexual. O autor define cópula local parcial como uma estrutura de acasalamento intermediária entre os extremos de panmixia e completa cópula local, originando-se de uma mistura entre acasalamento local e não local. Conclui o autor que a cópula completamente local é provavelmente uma exceção e que a compreensão da evolução da razão sexual será melhorada pela investigação mais extensa das estruturas de acasalamento intermediárias.

Allorhogas dyspistus Marsh (Braconidae) e *Eurytoma* sp (Eurytomidae) são obtidos de sementes de *Pithecellobium tortum* Mart (Leguminosae), uma planta arbustiva amplamente distribuída na restinga de Barra de Maricá, Maricá, Rio de Janeiro. *A. dyspistus* alimenta-se diretamente das sementes enquanto que *Eurytoma* sp parasita larvas e pupas do braconídeo (Macêdo & Monteiro, 1989).

A. dyspistus pode ser considerada uma espécie quasi-gregária, pois além de utilizar sementes agrupadas em frutos (cerca de 20 por fruto), até três indivíduos podem se desenvolver em uma única semente. Conseqüentemente, *Eurytoma* sp, parasitóide solitário, que parasita *A. dyspistus* em taxas de até 95% forçosamente também se apresenta como uma espécie quasi-gregária. Em ambas as espécies o macho espera pela fêmea no local de emergência desta e copula com ela imediatamente após sua saída do fruto.

As características de distribuição do recurso e de comportamento de acasalamento sugerem que tais espécies possam exibir LMC. Em assim sendo, de acordo com a teoria, portanto, espera-se uma razão sexual desviada para fêmeas em ambas as espécies. Para verificar se tais características de história de vida nestas duas espécies são suficientes para predizer sua razão sexual, no presente capítulo examino a estrutura de

acasalamento de *A. dyspistus* e *Eurytoma* sp em termos de comportamento e ocorrência de cópula local, e o padrão de variação temporal e espacial da razão sexual nas duas espécies. Cabe aqui ressaltar que a razão sexual aqui discutida não se relaciona à abordagem de investimento parental e custo de produção de machos e fêmeas.

3.2- Material e Métodos

a- Amostragem e Observações Comportamentais

De junho a agosto de 1995 foram realizadas sete coletas de frutos de *Pithecellobium tortum* Mart. (Leguminosae) na Restinga de Barra de Maricá, Maricá, Rio de Janeiro, Brasil, totalizando 556 frutos coletados de 14 plantas. Devido a disponibilidade variável de plantas com frutos em condições de coleta, coletamos frutos de um número diferente de plantas em cada data: cinco nas primeira e segunda, quatro na terceira, oito na quarta, três na quinta, uma na sexta e duas na sétima. Foram realizadas duas coletas de cada uma de 11 plantas e apenas uma para as três restantes.

As vagens coletadas, separadas por planta, foram levadas para o laboratório e lá acondicionadas em caixas plásticas que eram vistoriadas diariamente para verificação de emergência de adultos. De todos os adultos obtidos anotou-se a espécie, o sexo e a data de emergência.

Emergem destes frutos *Allorhogas dyspistus*, *Eurytoma* sp e, em muito menor número, uma outra espécie de Eurytomidae. Ovos de *A. dyspistus* são colocados em sementes imaturas de frutos ainda bem verdes; a larva alimenta-se de tecido vegetal, e empupa dentro da semente. *Eurytoma* sp coloca seus ovos em sementes atacadas pelo braconídeo, seu hospedeiro tanto na fase larvar quanto na fase de pupa. A outra espécie de Eurytomidae é também parasita de *A. dyspistus* (Macêdo & Monteiro, 1989).

No campo foram realizadas observações sobre o comportamento de oviposição e de acasalamento das duas espécies mais abundantes, *A. dyspistus* e *Eurytoma* sp, totalizando cerca de 40 horas de observação direta *ad libitum* desde as 9 até as 16 horas. Para a verificação do sexo dos indivíduos de *A. dyspistus*, estes foram coletados e levados ao laboratório para observação com lupa. *Eurytoma* sp, contudo, pode ter seu sexo facilmente reconhecido a olho nu uma vez que os machos possuem o abdômen, proporcionalmente ao corpo, menor do que as fêmeas, que ainda têm a parte distal do abdômen mais pontiaguda. Esta diferença no grau de facilidade de reconhecimento do sexo entre as duas espécies fez com que para plantas com frutos em desenvolvimento sincrônico, onde a coleta era simples, fosse possível a observação do sexo das duas espécies de Hymenoptera. Entretanto, nas plantas com frutos desenvolvidos assincronicamente só *Eurytoma* sp teve indivíduos sexados, pois a coleta de *A. dyspistus* exatamente sobre os frutos é bastante difícil em virtude de sua rápida movimentação e coletá-los depois, após sua fuga e possível encontro com outros indivíduos, tornaria duvidosa sua identidade.

b- Razão Sexual, Flutuação Populacional e Ciclo de Vida

A variação da razão sexual observada em adultos recém-emergidos, aqui considerada como a proporção de machos (número de machos / número total de indivíduos da espécie), no tempo foi analisada entre coletas (considerando-se todas as plantas e em cada planta) e dentro de cada coleta (verificando-se cada planta individualmente). Com isso procurou-se diferenciar o padrão de emergência ao longo do ciclo (entre coletas) e em cada coorte de frutos (dentro de cada coleta). Aplicou-se, para análise com todas as plantas entre coletas, um teste de χ^2 para verificação da variação na proporção sexual ao longo do tempo. Para *A. dyspistus* (*A.d.*), só foi possível utilizar os

dados das cinco primeiras datas, devido ao pequeno número de adultos obtidos nas duas últimas. Para *Eurytoma* sp (*E. sp*), entretanto, foram utilizados os dados das sete coletas. Para a comparação entre amostras em cada planta aplicou-se o teste de sinais, para verificar se a razão sexual variou da mesma forma nas diferentes plantas. Visando a minimizar variações amostrais devidas a um pequeno número de insetos que emergia a cada dia, para a análise dentro das coletas, as datas de emergência dos insetos no laboratório foram agrupadas em 4 intervalos, correspondentes, cada um a cerca de uma semana, visto que a emergência dos insetos em laboratório ocorreu por de cerca de um mês. Para o cálculo da razão sexual total todos os insetos de todas as coletas emergidos em laboratório foram considerados para cada espécie.

Para a análise de flutuação da população de *A. dyspistus*, consideramos, devido ao número diferente de sementes coletadas por data, a densidade populacional, obtida da seguinte forma:

$$\text{Densidade } A.d = \frac{N^{\circ} \text{ de } A. d. + N^{\circ} \text{ de } E. sp}{N^{\circ} \text{ de sementes}}$$

A variação relativa da densidade populacional de *Eurytoma* sp foi considerada pela taxa de parasitismo, obtida como se segue:

$$\text{Densidade } E.sp = \frac{N^{\circ} \text{ de } E. sp}{N^{\circ} \text{ de } E. sp + N^{\circ} \text{ de } A. d.}$$

O tempo em que cada fruto apresentava sementes disponíveis para o ataque de *A. dyspistus* foi estimado a partir do acompanhamento da emergência em cerca de 50 frutos individualizados. Supôs-se, para esta estimativa, que o período de ocorrência de emergência dos insetos em laboratório deveria ser similar ao período de oviposição no campo, e portanto indicaria o tempo em que as sementes estariam adequadas ao ataque do braconídeo.

A duração do desenvolvimento larval para ambos os sexos das duas espécies foi estimada pela média do número de dias desde a coleta até a emergência para os cinco últimos indivíduos a emergir em cada uma das cinco primeiras coletas, totalizando 25 machos e 25 fêmeas para cada espécie.

A partir desta estimativa de tempo de desenvolvimento larval obteve-se um intervalo provável em que a prole dos insetos emergidos em cada coleta estaria também emergindo. Para *A. dyspistus* os insetos da primeira coleta teriam sua prole emergindo principalmente nas 4ª e 5ª coletas, os da 2ª nas 5ª e 6ª coletas e assim sucessivamente. Para *Eurytoma* sp os insetos da primeira coleta teriam sua prole emergindo aproximadamente nas 3ª e 4ª coletas, os da 2ª nas 4ª e 5ª coletas e assim por diante. Com estes dados analisamos a correlação entre a densidade dos machos (ou de parasitismo por machos no caso de *Eurytoma* sp) e a razão sexual da prole. Para estas espécies a análise da variação da densidade de machos é importante devido ao seu sistema haplo-diplóide de determinação do sexo, pois a limitação de machos poderia levar a uma variação da razão sexual. A densidade de machos foi calculada como se segue:

$$\text{Para } A. \text{ dyspistus:} \quad D = \frac{\text{Número de machos}}{\text{N}^\circ \text{ total de sementes}}$$

$$\text{Para } Eurytoma \text{ sp:} \quad D = \frac{\text{Número de machos}}{\text{N}^\circ A.d. + \text{N}^\circ E.sp}$$

3.3- Resultados

a- Oviposição, Emergência e Acasalamento

Cada fruto oferece condições para oviposição por *A. dyspistus* por cerca de 10 dias.

Como existe uma assincronia no desenvolvimento dos frutos mesmo dentro de uma mesma planta é possível observar, na grande maioria das plantas, *A. dyspistus* e *Eurytoma* sp na mesma época ovipondo em frutos diferentes de uma mesma planta.

Nas poucas plantas observadas com desenvolvimento sincrônico das vagens, frequentemente aquelas que produziram uma pequena safra de frutos, foi observado que fêmeas de *A. dyspistus* surgem primeiro, em frutos bem verdes com sementes imaturas com cerca de duas semanas de desenvolvimento, buscando sitio para oviposição. Após cerca de 10 a 15 dias chegam então as fêmeas de *Eurytoma* sp, buscando sementes atacadas por *A. dyspistus* para oviposição, e, por último, são observados machos de ambas as espécies nos frutos de *P. tortum* esperando por fêmeas que estão emergindo (Tab. 3.1). Todas as espécies foram observadas tanto pela manhã, desde 9 horas quanto à tarde.

Em 11 plantas com desenvolvimento assincrônico dos frutos observou-se que fêmeas de *Eurytoma* sp eram encontradas com maior frequência sobre frutos pequenos e verdes ainda sem orifícios de emergência, enquanto que os machos foram observados em maior número nos frutos que já tinham pelo menos um orifício de emergência (Tab. 3.2). No primeiro caso as fêmeas estavam buscando sitios de oviposição e no segundo os machos, em frutos mais desenvolvidos, já inclusive com furos de emergência, buscavam fêmeas para cópula.

Tabela 3.1- Frequência de insetos encontrados sobre os frutos de *P. tortum* em função das características destes frutos em 3 plantas com desenvolvimento sincrônico das vagens.

Caracterização dos frutos observados	<i>A. dyspistus</i>		<i>Eurytoma</i> sp	
	Macho	Fêmea	Macho	Fêmea
Só frutos pequenos, verdes e não atacados	0	25	0	0
Só frutos pequenos, verdes e já atacados pelo braconídeo	0	25	0	38
Só frutos com furos de emergência	28	0	35	0

Tabela 3.2- Frequência de machos e fêmeas de *Eurytoma* sp em função do estado do fruto em 11 plantas com desenvolvimento assincrônico das vagens.

Sexo	Condição do fruto	
	Sem orifício de emergência	Com orifício de emergência
Fêmeas	63	1
Machos	1	29

Foram observadas 35 cópulas em *Eurytoma* sp e 29 em *A. dyspistus*. Para ambas as espécies observou-se que fêmeas sempre copulam na mancha natal uma vez que os machos buscam e esperam por fêmeas que estão emergindo para copular com elas logo em seguida. Em cinco ocasiões foram observados machos de *Eurytoma* sp que vistoriaram um fruto apresentando um furo de emergência sendo confeccionado e logo em seguida abandonaram este fruto. Nas cinco oportunidades constatou-se que eram também machos que estavam emergindo.

A. dyspistus agrega-se em grupos de até 8 machos ($X=5.3 \pm 1.4$, $n=7$) em torno do sítio de emergência de uma fêmea mas apenas um macho copula com esta fêmea. Apesar deste grande número de indivíduos não foi observado comportamento agonístico. *Eurytoma* sp, ao contrário, exibe um comportamento agressivo tipicamente de defesa do sítio de emergência da fêmea para acasalamento. Apenas um macho permanece no sítio, defendendo-o principalmente com as perna protorácicas e exibindo movimentos vibratórios de asas. O tamanho parece ser um dos principais fatores na determinação do macho vencedor (capítulo 4). Para ambas as espécies foi observado que o macho que copula com a fêmea ajuda-a durante sua emergência, puxando-a, com suas pernas protorácicas, do fruto através do furo de emergência por ela construído. O tempo de duração do acasalamento, desde o encontro de uma fêmea em início de confecção do furo de emergência até o final da cópula propriamente dita, é de difícil definição, pois, na maioria dos casos, a observação teve início quando o macho já esperava pela fêmea.

Entretanto, já foram observados tempos de espera de até 2 horas para as duas espécies. A cópula propriamente dita, contudo, não dura mais do que um a dois minutos para os dois himenópteros.

Machos de ambas as espécies foram observados deslocando-se entre frutos de diferentes indivíduos de *P. tortum*.

b- Ciclo de vida e flutuação das populações

Machos e fêmeas de *A. dyspistus* tiveram tempo de desenvolvimento maiores que *Eurytoma* sp (Fig. 3.1). A duração do ciclo das fêmeas de *A. dyspistus* foi significativamente maior que o dos machos ($t= 3,589$, $n= 25$, $P< 0,05$). Para *Eurytoma* sp a diferença observada não foi significativa ($t= 1,653$, $n=25$, $P> 0,05$).

Na primeira coleta realizada *A. dyspistus* apresentou uma densidade de 0,3 indivíduos por semente, foi aumentando até a quinta coleta, quando chegou a 1,0, e diminuiu até chegar a 0,1 na última coleta (Fig. 3.2). A densidade de *Eurytoma* sp iniciou alta, em 0,75, diminuiu até a terceira coleta, quando chegou a 0,6, e depois disto só aumentou, chegando a 0,95 na última data (Fig. 3.2).

As densidades de machos de *A. dyspistus* e de *Eurytoma* sp também variaram bastante ao longo do ciclo populacional, sendo esta variação maior na primeira espécie (Fig. 3.3) do que na segunda (Fig. 3.4).

c- Razão sexual

Considerando-se todos os insetos obtidos nas sete coletas a razão sexual foi próxima da igualdade para ambas as espécies, 0.51 (895 machos e 856 fêmeas) para *A. dyspistus* e 0.52 (2074 machos e 1947 fêmeas) em *Eurytoma* sp.

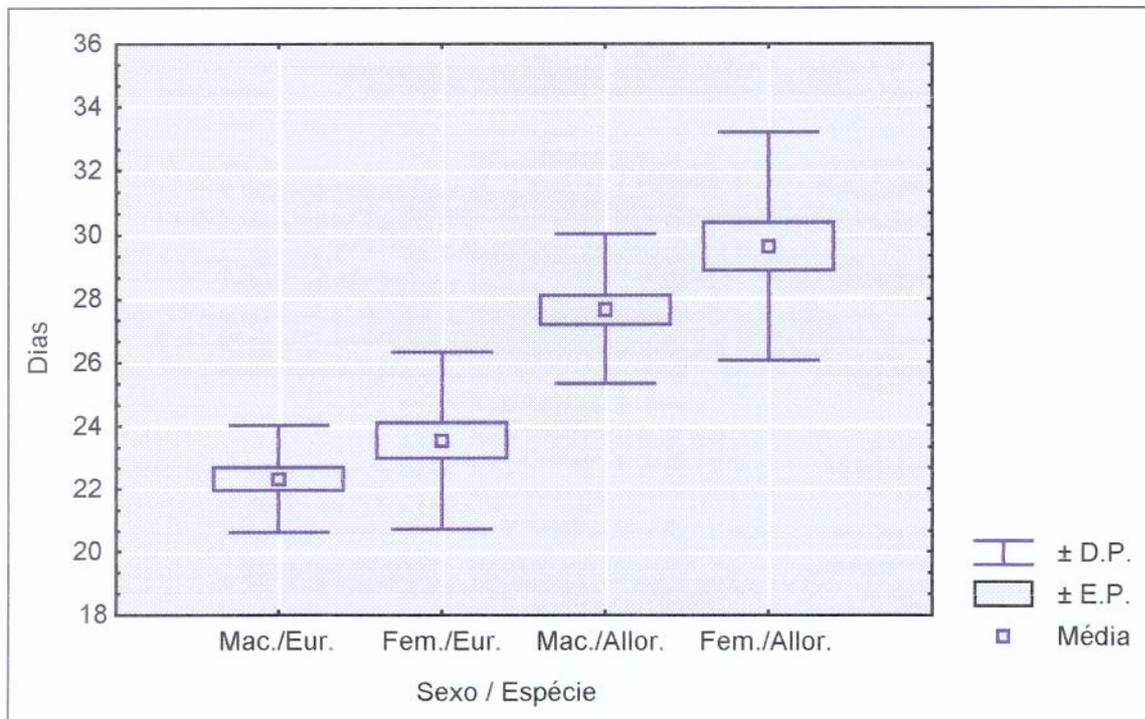


Figura 3.1- Média, erro padrão e desvio padrão para a duração do ciclo de vida de fêmeas e machos de *Eurytoma* sp e *A. dyspistus*. Estas médias não são significativamente diferentes entre os sexos para a primeira espécie e o são para a segunda.

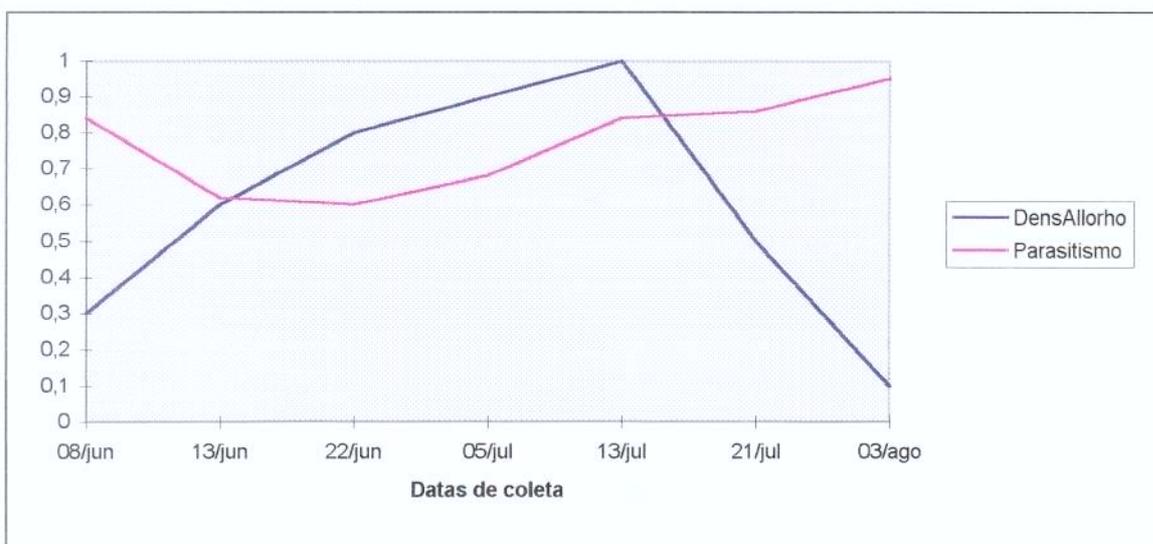


Figura 3.2- Variação da densidade de *A. dyspistus* e do parasitismo de *Eurytoma* sp ao longo das coletas.

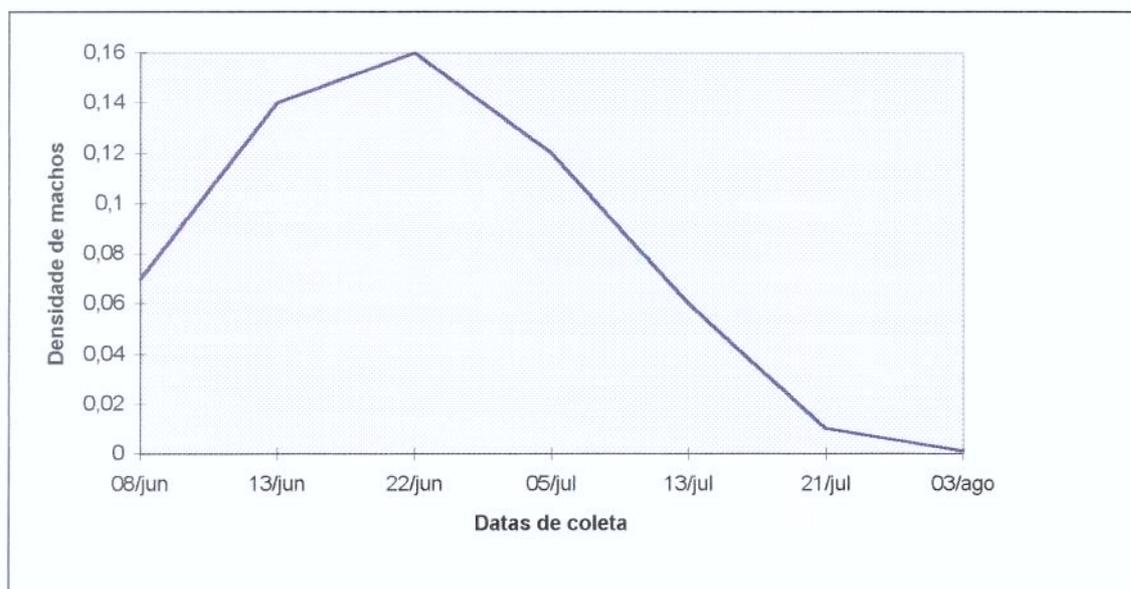


Figura 3.3- Variação da densidade de machos de *A. dyspistus* ao longo das coletas.

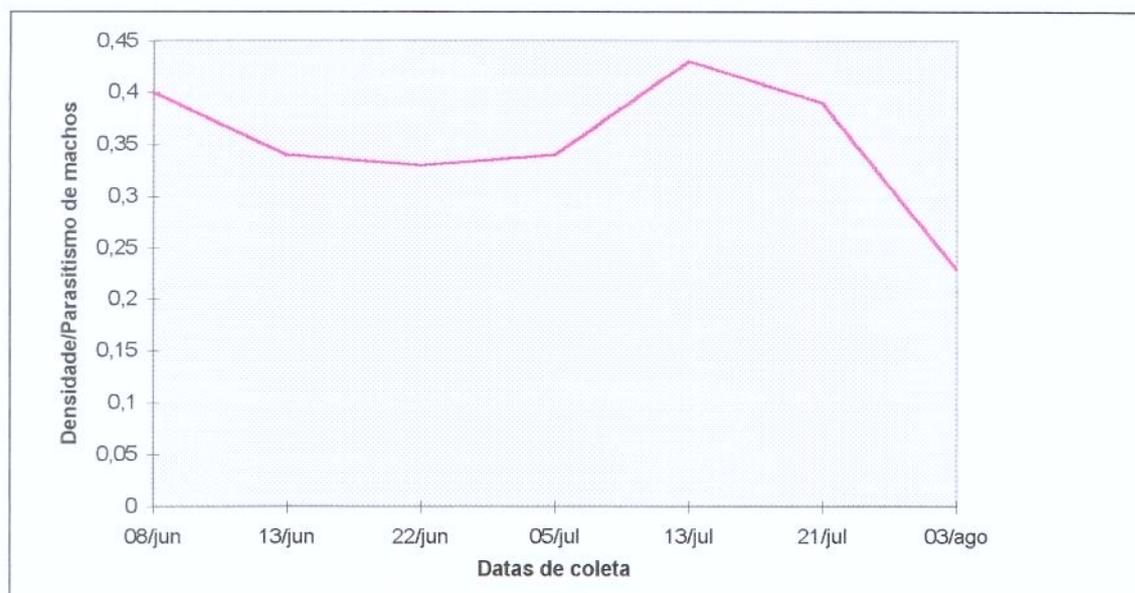


Figura 3.4- Variação da densidade/parasitismo por machos de *Eurytoma* sp ao longo das coletas.

Em *A. dyspistus* a razão sexual variou significativamente ao longo do tempo ($\chi^2 = 110,05$; $gl= 4$; $P= 0$) (Tab. 3.3), sendo evidente que machos emergem antes das fêmeas (Fig. 3.5). Este padrão é reforçado pela análise dentro de cada coleta, onde em todos os casos a razão sexual foi desviada para machos nos dois primeiros intervalos de emergência e no último a maioria desviada para fêmeas (Fig. 3.6).

Eurytoma sp mostra uma tendência de emergência igualitária nas primeiras coletas e uma maior emergência de fêmeas principalmente na última (Fig. 3.5). Assim, não há variação significativa na proporção sexual ao longo do tempo se considerando apenas as 6 primeiras coletas ($\chi^2= 8,13$; $gl= 5$; $P> 0,05$), tornando-se esta variação significativa com a inclusão da última coleta ($\chi^2= 29,37$; $gl= 6$; $P<0,001$) (Tab. 3.3).

A variação no tempo dentro de cada coleta para *Eurytoma* sp não mostra um padrão tão claro como aquele de *A. dyspistus*. Não há uma tendência de emergência anterior dos machos (Fig. 3.7). A ausência desta diferença está de acordo com os tempos médios de desenvolvimento da Figura 3.1.

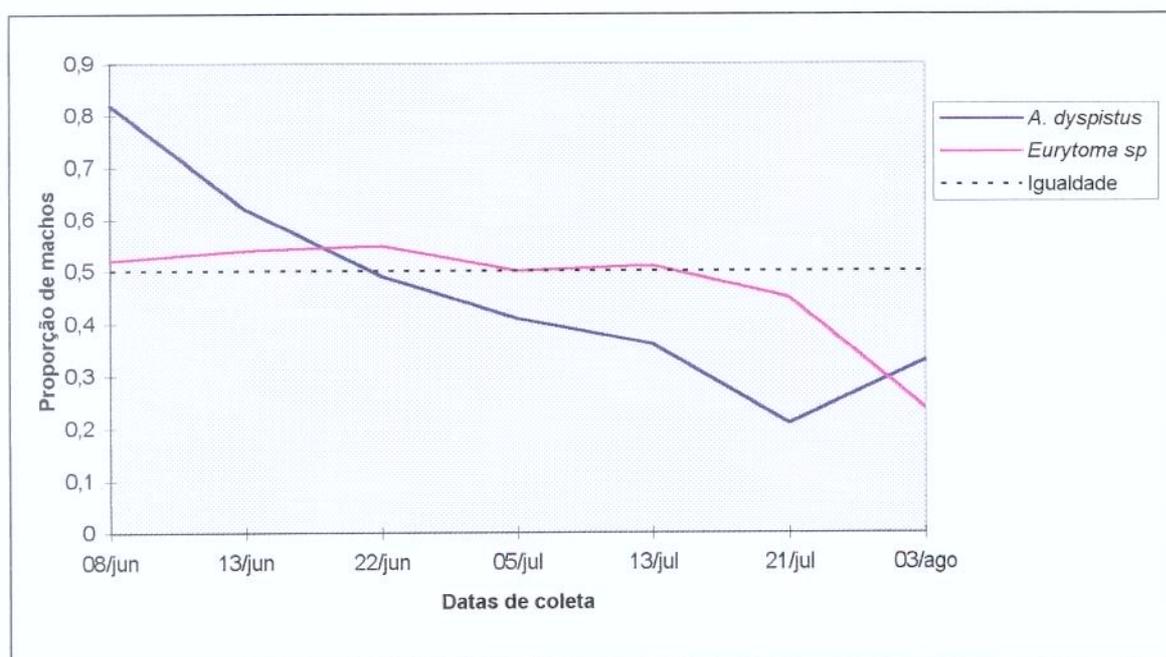


Figura 3.5- Variação da razão sexual de *Allorhogas dyspistus* e de *Eurytoma* sp ao longo das 7 coletas realizadas.

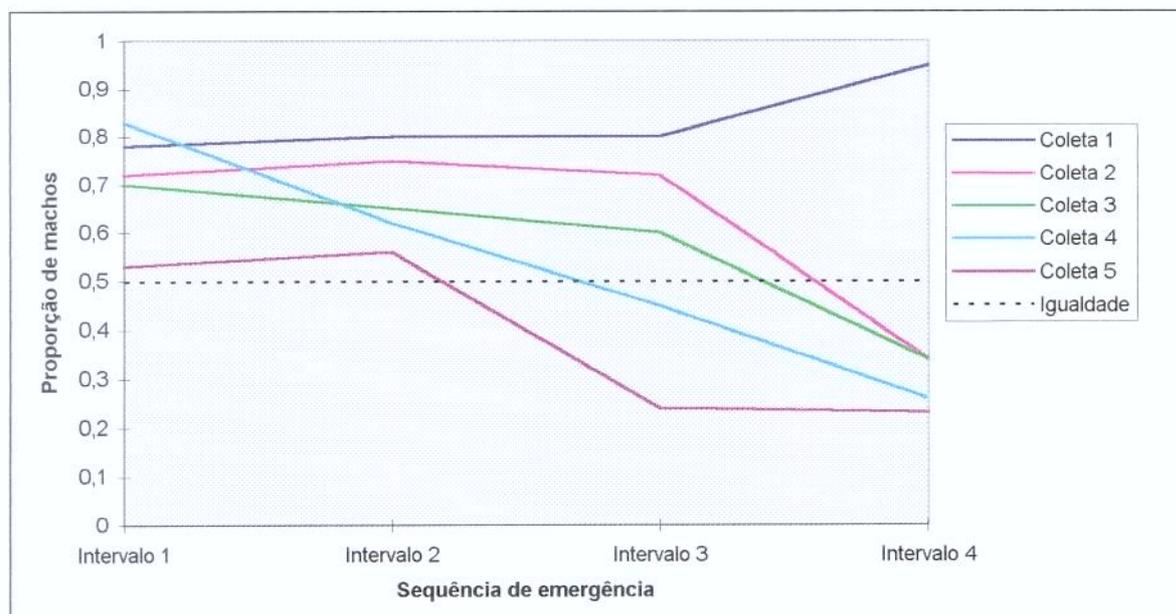


Figura 3.6- Variação da razão sexual de *A. dyspistus* em cada coleta (1,2,3,4 e 5) ao longo do tempo de emergência em laboratório, dividido em quatro intervalos.

Tabela 3.3- Número de machos e de fêmeas de *A. dyspistus* e de *Eurytoma* sp nas 7 coletas de frutos de *P. tortum*.

Coleta	<i>A. dyspistus</i>		<i>Eurytoma</i> sp	
	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas
1	117	25	250	227
2	277	173	408	342
3	193	199	326	264
4	257	363	678	675
5	47	82	356	338
6	3	11	39	48
7	1	3	17	53

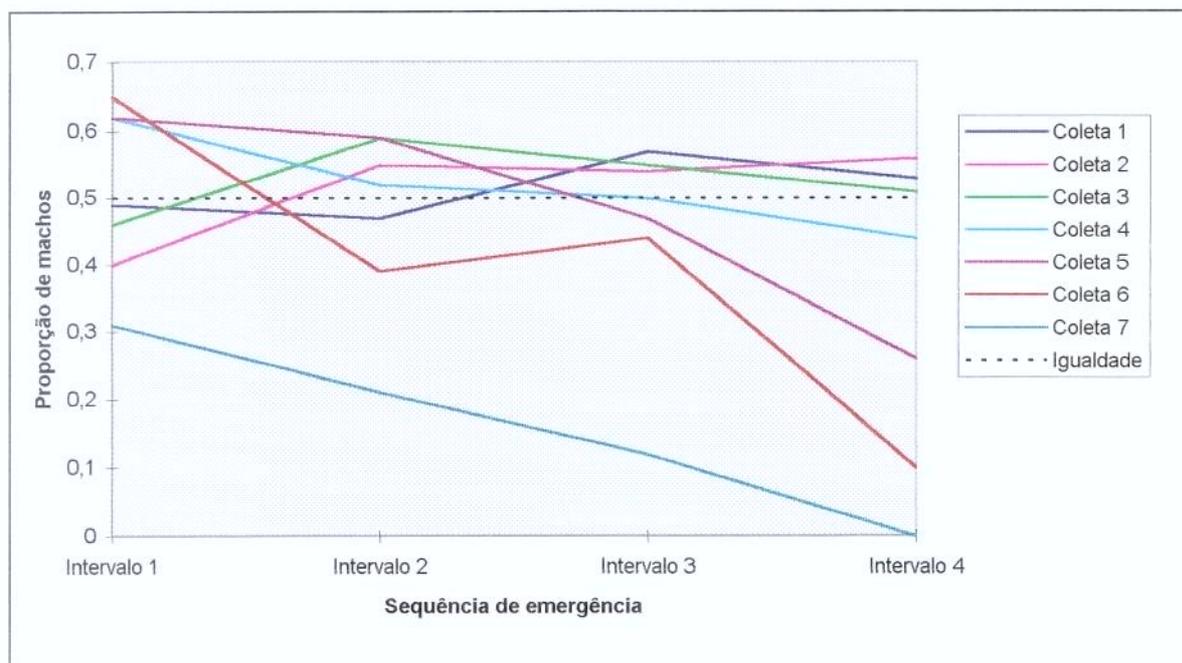


Figura 3.7- Variação da razão sexual de *Eurytoma* sp em cada coleta (1,2,3,4 e 5) ao longo do tempo de emergência em laboratório, dividido em quatro intervalos.

A razão sexual da prole de *A. dyspistus*, apesar de não apresentar valor estatisticamente significativo ($r = -0,76$, $n=4$, $P = 0,059$), provavelmente devido ao pequeno número amostral, parece responder de maneira sensível à variação da densidade de machos da geração parental, ou seja, daquela que a precedeu no intervalo aproximado de seu ciclo de vida. Assim é provável que mais machos na geração parental produzam uma prole com razão sexual menor (ou seja, com relativamente menos machos). A razão sexual do braconídeo também não se mostra significativamente correlacionada com a densidade total dos indivíduos ($r = -0,53$, $n = 7$, $P > 0,05$).

Eurytoma sp mostrou correlação negativa estatisticamente significativa entre a taxa de parasitismo e a razão sexual ($r = -0,80$, $n = 7$, $P < 0,05$). Contudo, a densidade de machos da população parental, não foi significativamente correlacionada com a razão sexual da prole ($r = -0,55$, $n = 5$, $P > 0,05$).

A razão sexual variou bastante também entre plantas e mesmo em uma mesma planta entre períodos diferentes, sendo evidente que para *A. dyspistus* a razão sexual tende a diminuir ao longo do tempo (Tab. 3.4) ($Z = 2,412$, $n = 11$, $P = 0,16$). Em

Eurytoma sp, contudo, apesar de haver variação entre plantas e entre datas em uma mesma planta também ser observada, não há evidência de qualquer tendência nestas diferenças (Tab. 3.4) ($Z= 0,87$, $n= 12$, $P= 0,39$).

Tabela 3.4- Razão sexual de *A. dyspistus* e *Eurytoma* sp nas duas coletas realizadas para cada planta.

Planta	Razão Sexual			
	<i>A. dyspistus</i>		<i>Eurytoma</i> sp	
	Primeira Coleta	Segunda Coleta	Primeira Coleta	Segunda Coleta
1	0.37	0.40	0.31	0.36
2	0.93	0.58	0.58	0.41
3	0.84	0.60	0.57	0.50
4	0.45	0.35	0.62	0.57
5	0.35	0.33	0.61	0.58
6	0.32		0.56	
7	0.66	0.59	0.33	0.49
8	0.87	0.61	0.54	0.59
9	0.60	0.45	0.49	0.53
10	0.81	0.36	0.54	0.52
11	0.64	0.55	0.58	0.47
12	0.73	0.62	0.58	0.48
13	0.25		0.42	
14			0.45	0.31

3.4- Discussão

a- Comportamento de acasalamento e razão sexual

Em parasitóides a ocorrência de acasalamento no sítio de emergência é bastante comum em espécies gregárias e solitárias que vivem em hospedeiros gregários ou que

vivem em manchas discretas (Godfray, 1994) como é o caso de *A. dyspistus* e *Eurytoma* sp. A espera de machos por fêmeas é possível, segundo o autor, se estas se desenvolvem em sitios de emergência previsíveis e detectáveis. Tal estratégia será favorecida em casos em que fêmeas só copulam uma vez, como observado para os dois microhimenópteros aqui estudados, ou se existe vantagem da precedência de esperma para o primeiro macho a copular.

Em ambas as espécies o recurso, fêmeas virgens, é bastante localizado e, portanto, defensável, o que, segundo Otte & Joern (1975), seria uma das condições que predisporia ambas à territorialidade. Entretanto, enquanto que *Eurytoma* sp. exibe comportamento territorial típico com defesa de território (cap. 4), definido como qualquer área defendida (Itô, 1980), isto não é observado para *A. dyspistus*. É possível que esta diferença de comportamento seja devida, em parte, à diferença na razão sexual entre as duas espécies. Em *Eurytoma* sp. a proporção de machos é próxima de 0,5 na quase totalidade das observações, fazendo com que o custo da defesa do território seja menor do que o benefício obtido pelas cópulas exclusivas e possivelmente por repetidas cópulas se forem ganhos vários territórios. A protandria verificada em *A. dyspistus*, entretanto, eleva bastante a razão sexual no início da fase de emergência; assim, o custo da defesa se tornaria muito elevado devido a grande densidade de competidores. Tal condição favoreceria a redução da defesa agressiva, como no modelo bastante similar proposto por Alcock (1977). Para parasitóides há evidências de que disputas agressivas são menos comuns em espécies que atacam maiores agregações do hospedeiro, possivelmente porque uma maior número de machos presentes nestas agregações torna a defesa do território desvantajosa (Godfray, 1994).

b- Emergência, Estrutura de Acasalamento e Razão Sexual

Apesar de cada fruto, individualmente, encontrar-se em fase adequada ao ataque dos braconídeos por apenas poucos dias, a assincronia no desenvolvimento dos frutos de uma mesma planta e entre diferentes plantas faz com que haja recursos disponíveis por um longo período de tempo, de pelo menos dois meses. Tal defasagem ocasiona a emergência de indivíduos de ambos os sexos e espécies durante grande parte do período de frutificação de *P. tortum*. O acasalamento e a oviposição também foram observados, para ambas as espécies, durante quase todo o período do estudo, o que indica que as gerações são contínuas. Em gerações contínuas com tamanho populacional constante não deve existir vantagem para a protandria, uma vez que machos tenderão a ter o mesmo sucesso reprodutivo quando quer que eles emerjam, ao contrário de populações com tamanhos que variam ou sazonalmente ou esporadicamente (Godfray, 1994) como é o caso de *A. dyspistus*.

Em *A. dyspistus* a protandria, emergência de machos precedendo a de fêmeas (Wiklund & Fagerström, 1977), verificada em cada coorte de frutos pode ser explicada, em parte, pelo ciclo de vida mais longo das fêmeas, o que retardaria sua emergência, mecanismo amplamente difundido entre os parasitóides (King, 1988). Entretanto, este fator, *per se*, não explica a razão sexual maior do que 0,5, desviada para machos, no início da frutificação e menor do que 0,5, desviada para fêmeas, no final dela. A tendência de haver mais fêmeas produzidas com a maior densidade de machos na geração parental sugere a possibilidade que, no início da estação, as fêmeas fundadoras sejam em sua maioria não fecundadas e conseqüentemente gerem mais ovos haplóides, que originam machos. Conforme a densidade de machos vai aumentando, maior número de fêmeas pode ser fecundada e, por conseguinte, mais ovos fertilizados podem ser colocados, originando cada vez mais fêmeas. Assim a variação da razão em *A. dyspistus*

ao longo do ciclo populacional deve refletir a flutuação do número de machos, possibilidade já descrita em Waage & Godfray (1984). Em laboratório a maioria das fêmeas de himenópteros parasitóides ovipõe quando ainda virgem, produzindo ovos machos (Godfray, 1994). Em algumas das espécies estudadas (e.g. Strand, 1989) foi observado que embora a razão sexual da prole seja afetada, o comportamento de oviposição, diferenciado entre ovos fertilizados e não fertilizados, não é afetado. Este fato revela que fêmeas não fecundadas ainda tentam fertilizar seus ovos durante a oviposição, apresentando uma pausa durante a colocação do ovo somente observada para ovos fêmeas, ainda que só ovos machos possam ser colocados. Também há evidências, grande parte vinda de parasitóides Braconidae, de que se fêmeas não copulam cedo na vida tornam-se não receptivas para machos e assim só produzem ovos machos (Godfray, 1994). Este tipo de determinação de sexo da prole, em virtude da impossibilidade de escolha, é chamada de alocação sexual restritiva.

O padrão observado sugere um mecanismo capaz de “gerar” a protandria, tornando-a possível inclusive em um habitat que, apesar de sazonal, permite a ocorrência de gerações sobrepostas. Em assim sendo, o desvio inicial para machos não seria um resultado da regulação do sexo da prole pelas mães, mas simplesmente por falta de fecundação, uma alocação sexual restritiva. Portanto, haveria diferenças significativas entre as razões sexuais das proles, no começo poucas proles com qualquer número de fêmeas, uma vez que muitas fêmeas teriam uma restrição na alocação sexual da prole em virtude de sua virgindade. Possivelmente ao longo do ciclo populacional não haveria diferença entre as proles de fêmeas fecundadas, uma vez que é difícil, na maioria dos casos, que fêmeas fecundadas avaliem a proporção de fêmeas com oviposição restrita. Assim, a razão sexual da prole de fêmeas fecundadas refletiria uma proporção média de fêmeas restritas ao longo do tempo evolutivo (Godfray, 1994). Contudo, podem haver

medidas indiretas que uma fêmea utilize para avaliar a proporção de fêmeas restritas, como por exemplo o número de machos em corte encontrados por ela (Godfray, 1994).

Singer (1982), propõe que, em borboletas, a seleção para protandria *per se* só pode ocorrer quando as gerações são discretas, uma vez que, com gerações sobrepostas os machos não podem ser selecionados para emergir antes das fêmeas, o que restringiria a protandria a habitats sazonais onde as gerações são discretas. Entretanto, em microhimenópteros o estudo da razão sexual em populações com gerações sobrepostas restringe-se a um estudo, Werren & Charnov (1978), e, como os próprios autores apontam, mais estudos são necessários para elucidação da questão. Godfray (1994) comenta que a maioria dos modelos de razão sexual assume gerações discretas e, assim, ignoram as complicações da sobreposição de gerações e diferenças de longevidade entre os dois sexos.

A correlação negativa significativa entre taxa de parasitismo e razão sexual de *Eurytoma* sp pode ser explicada pelo fato de que quando há taxas muito altas de parasitismo, muitos hospedeiros sub-ótimos, menores, são parasitados e, nestes, principalmente machos poderiam desenvolver-se. A razão sexual desviada para machos em manchas somente de hospedeiros pobres em qualidade, já foi registrada para *Lariophagus distinguendus* (Werren & Simbolotti, 1989). Entretanto, somente estudos detalhados de campo ou laboratório sobre decisão de oviposição poderiam responder se a variação da razão sexual observada é realmente um reflexo da variação da qualidade do hospedeiro utilizado e qual o mecanismo envolvido nesta resposta. A manipulação da razão sexual da prole já foi empiricamente demonstrada por vários autores (revisada em King, 1987, 1993), mas outros mecanismos também podem levar a variação na razão sexual, como por exemplo mortalidade diferencial.

c- Considerações Finais

O comportamento de acasalamento e a distribuição do recurso destas duas espécies poderiam levar a errônea suposição de que uma razão sexual desviada para fêmeas seria esperada. Entretanto, o pressuposto essencial para a existência de LMC, e, conseqüentemente, de desvio para fêmea, é a cópula entre indivíduos aparentados e, portanto, confinada à mancha natal (Hamilton, 1967; Charnov, 1982). Em ambas as espécies verificamos a ocorrência de dispersão de machos, a possibilidade de dispersão de fêmeas virgens principalmente ao final do ciclo, quando poucos machos emergem e um padrão de emergência dos indivíduos que dificulta bastante a cópula entre irmãos, o que levaria à classificação destas estruturas de acasalamento como intermediárias (*sensu* Hardy, 1994). Esta situação aproxima as populações da panmixia, onde a razão sexual esperada é de 1:1, ou 0,5 se considerarmos a proporção de machos (Fisher, 1930). Para *A. dyspistus* e *Eurytoma* sp a razão sexual total foi bastante próxima da igualdade, estando, assim, de acordo com a teoria de razão sexual. Contudo, ambas as espécies apresentam grande variação espacial (manchas bem definidas) e temporal (gerações sobrepostas) na razão sexual. Esta variação ocasiona uma probabilidade diferenciada, e em alguns casos impossibilidade, de encontro para quaisquer dois indivíduos de sexos diferentes. Assim, talvez na abordagem do estudo de espécies com estas características de certo grau isolamento espacial e temporal devam ser incorporados mais estes dois parâmetros aos modelos, o que levaria a uma menor importância do cálculo da razão sexual total.

Na tabela apresentada por Hardy (1994) com as combinações das estruturas de acasalamento com a qualidade do hospedeiro e as previsões das razões sexuais, *A. dyspistus*, com acasalamento local parcial, cópula aleatória dentro da mancha e recurso uniforme tem uma razão sexual prevista menos desviada para fêmeas, pois o efeito da

cópula não local é bastante grande. *Eurytoma* sp, por suas características de estrutura de acasalamento parcial com cópula aleatória na mancha e recurso variável, também tem previsão de maior razão sexual do que a prevista em condições de LMC, podendo mesmo ser desviada para machos em manchas ricas em hospedeiros pobres, o que pode ser o caso de plantas onde o parasitismo é alto e possivelmente mais hospedeiros menores são utilizados. Num modelo proposto por Ikawa *et al.* (1993) a maior probabilidade de acasalamento não local leva progressivamente ao aumento da razão sexual em manchas pobres e sua diminuição em manchas com hospedeiros de maior qualidade.

Assim, os resultados encontrados para *A. dyspistus*, uma espécie fitófaga dentro de um grupo essencialmente entomófago, os Braconidae, bem como aqueles obtidos para *Eurytoma* sp, não divergem dos gerais encontrados para Hymenoptera parasitóides.

Contudo, verificamos para ambas as espécies uma grande variação na razão sexual ao longo do ciclo fenológico do recurso. Esta variação pareceu correlacionada com a densidade de machos em *A. dyspistus* e com taxa de parasitismo em *Eurytoma* sp. Assim é importante salientar que muitas variáveis podem agir sobre a razão sexual de populações naturais e estudos detalhados de campo podem ser muito valiosos para uma avaliação realista do papel relativo destas variáveis na natureza.

Cabe ainda ressaltar que os resultados obtidos neste trabalho indicam que em estudos de campo é extremamente importante o acompanhamento do ciclo da população pois só assim é possível a compreensão ampla dos padrões encontrados e dos processos operantes.

3.5- Referências Bibliográficas

- Alcock, J. 1977. The evolution of intra-specific diversity in male reproductive strategies in some bees and wasps. In Otte, D. (ed.). Reproductive competition, mate choice, and sexual selection. Academic Press. New York.
- Charnov, E.L. 1982. The theory of sex allocation. Monographs in population biology 18. Princeton University Press, Princeton
- Chow. A. & Mackauer, M. 1996. Sequential allocation of offspring sexes in the hiperparasitoid wasp, *Dendrocerus carpenteri*. Anim. Behav. **51**: 859-870.
- Clutton-Brock, T.H. 1986. Sex ratio variation in birds. Ibis. **128**: 317-329.
- Clutton-Brock, T.H. & Iason, G.R. 1986. Sex ratio variation in mammals. Quart. Rev. Biol. **61**: 339-374.
- Fisher. R.A. 1930. The genetical theory of natural selection. Clarendon Press, Oxford.
- Godfray, H.C.J. 1994. Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology. Princeton Univ. Press, New Jersey.
- 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 wasp and other insects. pp. 167-220. In Blum, M.S. & Blum N.A. (eds). Sexual selection and reproductive competition in insects. Academic Press, New York.
- Hardy, I.C.W. 1994. Sex ratio and mating struture in parasitoid Hymenoptera. Oikos **69**: 3-20.

- Ikawa, T.; Shimada, M.; Matsuda, H. & Okabe, H. 1993. Sex allocation of parasitic wasps: local mate competition, dispersal before mating and host quality variation. J. Evol. Biol. **6**: 79-94.
- Itô, Y. 1980. Comparative ecology. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Kazmer, D.J. & Luck, R.F. 1991. The genetic-mating structure of natural and agricultural populations of *Trichogramma*. pp. 23-27. **In** Wajnberg, E. & Vinson, S.B. (eds). Proc. 3rd Int. Symp. *Trichogramma* and other egg parasitoids. San Antonio (Tx. USA). INRA. Paris.
- King, B.H. 1987. Offspring sex ratio in parasitoid wasps. Quart. Rev. Biol. **62**: 367-396.
- King, B.H. 1988. Sex-ratio manipulation in response to host size by the parasitoid wasp *Spalangia cameroni*: a laboratory study. Evolution **42**: 1190-1198.
- King, B.H. 1993. Sex ratio manipulation by parasitoid wasp, pp. 418-441. **In** Wrensch, D.L. & Ebbert, M.A. (eds). Evolution and diversity of sex ratio in insects and mites. Chapman and Hall, New York.
- Macêdo, M.V. & Monteiro, R.F. 1989. Seed predation by a braconid wasp, *Allorhogas* sp. (Hymenoptera). J. New York Entomol. Soc. **97**: 358-362.
- Nadel, H. & Luck, R.F. 1992. Dispersal and mating structure of a parasitoid with a female-biased sex ratio: implications for theory. Evol. Ecol. **6**: 270-278.
- Otte, D. & Joern, A. 1975. Insect territoriality and its evolution: population studies of desert grasshoppers on creosote bushes. J. Anim. Ecol. **44**: 29-54.
- Parker, G.A. 1978. Evolution of competitive mate searching. Annu. Rev. Entomol. **23**: 173-196.
- Plomin, R.; De Fries, J.C. & McClearn, G.E. 1980. Behavioral Genetics: A Primer. Freeman, San Francisco.

- Singer, M.C. 1982. Sexual selection for small size in male butterflies. Am. Nat. **119**: 440-443.
- Strand, M.R. 1989. Oviposition behaviour and progeny allocation of the polyembryonic wasp *Copidosoma floridanum* (Hymenoptera: Encyrtidae). J. Ins. Behav. **2**: 355-369.
- Suzuki, Y & Hiehata, K. 1985. Mating systems and sex ratios in the egg parasitoids, *Trichogramma dendrolimi* and *T. papilionis* (Hymenoptera: Trichogrammidae). Anim. Behav. **33**: 1223-1227.
- Trivers, R.L. & Willard, D.E. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. Science **179**: 90-92.
- Waage, J.K. & Godfray, H.C.J. 1984. Reproductive strategies and population ecology, pp. 449-470. In Sibly, R.M. & Smith, R.H. (eds). Behavioural ecology. - 25th Symp. British Ecol. Soc. Read. Blackwell Scient. Pub., Oxford.
- Werren, J.H. & Simbolotti, G. 1989. Combined effects of host quality and local mate competition on sex allocation in *Lariophagus distinguendus*. Evol. Ecol. **3**: 203-213.
- Werren, J.H. & Charnov, E.L. 1978. Facultative sex ratios and population dynamics. Nature **272**: 349-350.
- Wiklund, C. & Fagerström, T. 1977. Why do males emerge before females? A hypothesis to explain incidence of protandry in butterflies. Oecologia **31**: 153-158.

4- Dimorfismo sexual de tamanho em *Allorhogas dyspistus* Marsh (Braconidae) e em seu parasitóide *Eurytoma* sp (Eurytomidae)

4.1- Introdução

A diferença básica entre machos e fêmeas é o tamanho relativo de seus gametas. Entretanto, muitas características sexuais secundárias, direta ou indiretamente relacionadas à reprodução, acentuam o dimorfismo macho-fêmea. Normalmente tais características refletem diferenças nos papéis específicos dos dois sexos. Assim, se machos não contribuem com mais do que o esperma para a reprodução e se a fertilização é interna, não necessitando de grande quantidade de gametas, eles tenderiam a ser menores do que as fêmeas cujos gametas são mais dispendiosos.

Esta relativa economia energética dos machos no investimento em gametas possibilita o investimento em estratégias reprodutivas alternativas, tais como agressões intra-machos, guarda de fêmeas, territorialidade e aumento da mobilidade (Parker, 1978).

Dentre as características mais comumente encontradas definindo o dimorfismo sexual temos o tamanho. Este dimorfismo é bem estudado para vários grupos de vertebrados como mamíferos (Alexander *et al.*, 1979; Clutton-Brock *et al.*, 1977; Ralls, 1976), aves (Greenwood & Wheeler, 1985) e répteis (Berry & Shine, 1980; Carothers, 1984; Stamps, 1983). Recentemente Andersson (1994) revisou a ocorrência e causas do dimorfismo sexual de tamanho para vários taxa.

Em espécies de insetos o dimorfismo sexual de tamanho em que fêmeas são maiores do que machos é a situação mais comum (Richards, 1927), provavelmente devido a um aumento na fecundidade para fêmeas relativamente maiores (Godfray, 1994;

Honek, 1993). Wiklund & Karlsson (1988 e 1990) salientam que este padrão em borboletas da família Satyridae está associado a uma característica específica das fêmeas, a fecundidade, e provavelmente resulta mais da variação no tamanho de fêmeas e da seleção para fêmeas maiores do que de variação no tamanho de machos e seleção para machos menores. Em microhimenópteros parasitóides fêmeas também são maiores do que machos na maioria das espécies da maior parte das famílias (Hurlbutt, 1987). Petersen & Hardy (1996) salientam inclusive que além da fecundidade, o tamanho maior de fêmeas pode influenciar outros componentes de sua aptidão, como por exemplo, maior capacidade de encontrar hospedeiros e de parasitar indivíduos maiores (e.g. Boldt, 1974).

Há muita discussão sobre o papel e intensidade dos mecanismos de seleção natural que agem sobre o dimorfismo sexual (Moore, 1990). Em muitos casos a seleção sexual deve ser uma forte pressão para a evolução das características que determinam o dimorfismo sexual. Segundo Matthews & Matthews (1978) dois tipos de seleção sexual são os principais: a seleção inter-sexual (ou epigâmica), em que normalmente fêmeas escolhem machos com certas características, e a intra-sexual, que ocorre frequentemente através da competição entre machos por parceiras. Combates entre machos podem resultar em machos maiores do que o esperado, o que não significa, automaticamente, que eles serão maiores do que as fêmeas, visto que pressões mais intensas podem também agir sobre as fêmeas (Ralls, 1976).

Machos de *Allorhogas dyspistus* (Braconidae), que se alimenta de sementes de *Pithecellobium tortum* Mart. (Leguminosae) na restinga de Barra de Maricá, Rio de Janeiro (Macêdo & Monteiro, 1989), e de *Eurytoma* sp (Eurytomidae), parasitóide do braconídeo, esperam por fêmeas nos sítios de emergência destas, sendo que na primeira espécie não é observado comportamento agressivo entre os machos, ao contrário da

segunda, onde a disputa por fêmeas é bastante agressiva (cap. 3). O braconídeo se alimenta de sementes as quais têm tamanhos semelhantes e quantidade de alimento muito superior àquela necessária para o completo desenvolvimento de um até três indivíduos, sendo um o mais comumente observado nas sementes infestadas. O euritomídeo, entretanto, utiliza completamente seu indivíduo hospedeiro, podendo ovipor desde a fase de ovo até a pupa de *A. dyspistus* (Macêdo & Monteiro, 1989).

Espécies com agressões macho-macho devem apresentar maior dimorfismo sexual de tamanho tendendo para este sexo do que aquelas que não apresentam tal comportamento (Hurlbutt, 1987). Assim neste trabalho, devido à diferença acima descrita em relação ao comportamento de acasalamento das duas espécies procurou-se verificar se na espécie com comportamento de defesa de sítio de emergência de fêmea, *Eurytoma* sp, o tamanho era fator importante na definição do vencedor da disputa e, em sendo, como é comum para espécies com esta característica, se ela apresenta um dimorfismo sexual de tamanho com machos maiores, diferentemente do esperado para a espécie sem tal comportamento, *A. dyspistus*.

4.2- Material e Métodos

De junho a agosto de 1995 foram realizadas 7 coletas de número variado de frutos jovens em 10 indivíduos de *Pithecellobium tortum* na restinga de Barra de Maricá, Maricá, Rio de Janeiro. Estes frutos foram separados por planta e acondicionados em caixas plásticas. Diariamente todos os insetos emergidos eram retirados das caixas, imediatamente fixados em álcool 70% e separados por espécie e sexo. Do total de adultos obtidos foram separados 180 machos e 180 fêmeas de *Eurytoma* sp e 90 machos

e 89 fêmeas de *Allorhogas dyspistus* provenientes de 3 plantas. Destes insetos foram medidos em lupa, com auxílio de uma ocular graduada, os seguintes caracteres: comprimento do corpo, comprimento e largura máxima do abdômen, largura máxima do tórax, largura máxima da cabeça, comprimento do fêmur das pernas protorácicas e comprimento da asa desde a inserção ao ápice.

Aplicou-se uma análise de componentes principais (PCA), que pode ser compreendida como um algoritmo que reduz um espaço multidimensional (várias medidas morfométricas) para poucas dimensões que expliquem a maior parte da variância dos dados (Peres-Neto, 1996). Este método, primeiramente usado em Ecologia por Goodall (1954), foi durante algum tempo o procedimento de ordenação mais usado em Ecologia. Uma vez que a maior parte da variação das medidas entre indivíduos é devido a diferenças de tamanho geral do corpo, o 1º componente (PC1) comumente reflete o tamanho. Portanto, aplicou-se o teste t de comparação de médias para o primeiro componente para verificar a existência de dimorfismo sexual de tamanho. Também a partir deste PC1 foi feita uma distribuição de frequência dos escores para cada sexo de cada espécie.

Optou-se pela avaliação do dimorfismo de tamanho principalmente através de um PCA por acreditar que a utilização de uma única medida, geralmente o comprimento total do corpo, pode não expressar o tamanho total do inseto. Entretanto, apresentamos também análises tradicionais de comparação de médias de cada carácter isoladamente e discutimos as limitações deste procedimento.

O grau de dimorfismo sexual de tamanho foi obtido dividindo-se o PC1 médio de fêmeas pelo de machos. Considerou-se também, para a avaliação de tamanho dentro de cada sexo, um fator de variação intra-sexual, aqui definido como a razão entre o maior e o menor indivíduo de cada sexo, considerando-se os escores do PC1. Para excluir o

efeito de possíveis “outliers” optou-se pela exclusão dos quartis, de maneira que 25% dos menores e 25% dos maiores indivíduos de cada sexo foram desconsiderados para a tomada do menor e maior indivíduos.

Foram observadas, no campo, 9 disputas entre machos por fêmea em *Eurytoma* sp, e em cada uma delas foi determinado o macho vencedor e o perdedor. Para este grupo também foi aplicada PCA para os mesmos 7 caracteres medidos nos demais insetos e, a partir dos escores obtidos do PC1 para cada indivíduo aplicou-se o teste pareado não paramétrico de Wilcoxon para testar se os machos vencedores são significativamente maiores do que os perdedores.

4.3- Resultados

Em *A. dyspistus* o percentual de explicação do componente 1 (PC1) foi de 73,20 para machos e 77,01 para fêmeas. Para *Eurytoma* sp este percentual foi de 84,35 para machos e 71,34 para fêmeas. As variáveis, caracteres, com maior coeficiente no PC1 foram comprimento do fêmur da perna protorácica para machos e fêmeas de *A. dyspistus* e para machos de *Eurytoma* sp e comprimento total do corpo para fêmeas desta última espécie (Tab. 4.1).

Considerando-se o PC1 da análise de componentes principais fêmeas são maiores do que machos tanto em *Allorhogas dyspistus* ($t = -3,187$; $P < 0,001$) como em *Eurytoma* sp ($t = -4,355$; $P < 0,001$).

Pela comparação dos tamanhos médios de cada caracter entre sexos verifica-se que para *A. dyspistus* (Tab. 4.2) o padrão é coincidente com aquele obtido a partir da PCA, pois, dos sete caracteres avaliados quatro são significativamente diferentes e, para

Tabela 4.1- Coeficientes dos caracteres no componente 1 para machos e fêmeas de *A. dyspistus* e *Eurytoma* sp.

Caracter	<i>A. dyspistus</i>		<i>Eurytoma</i> sp	
	Macho	Fêmea	Macho	Fêmea
Largura abdômen	0,44	0,44	0,33	0,39
Comprimento abdômen	0,39	0,42	0,36	0,39
Largura tórax	0,25	0,25	0,41	0,37
Largura cabeça	0,22	0,21	0,35	0,35
Comprimento fêmur pata I	0,52	0,50	0,45	0,37
Comprimento corpo	0,41	0,39	0,38	0,43
Comprimento asa anterior	0,32	0,35	0,34	0,33

todos, as fêmeas são maiores. Para *Eurytoma* sp (Tab.4.3), também há quatro caracteres significativamente diferentes, porém, em dois deles, largura e comprimento do abdômen, fêmeas são maiores e em outros dois, largura do tórax e comprimento do fêmur da perna protorácica, machos são maiores.

O grau de dimorfismo sexual de tamanho, estimado pela proporção média dos escores de PC1 de machos e fêmeas, foi 1,05 em *A. dyspistus* e 1,06 em *Eurytoma* sp; ou seja, no braconídeo, fêmeas são 5% maiores do que machos e em seu parasitóide 6%.

Tabela 4.2- Média e desvio-padrão de cada caráter e os valores de t e P da comparação entre as médias de machos e fêmeas de *A. dyspistus*. * P < 0,05.

Caráter	<i>A. dyspistus</i>		t	P
	Macho	Fêmea		
Largura abdômen	0,86±0,11	0,90±0,10	-2,61*	0,01
Comprimento abdômen	1,58±0,16	1,71±0,17	-4,93*	0,00
Largura tórax	0,73±0,06	0,75±0,06	-1,47	0,14
Largura cabeça	0,71±0,07	0,73±0,05	-1,87	0,06
Comprimento fêmur pata I	0,54±0,08	0,55±0,07	-0,99	0,32
Comprimento corpo	3,24±0,33	3,46±0,33	-4,43*	0,00
Comprimento asa anterior	2,61±0,22	2,74±0,23	-4,12*	0,00

Tabela 4.3- Média e desvio-padrão de cada caráter e os valores de t e P da comparação entre as médias de machos e fêmeas de *Eurytoma* sp. * P < 0,05.

Caráter	<i>Eurytoma</i> sp		t	P
	Macho	Fêmea		
Largura abdômem	0,56±0,10	0,70±0,07	-15,00*	0,00
Comprimento abdômen	0,96±0,19	1,27±0,12	-18,93*	0,00
Largura tórax	0,73±0,14	0,70±0,06	2,66*	0,01
Largura cabeça	0,80±0,14	0,79±0,07	1,51	0,13
Comprimento fêmur pata I	0,50±0,12	0,44±0,04	6,82*	0,00
Comprimento corpo	2,61±0,50	2,57±0,26	0,96	0,34
Comprimento asa anterior	2,10±0,36	2,07±0,18	1,04	0,30

A variação intra-sexo foi igual para machos e fêmeas de *A. dyspistus* (Fig. 4.1), que obtiveram fator de variação intra-sexual de 1,10, apresentando ainda distribuições de frequência de tamanhos semelhantes (Fig. 4.2). Em *Eurytoma* sp, entretanto, a variação nos machos foi maior do que aquela nas fêmeas, havendo inclusive muitos machos maiores do que fêmeas (Fig. 4.3); para esta espécie o fator de variação intra-sexual foi de 1,29 para machos e 1,09 para fêmeas. Também a distribuição de frequência dos tamanhos de machos foi muito mais platicúrtica do que a de fêmeas (Fig. 4.4).

Na disputa por fêmeas emergentes os machos vencedores são significativamente maiores do que os perdedores (Wilcoxon T= 5,0; n= 9; P<0,05).

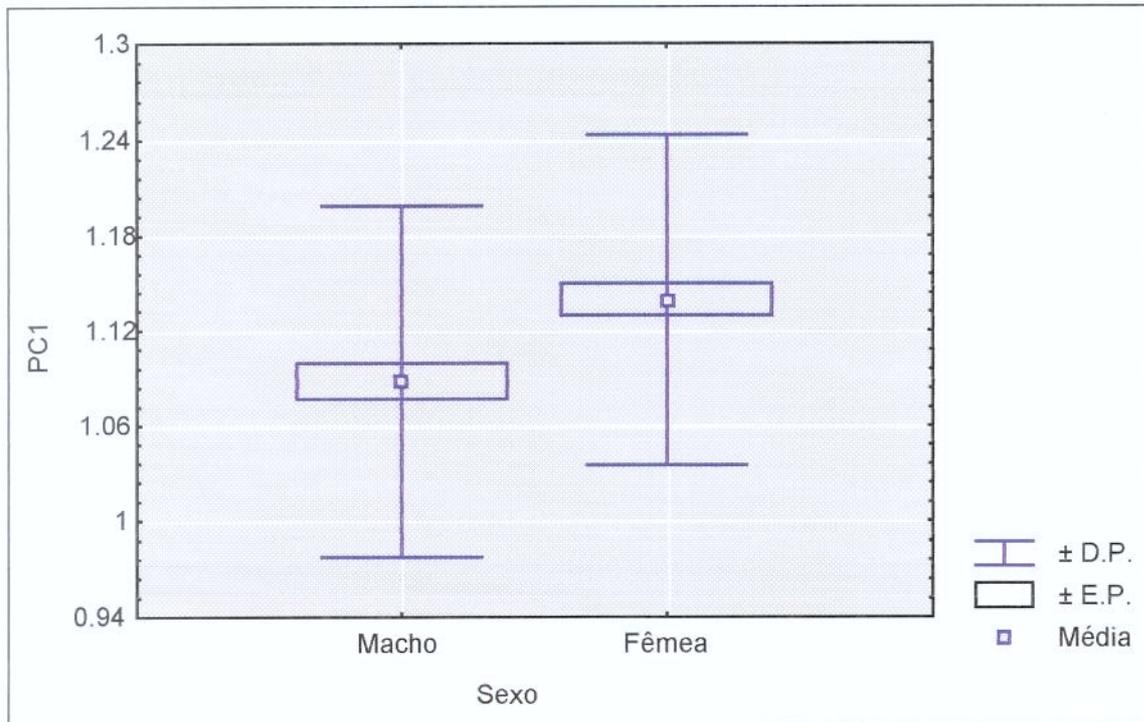


Figura 4.1- Média, erro padrão e desvio padrão do tamanho, componente 1 da PCA em machos e fêmeas de *A. dyspistus*.

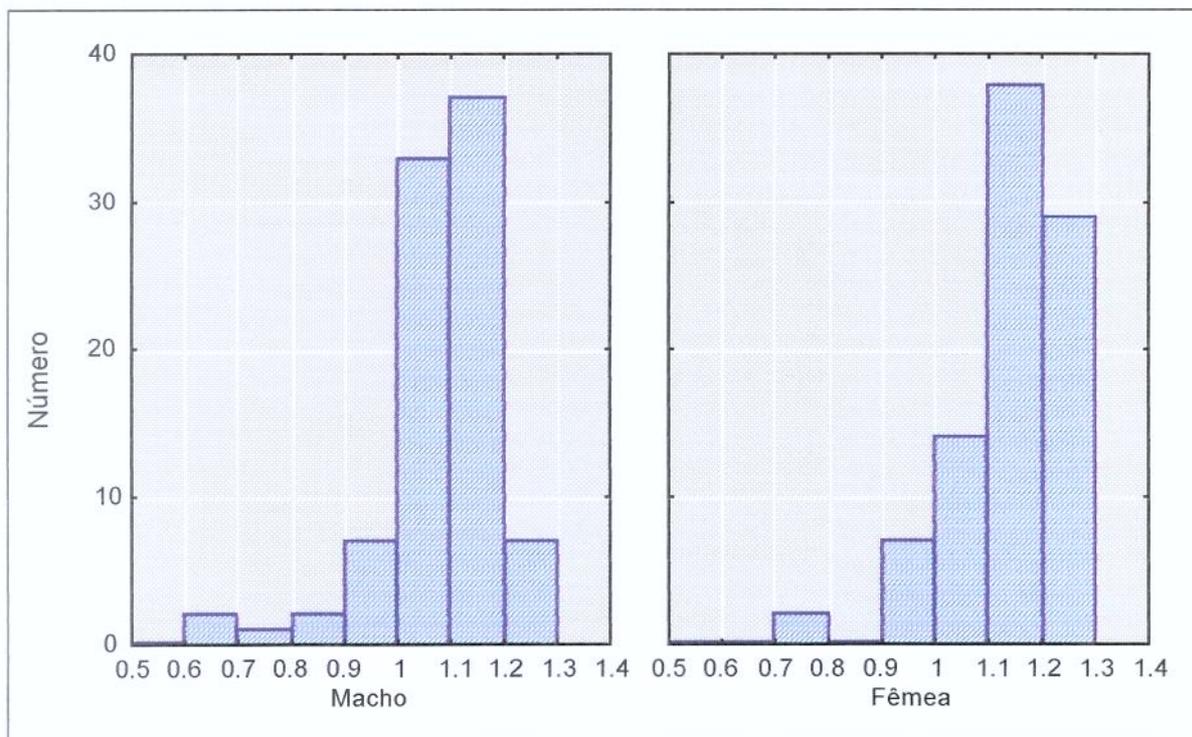


Figura 4.2- Distribuição de frequência de tamanho, componente 1 da PCA, em machos e fêmeas de *A. dyspistus*.

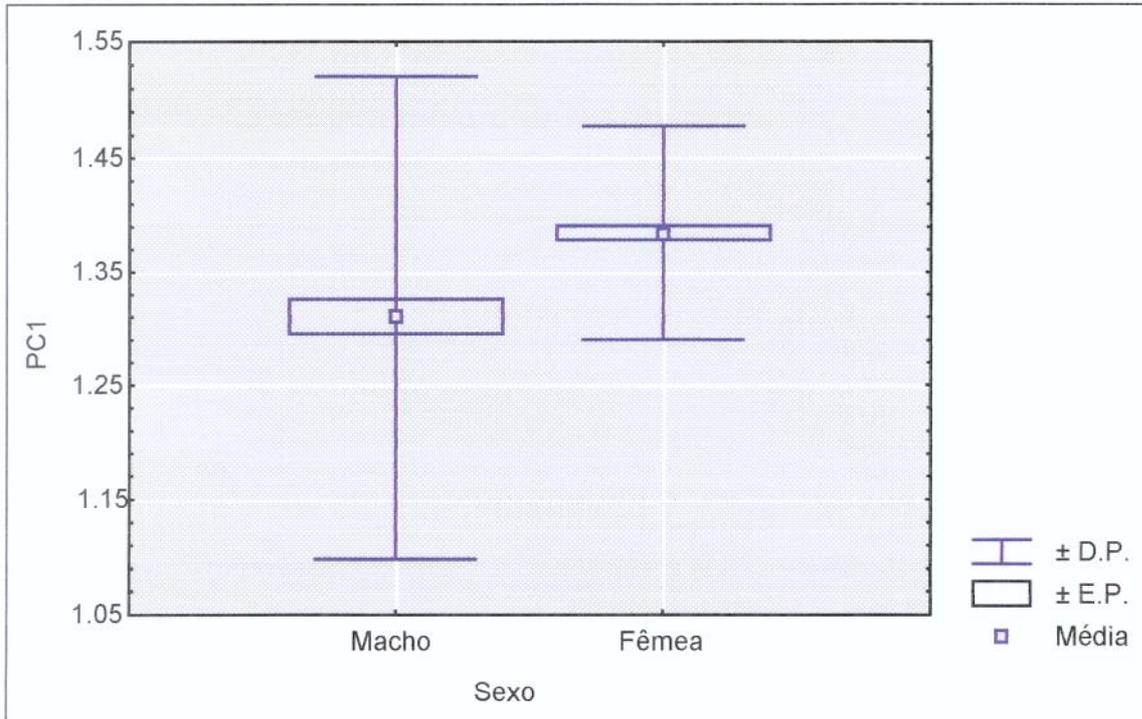


Figura 4.3- Média, erro padrão e desvio padrão do tamanho, componente 1 da PCA em machos e fêmeas de *Eurytoma* sp.

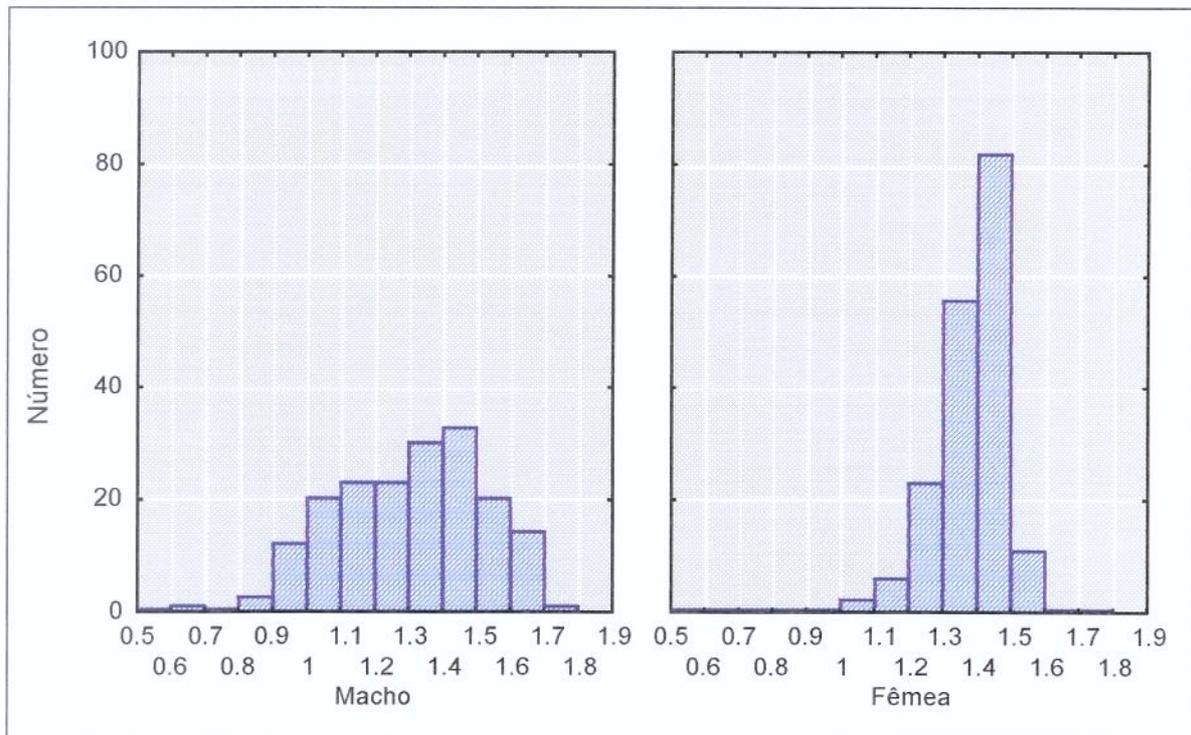


Figura 4.4- Distribuição de frequência de tamanho, componente 1 da PCA, em machos e fêmeas de *Eurytoma* sp.

4.4- Discussão

a- Dimorfismo Sexual

Fêmeas são maiores do que machos em ambas as espécies de Hymenoptera estudadas, o que está de acordo com o esperado já que em outras espécies desta ordem demonstrou-se o aumento de fecundidade da fêmea com o incremento do tamanho corpóreo em várias espécies (Charnov *et al.*, 1981; Jones, 1982) ao passo que para machos o tamanho não afetou significativamente o sucesso reprodutivo (van den Assen *et al.*, 1989). Assim, como apontado por Godfray (1994), isto não significa que machos maiores não tenham sua aptidão aumentada, mas simplesmente que as vantagens de ser grande para este sexo são relativamente menores do que para fêmeas. A principal exceção a este padrão de dimorfismo sexual de tamanho com fêmeas maiores em Hymenoptera foi observado em Ichneumonidae, em particular em Ichneumoninae, onde a tendência é contrária (Hurlbutt, 1987). Contudo não está claro porque machos deste grupo seriam maiores do que fêmeas.

Em *A. dyspistus* é provável que o menor tamanho de machos esteja relacionado ao menor tempo de desenvolvimento que o de fêmeas (cap. 3). Neste caso haveria a ligação entre o dimorfismo de tamanho desviado para fêmeas e a marcada protandria desta espécie. Assim, uma análise superficial do sistema simplesmente reforçaria a conclusão de Singer (1982), para borboletas, de forte associação entre estas duas características de história de vida. Contudo, o mecanismo responsável pela protandria observada também ao longo do ciclo populacional parece ser a variação na densidade de machos ao longo da estação reprodutiva (cap. 3). Estes resultados reforçam a hipótese de Nylin *et al.* (1993) de que a protandria pode ser selecionada *per se* através de outros mecanismos.

b- Variação intra-sexual de tamanho e comportamento de acasalamento

A variação de machos e fêmeas, entretanto, mostrou padrões bastante distintos entre as duas espécies. É possível que tais diferenças possam ser explicadas por dois fatores principais: 1) as características diferenciadas do recurso alimentar das espécies, e 2) o comportamento de acasalamento diferenciado.

A. dyspistus alimenta-se de sementes com disponibilidade de alimento muito superior àquela que um indivíduo necessita para seu completo desenvolvimento. *Eurytoma* sp, entretanto, por consumir completamente um único indivíduo do hospedeiro e parasitar diferentes fases do desenvolvimento de *A. dyspistus*, encontra quantidade variada de recurso para seu desenvolvimento e, com isso, está sujeito a maiores variações de tamanho. Como é conhecido para Hymenoptera, contudo, a limitação de tamanho é maior em fêmeas do que em machos, devido à correlação deste parâmetro com fecundidade. Fêmeas maiores de *Heterospilus prosopoidis* foram capazes de colocar até 21 vezes mais ovos do que as menores, enquanto que a diferença na capacidade de inseminação de machos entre indivíduos grandes e pequenos foi de apenas três vezes (Jones, 1982). Outros estudos com parasitóides também mostraram padrões semelhantes (e.g. Heinz, 1991; Van den Assem *et al.*; 1989; Visser, 1994). Correlações de tamanho com outros componentes da aptidão de fêmeas também já foram registradas (e.g. King & Lee, 1994).

Este fato poderia explicar, juntamente com as características de seu recurso, a maior variação de tamanho observada nos machos de *Eurytoma* sp. Esta variação de tamanho dos machos do euritomídeo poderia também ser um dos fatores que, juntamente com a razão sexual próxima da igualdade em quase todo o ciclo populacional (cap. 3) predisporiam esta espécie ao comportamento agressivo de disputa pela fêmea. Quando

há maior variação de tamanho e relativamente menos machos disputando fêmeas, as vantagens da disputa agressiva superam seus custos para o macho vencedor.

O fato de ser o tamanho corpóreo importante na disputa entre machos pelo sítio de emergência de fêmeas e haver uma grande variação deste carácter, determina que este tipo de conflito seja assimétrico, uma vez que os custos e as chances de vencer diferem entre indivíduos (Parker, 1978). Esta disputa agressiva assimétrica por fêmeas baseada no tamanho poderia levar inclusive a um dimorfismo sexual de tamanho com machos maiores. Ainda que tivéssemos tratado o tamanho do corpo isoladamente não teríamos observados machos maiores que fêmeas, pois, quanto a este carácter não houve diferenciação significativa entre os sexos (Tab. 4.2). Três hipóteses são levantadas para explicar o padrão observado:

1- Machos menores podem emergir antes dos maiores e conseguir, pelo fato da menor competição intra-específica por fêmeas, obter sucesso na cópula, mantendo, assim, a distribuição mais uniforme e a maior variação em amplitude observada para machos em comparação a fêmeas. O papel da densidade de competidores sobre o sucesso reprodutivo de machos de diferentes tamanhos já foi demonstrado empiricamente para alguns insetos (e.g. McLain, 1992; Goldsmith & Alcock, 1993). Um padrão semelhante de variação de tamanho, apesar da vantagem de machos maiores no acasalamento foi descrito para *Centris pallida* (Apidae) por Alcock (1995), cujos machos variam por um fator de 3,0. No caso desta abelha tal manutenção da variação de tamanho pareceu fortemente relacionada a pressão de predação de pássaros sobre machos maiores. Em *Eurytoma* sp não há a vantagem da apropriação anterior, onde machos que se estabelecem no território anteriormente têm sua posse independente de seu tamanho corpóreo, como em *Asolcus basalıs* (Hymenoptera: Scelionidae) (Wilson, 1961), o que

torna bastante plausível a possibilidade de vantagem de machos menores pela menor competição.

2- Como o recurso é distribuído em manchas com diferentes densidades do inseto, pode haver uma variação na vantagem seletiva para machos grandes. Esta, como a primeira hipótese, relaciona-se ao efeito da densidade de competidores sobre a aptidão de machos de diferentes tamanhos; aqui numa escala espacial;

3- É ainda possível que machos menores adotem a estratégia de satélite, permanecendo perto dos machos com territórios estabelecidos e aproveitando ausências temporárias dos donos originais. Como a cópula é rápida e imediatamente após a emergência da fêmea, pouco tempo é necessário para que um macho tenha sucesso com esta estratégia. A ocorrência da estratégia satélite resultando em sucesso reprodutivo foi descrita para alguns insetos como Odonata (Moore, 1989) e Orthoptera (Cade, 1979).

Machos de *A. dyspistus* não apresentam este comportamento agressivo de disputa por fêmeas. Assim, como o recurso não tem variação na sua oferta por indivíduo, seria esperado, como foi constatado, que a variação de tamanho fosse realmente semelhante em machos e fêmeas.

c- Considerações Finais

A comparação interespecífica do dimorfismo sexual de tamanho envolve o conhecimento do comportamento, fisiologia e ecologia das espécies (Hurlbutt, 1987). A autora levanta a possibilidade de, por exemplo, espécies com agressões macho-macho apresentarem maior dimorfismo sexual de tamanho desviado para machos do que aquelas que não apresentam tal comportamento. É evidente que, considerando apenas esta variável esperaríamos que sim. Entretanto, outros fatores, tais como a variação da quantidade disponível de alimento e a possível vantagem de machos menores em

situações de menor competição, por exemplo, parecem determinar, nesta espécie de *Eurytoma*, um padrão não de dimorfismo sexual de tamanho desviado para machos, mas de maior amplitude de variação no tamanho de machos, e maior uniformidade na distribuição de frequência de seus tamanhos. Desta forma cremos que o dimorfismo sexual de tamanho deve ser considerado, em insetos, em função do tamanho de pelo menos algumas regiões de seu corpo, e não apenas do comprimento total, que pode mascarar muitos resultados. Tanto a seleção inter-sexual quanto a intra-sexual podem influenciar a mesma ou diferentes características dimórficas (Moore, 1990). Assim, algumas regiões do corpo podem ser particularmente importantes para somente um sexo, o abdômen para fêmeas, por exemplo, em qualquer espécie considerada. Outras características, entretanto, devido a peculiaridades do hábito ou comportamento da espécie, podem tornar-se particularmente importantes para somente um ou ambos os sexos. Isto pode determinar, por exemplo, que machos de *Eurytoma* sp, apesar de não serem maiores do que as fêmeas mesmo apresentando agressões intra-sexuais, apresentem regiões do corpo envolvidas no embate mais desenvolvidas do que nas fêmeas. Esta é, possivelmente, a explicação para que o tórax e o fêmur da perna dianteira em machos desta espécie sejam significativamente maiores do que nas fêmeas. Em Diptera da família Tephritidae machos possuem o fêmur das patas protorácicas maiores do que o das fêmeas, o que, segundo o autor, possibilitaria um aumento de sua habilidade em agarrar as fêmeas antes de montá-las (Dodson, 1987).

Em suma, o tamanho do corpo de machos e fêmeas está sujeito a uma série de pressões seletivas, algumas das quais antagônicas. O balanço líquido destas pressões é que vai definir o grau de dimorfismo sexual quanto a esta característica. Assim para as duas espécies estudadas são apresentadas, esquematicamente (Fig. 4.5), como em Andersson (1994), as pressões seletivas sobre machos e fêmeas que devem, segundo os

resultados obtidos, ter sido importantes na definição do dimorfismo de 1,05 para o fitófago e de 1,06 para o parasitóide. A fecundidade deve levar ao aumento do tamanho de fêmeas das duas espécies, assim como a limitação do recurso também deve atuar sobre as duas espécies, porém no sentido inverso, definindo, talvez o tamanho máximo de indivíduos, tanto fêmeas quanto machos. A emergência anterior parece também atuar sobre machos das duas espécies, porém, mais fortemente sobre *A. dyspistus*, que é claramente protândrica. A competição por parceiro em *Eurytoma* sp, deve ser uma forte pressão no sentido de aumento do tamanho corpóreo nos machos.

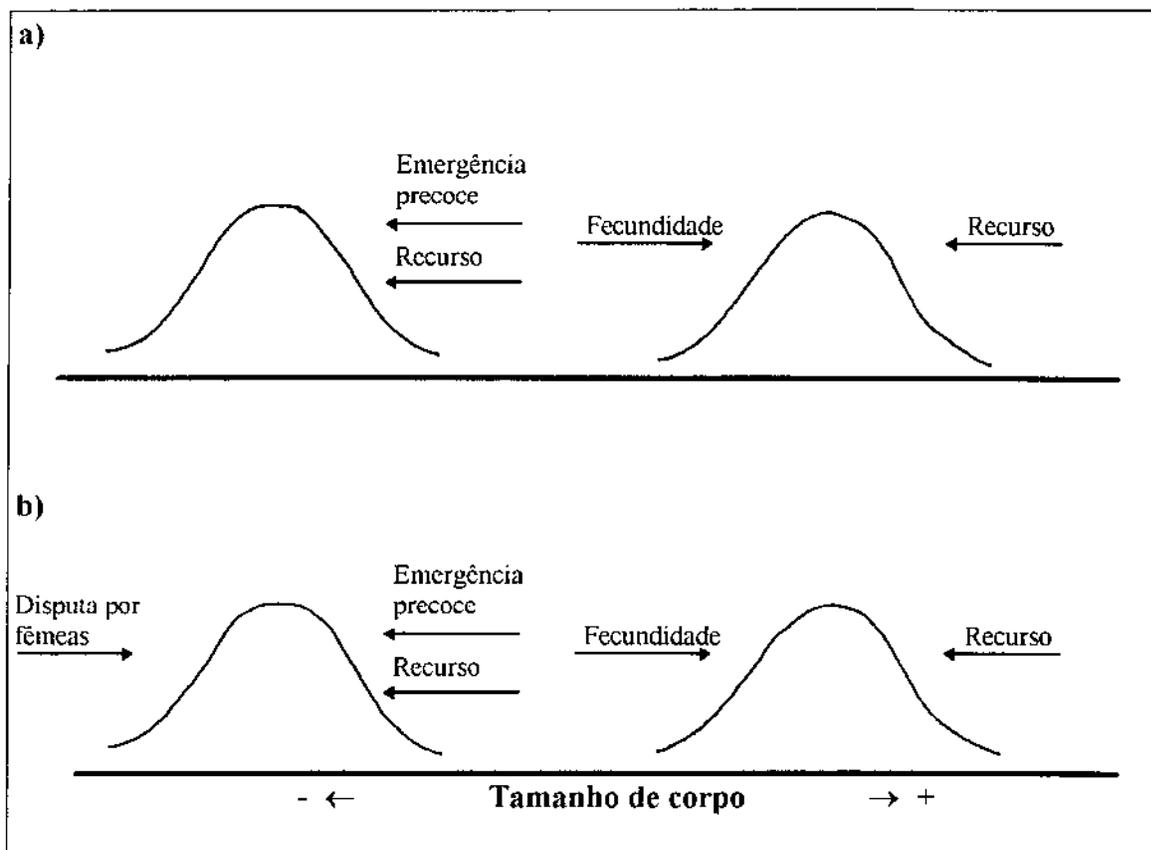


Figura 4.5- Modelo esquemático das possíveis pressões seletivas e suas direções que estariam agindo sobre machos e fêmeas de *A. dyspistus* (a) e de *Eurytoma* sp (b). As distribuições de tamanho estão exageradamente separadas para melhor visualização, mas há grande sobreposição.

Como revelado pelo estudo da variação da razão sexual de *A. dyspistus* e *Eurytoma* sp (cap. 3), vê-se que de uma forma geral os resultados encontrados estão de acordo com o esperado pela teoria desenvolvida para insetos e, mais especificamente, parasitóides. Contudo, percebe-se também neste trabalho, que uma investigação minuciosa do sistema estudado possibilita uma compreensão mais rica de seu funcionamento.

4.5- Referências Bibliográficas

- Alcock, J. 1995. Persistent size variation in the anthophorine bee *Centris pallida* (Apidae) despite a large male mating advantage. Ecol. Ent. **20**: 1-4.
- Alexander, R.D.; Hoogland, J.L.; Howard, R.D.; Noonan, K.M. & Sherman, P.W. 1979. Sexual dimorphisms and breeding systems in pinnipeds, ungulates, primates, and humans. In Chagnon, N.A. & Irons, W. (eds.). Evolutionary biology and human social behavior: an anthropological perspective. Duxbury Press.
- Andersson, M.B. 1994. Sexual selection. Princeton University Press, Princeton.
- Berry, J.F. & Shine, R. 1980. Sexual dimorphism and sexual selection in turtles (order Testudines). Oecologia **44**: 185-191.
- Boldt, P.E. 1974. Temperature, humidity and host: effect on rate of search of *Trichogramma evanescens* and *T. minutum* auctt. (not Riley, 1871). Ann. Ent. Soc. Amer. **67**: 706-708.
- Cade, W.H. 1979. The evolution of alternative male reproductive strategies in field crickets. In Blum, M. & Blum, N.A. (eds.). Sexual selection and reproductive competition in insects. Academic Press, London.

- Carothers, J.H. 1984. Sexual selection and sexual dimorphism in some herbivorous lizards. Am. Nat. **124**: 244-254.
- Charnov, E.L. , Los-den Hartogh, R.L., Jones, W.T. & van den Assem, J. 1981. Sex ratio evolution in a variable environment. Nature **289**: 27-33.
- Clutton-Brock, T.H.; Harvey, P.H. & Rudder, B. 1977. Sexual dimorphism, sex ratio and body weight in primates. Nature **269**: 797-800.
- Dodson, G. 1987. The significance of sexual dimorphism in the mating system of two species of Tephritid flies (*Aciurina trixa* and *Valentibulla dodsoni*) (Diptera: Tephritidae). Can. J. Zool. **65**: 194-198.
- Godfray, H.C.J. 1994. Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology. Princeton Univ. Press, New Jersey.
- Goldsmith, S.K. & Alcock, J. 1993. The mating chances of small males of the cerambycid beetle *Trachyderes mandibularis* differ in different environments (Coleoptera: Cerambycidae). J. Ins. Behav. **6**: 351-360.
- Goodall, D.W. Objective methods for the classification of vegetation. III An essay in the use of factor analysis. Aust. J. Bot. **2**:304-324.
- Greenwood, P.J. & Wheeler, P. 1985. The evolution of sexual size dimorphism in birds and mammals: a "hot-blooded" hypothesis. pp 287-299. **In** Greenwood, P.J.; Harvey, P.H. & Slatkin, M. (eds.). Evolution: essays in honour of John Maynard Smith. Cambridge University Press. Cambridge.
- Heinz, K.M. 1991. Sex specific reproductive consequences of body size in the solitary ectoparasitoid, *Diglyphus begini*. Evolution **45**: 1511-1515.
- Honek, A. 1993. Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. Oikos **66**: 483-492.

- Hurlbutt, B. 1987. Sexual size dimorphism in parasitoid wasps. Biol. J. Linn. Soc. **30**: 63-89.
- Jones, W.T. 1982. Sex ratio and host size in a parasitoid wasp. Behav. Ecol. Sociobiol. **10**: 207-210.
- King, B.H. & Lee, H.E. 1994. Test of the adaptiveness of sex ratio manipulation in a parasitoid wasp. Behav. Ecol. Sociobiol. **35**: 437-443.
- Macêdo, M.V. & Monteiro, R.F. 1989. Seed predation by a braconid wasp, *Allorhogas* sp. (Hymenoptera). J. New York Entomol. Soc. **97**: 358-362.
- Matthews, R.W. 1982. Courtship in parasitic wasps. pp. 66-86. In Price, P.W. (ed). Evolutionary strategies of parasitic insects and mites. Plenum Press, New York.
- Matthews, R.W. & Matthews, J.R. 1978. Insect behavior. John Wiley & Sons, New York.
- McLain, D.K. 1992. Population density and the intensity of sexual selection on body length in especially or temporally restricted populations of a seed bug. Behav. Ecol. Sociobiol. **30**: 347-356.
- Moore, A.J. 1989. The behavioral ecology of *Libellula luctuosa* (Burmeister) (Odonata: Libellulidae). III Male density, OSR, and male and female mating behavior. Ethology **80**: 120-136.
- Moore, A.J. 1990. The evolution of sexual dimorphism by sexual selection: the separate effects of intrasexual selection and intersexual selection. Evolution **44**: 315-331.
- Nylin, S.; Wiklund, C.; Wickman, P.-O. & Garcia-Barros, E. 1993. Absence of trade-offs between sexual size dimorphism and early male emergence in a butterfly. Ecology **74**: 1414-1427.
- Parker, G.A. 1978. Evolution of competitive mate searching. Annu. Rev. Entomol. **23**: 173-196.

- Peres-Neto, P.R. 1996. Introdução a análises morfométricas. Oecologia Brasiliensis **2**: 57-89.
- Petersen, G. & Hardy, I.C.W. 1996. The importance of being larger: parasitoid intruder-owner contests and their implications for clutch size. Anim. Behav. **51**: 1363-1373.
- Ralls, K. 1976. Mammals in which females are larger than males. Quart. Rev. Biol. **51**: 245-276.
- Richards, O.W. 1927. Sexual selection and allied problems in the insects. Biol. Rev. **2**: 298-364.
- Singer, M.C. 1982. Sexual selection for small size in male butterflies. Am. Nat. **119**: 440-443.
- Stamps, J.A. 1983. Sexual selection, sexual dimorphism, and territoriality. In Huey, R.B.; Pianka, E.R. & Schoener, T.W. (eds.). Lizard ecology: studies of a model organism. Harvard Univ. Press, Boston.
- van den Assen, J.; van Iersel, J.J.A. & Los-Den Hartogh, R.L. 1989. Is being large more important for female than for male parasitic wasps? Behaviour **108**: 160-195.
- Visser, M.E. 1994. The importance of being large: the relationship between size and fitness in females of the parasitoid *Aphaereta mimuta* (Hymenoptera: Braconidae). J. Anim. Ecol. **63**: 963-978.
- Wiklund, C. & Karlsson, B. 1988. Sexual size dimorphism in relation to fecundity in some swedish satyrid butterflies. Am. Nat. **131**: 132-138.
- Wiklund, C. & Karlsson, B. 1990. Sexual size dimorphism and fecundity in satyrid butterflies: a reply to Harvey's comment. Am. Nat. **136**: 268-269.
- Wilson, F. 1961. Adult reproductive behaviour in *Asolcus basalis* (Hymenoptera: Scelionidae). Aust. J. Zool. **9**: 739-751.

5- Interações de insetos que se alimentam de sementes de *Pithecellobium tortum* Mart (Leguminosae)

5.1- Introdução

A predação de sementes por insetos tem sido estudada sob vários aspectos. Uma das principais abordagens refere-se a interações inseto-planta, descrevendo padrões e tentando explicá-los em termos ecológicos e evolutivos. Dentre estes trabalhos destaca-se o de Janzen (1969), trabalho ainda de referência para estudo da predação de sementes.

Muitos trabalhos nas décadas de 70 e 80 investigaram o aspecto evolutivo da interação entre sementes de Leguminosae e seu principal grupo de inimigos naturais, os coleópteros da família Bruchidae, ou, como vulgarmente são conhecidos, besouros de sementes (Bradford & Smith, 1977; Center & Johnson, 1974; Johnson, 1981a; Johnson, 1987; Johnson & Janzen, 1982; Mitchell, 1977; Nelson & Johnson, 1983; Johnson & Slobodchikoff, 1979; e Smith, 1975).

Trabalhos mais recentes têm contribuído bastante para o avanço do conhecimento desta área. Siemans & Johnson (1995) investigaram o efeito de predadores de sementes sobre o número de sementes por fruto em *Cercidium floridum* (Leguminosae). Mecanismos de defesa de plantas contra insetos que utilizam sementes têm sido abordados sob vários aspectos: químico, morfológico e ecológico (p.e. Stamopoulos, 1987; Siemans *et al.*, 1992; Siemans *et al.*, 1994) havendo também uma revisão sobre coevolução entre plantas e predadores de sementes (Johnson, 1990).

Outras questões também têm sido investigadas com predadores de sementes; a especificidade de hospedeiro, tanto numa abordagem ecológica (*e.g.* Janzen, 1977;

Janzen, 1980; Johnson & Siemans, 1991) quanto taxonômica (Johnson, 1981b), e mesmo fisiológica (Siemens *et al.*, 1991).

Interações entre insetos predadores de sementes, contudo, não têm sido tão bem representadas no estudo da ecologia desta guilda. Poucos trabalhos publicados nas décadas de 70 e 80 referem-se a efeitos da competição intra-específica e mecanismos compensadores através do reconhecimento e evitação de sementes atacadas por co-específicos em insetos que predam grãos armazenados (Credland *et al.*, 1986; Messina & Renwick, 1985; Mitchell, 1975; Thanthianga & Mitchell, 1987; Umeya *et al.*, 1975; Wilson, 1988). Mais recentemente, os mecanismos da competição intraespecífica em Bruchidae (Coleoptera) foram revisados (Toquenaga, 1990). Interações interespecíficas, contudo, não têm sido estudadas em populações naturais exceto poucas exceções (*e.g.* Ramirez & Arroyo, 1987).

Em revisão recente Denno *et al.* (1995) reexaminando a importância da competição interespecífica na biologia populacional de insetos fitófagos mostraram que a competição foi mais frequentemente detectada em guildas de insetos sugadores, brocadores e que se alimentam de frutos e sementes. Sementes, por serem um recurso de disponibilidade restrita no tempo e às vezes no espaço, são de difícil utilização e, portanto, deveriam predispor herbívoros que o utilizem à competição intra e/ou interespecífica. Isto seria particularmente esperado nos grupos de insetos predadores de sementes com maior especificidade, que, em qualquer situação, devem utilizar sempre o mesmo recurso, como é o caso dos Bruchidae, de especificidade comprovada (Johnson, 1981b). Denno *et al.* (1995) não encontraram uma associação consistente entre monofagia e competição, contudo, é possível que tal resultado seja devido ao fato dos estudos inventariados incluírem principalmente espécies sugadoras e folívoras mastigadoras, cujo padrão de interações pode ser realmente diferente do de espécies que

se alimentam de sementes, uma vez que a alimentação nestas tende a ser muito mais restritiva do que em folhas e seiva.

Pithecellobium tortum Mart. (Leguminosae) é uma planta arbustiva abundante na Restinga de Barra de Maricá, Maricá, Rio de Janeiro. Sua distribuição na restinga parece ser agregada, havendo locais de maior e menor concentração de indivíduos. Suas sementes são comidas principalmente por duas espécies de insetos, *Allorhogas dyspistus* Marsh (Hymenoptera: Braconidae) e *Merobruchus boucheri* Kingsolver (Coleoptera: Bruchidae) (Macedo & Monteiro, 1989). A primeira espécie alimenta-se sementes imaturas, ainda com embrião pouco desenvolvido e endosperma abundante. O bruquídeo preda sementes em fase posterior, quando o embrião já está completamente desenvolvido. Apesar desta defasagem na época de utilização, o ataque pelo braconídeo inviabiliza, na enorme maioria dos casos, o desenvolvimento posterior de *M. boucheri*. Assim, considerando a limitação espaço-temporal do recurso e as características das espécies, este sistema oferece condições de ocorrência de competição assimétrica ou amensalismo (*sensu* Lawton & Hassell, 1981), pois o efeito da vespa sobre o bruquídeo seria maior do que o efeito reverso. Botões florais apresentam características muito semelhantes às sementes em termos de recurso alimentar e, desta forma também poderiam promover interações assimétrica tal qual a que foi observada por Clark & Martins (1987) em botões de *Kielmeyera* (Guttiferae) em cerrado. Na revisão de Denno *et al.* (1995) a maioria das interações competitivas interespecíficas levantadas foi marcadamente assimétrica.

Buscamos, neste capítulo, responder se o ataque das sementes de *P. tortum* por *A. dyspistus* influencia a posterior predação por *M. boucheri*.

5.2- Material e Métodos

Os frutos de *P. tortum* foram coletados na Restinga de Barra de Maricá, cidade de Maricá, Rio de Janeiro, Brasil, ao final do período de frutificação, logo antes da queda dos mesmos, nos meses de julho de 1993 e setembro de 1995.

Foram coletados 400 frutos de 8 plantas em 1993 e 327 frutos de 12 outras em 1995. Todos os frutos foram dissecados contando-se o número de sementes predadas por *A. dyspistus* e *M. boucheri* e as sementes disponíveis, totalizando 6449 sementes em 1993 e 4568 em 1995.

Os danos causados nas sementes pelas duas espécies são facilmente distinguíveis. Enquanto *A. dyspistus*, um galhador, ataca sementes imaturas induzindo divisões na mesma através da proliferação de tecido que engloba seu ovo/larva, mantendo o embrião isolado na região da qual o inseto não se alimenta (cap. 2), *M. boucheri* utiliza sementes maduras deixando sua testa quase íntegra, apenas com um orifício circular por onde o adulto emerge.

A predação pelo braconídeo (A.d.) foi estimada dividindo-se o número de sementes atacadas pela espécie pelo número total de sementes. O ataque relativo pelo bruquídeo (M.b.) foi calculado dividindo-se o número de sementes atacadas pelo número de sementes disponíveis após o ataque de *A. dyspistus*. A taxa de predação absoluta por *M. boucheri* foi obtida pela relação entre o número de sementes atacadas e o total de sementes.

Assim: **Pred A.d. = $\frac{N. sem. A.d.}{N. sem.}$**

N. sem.

Pred relativa. M.b. = $\frac{N. sem. M.b.}{N. sem. - N. sem. A.d.}$

N. sem. - N. sem. A.d.

Pred. absoluta M.b.= N. sem. M.b.

N. sem.

Avaliou-se o tipo padrão espacial de distribuição das sementes nos frutos, e das sementes atacadas por *M. boucheri* e por *A. dyspistus* também nos frutos, através do índice de dispersão (*I*) dado pela relação entre variância e média. Valores de *I* maiores do que 1,0 indicam distribuição agregada e menores do que 1,0 distribuição regular. Valores iguais a unidade são indicativos de distribuição aleatória.

Para testar a significância do valor de *I* foi utilizado um teste de χ^2 bicaudal (Krebs, 1989, pp.76-77) como se segue:

$$\chi^2 = I (n-1)$$

onde n= número de frutos amostrados.

Valores de χ^2 observados dentro do intervalo tabelado do teste χ^2 bicaudal com intervalo de confiança igual ou superior a 95% indicam distribuição aleatória; valores menores do que aquele indicado na tabela como limite inferior são indicativos de distribuição uniforme e os maiores que o limite superior mostram distribuição agregada.

Foram feitas análises de correlação entre o número de sementes atacadas por *A. dyspistus* e *M. boucheri*, e entre suas taxas de predação, tanto absoluta quanto relativa, entre plantas e entre frutos de uma mesma planta. Esta última análise só foi possível para aquelas plantas atacadas pelas duas espécies e onde o ataque da primeira não ultrapassou os 95%.

5.3- Resultados

a- Padrões de utilização do recurso por *A. dyspistus* e *M. boucheri*

A taxa de utilização de sementes variou muito entre anos e entre plantas. Em 1993 12,4% das sementes foram utilizadas por *A. dyspistus* contra 53,2% em 1995. Para *M. boucheri* a variação foi menor; 20,2% do total de sementes e 23,08% das sementes após o ataque de *A. dyspistus* em 1993 e uma predação total de 13,5% e 28,92% de predação relativa em 1995. Entre plantas, a taxa de utilização de sementes por *A. dyspistus* variou de 0 a 32,7% e pelo bruquídeo a predação relativa variou de 2,49 a 49,94% em 1993 (Tab. 5.1). Em 1995 o braconídeo atacou de 7,0 a 99,8% das sementes de uma mesma planta e o besouro de 0 a 100%, da sementes restantes (Tab. 5.2). A predação absoluta por *M. boucheri* variou de 1,81 a 49,94% em 1993 e de 0 a 46,18% em 1995, apresentando, portanto, menor variação entre anos, comparada à variação entre plantas.

A distribuição das sementes nos frutos foi regular ou aleatória na maioria das plantas tanto em 1993 (Tab. 5.3) quanto em 1995 (Tab. 5.4). *A. dyspistus* e *M. boucheri*, entretanto mostraram distribuição agregada em frutos na grande maioria das plantas em ambos os anos (Tabs. 5.3 e 5.4).

O valor do índice de dispersão de *A. dyspistus* nos frutos mostrou uma tendência a correlação negativa com a taxa de predação não significativa ($r = -0,7448$; $n = 5$; $p = 0,154$) em 1993 (Fig. 5.1), e significativa em 1995 ($r = -0,7172$; $n = 12$; $P = 0,009$) (Fig. 5.2).

Tabela 5.1- Número total de sementes amostradas, atacadas por *A. dyspistus*, por *M. boucheri* e suas respectivas taxas de predação em 1993.

Planta	N. sementes	N. <i>A. dyspistus</i>	N. <i>M. boucheri</i>	% Predação <i>A. dyspistus</i>	% Pred. rel. <i>M. boucheri</i>
1	805	191	93	23,73	15,15
2	774	212	14	27,39	2,49
3	789	0	394	0	49,94
4	803	0	98	0	12,20
5	780	94	195	12,05	28,43
6	789	0	275	0	34,85
7	896	37	61	4,13	7,10
8	813	266	174	32,72	31,81

Tabela 5.2- Número total de sementes amostradas, atacadas por *A. dyspistus*, por *M. boucheri* e suas respectivas taxas de predação em 1995.

Planta	N sementes	N. <i>A. dyspistus</i>	N. <i>M. boucheri</i>	% Predação <i>A. dyspistus</i>	% Pred. rel. <i>M. boucheri</i>
1	359	41	106	11,42	33,33
2	288	33	133	11,46	52,16
3	386	130	108	33,68	42,19
4	339	83	24	24,48	9,37
5	252	26	101	10,32	44,69
6	365	290	0	79,45	0
7	394	274	20	69,54	16,67
8	558	39	82	6,99	15,80
9	385	307	28	79,74	35,90
10	468	436	14	93,16	43,75
11	436	435	2	99,77	100,00
12	338	337	0	99,70	0

Tabela 5.3- Índices de dispersão para *A. dyspistus*, *M. boucheri* e para as sementes nos frutos em 1993 (* Significativamente diferente de 1,0 - aleatória; se maior que 1,0 distribuição agregada (A) e se menor, regular (R)).

Planta	I sementes	I <i>A. dyspistus</i>	I <i>M. boucheri</i>
1	0,672*(R)	5,778*(A)	2,304*(A)
2	0,757	5,358*(A)	1,609*(A)
3	0,753		1,164
4	0,397*(R)		2,539*(A)
5	0,808	7,178*(A)	2,002*(A)
6	0,660*(R)		1,931*(A)
7	0,389*(R)	6,002*(A)	1,783*(A)
8	0,439*(R)	2,819*(A)	2,607*(A)

Tabela 5.4- Índices de dispersão para *A. dyspistus*, *M. boucheri* e para as sementes nos frutos em 1995 (* Significativamente diferente de 1,0 - aleatória; se maior que 1,0 distribuição agregada (A) e se menor, regular (R)).

Planta	I sementes	I <i>A. dyspistus</i>	I <i>M. boucheri</i>
1	1,219	2,698*(A)	2,728*(A)
2	1,336	8,042*(A)	1,929*(A)
3	1,810*(A)	2,838*(A)	1,927*(A)
4	0,529*(R)	4,138*(A)	2,261*(A)
5	1,723*(A)	2,463*(A)	4,616*(A)
6	0,567*(R)	1,088	
7	1,165	3,403*(A)	2,737*(A)
8	0,481*(R)	4,582*(A)	1,391
9	0,629*(R)	1,919*(A)	3,469*(A)
10	0,688	1,432*(A)	3,358*(A)
11	0,682	0,690	
12	0,789	0,765	

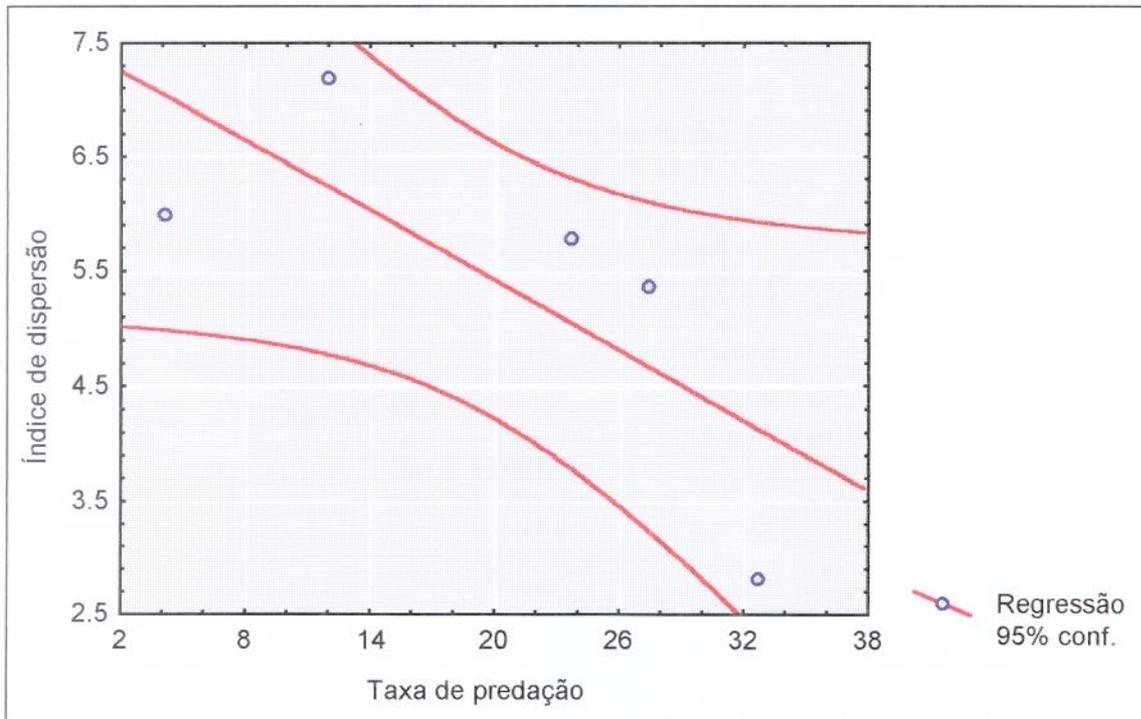


Figura 5.1- Correlação entre taxa de predação e índice de dispersão em *A. dyspistus* em 1993.

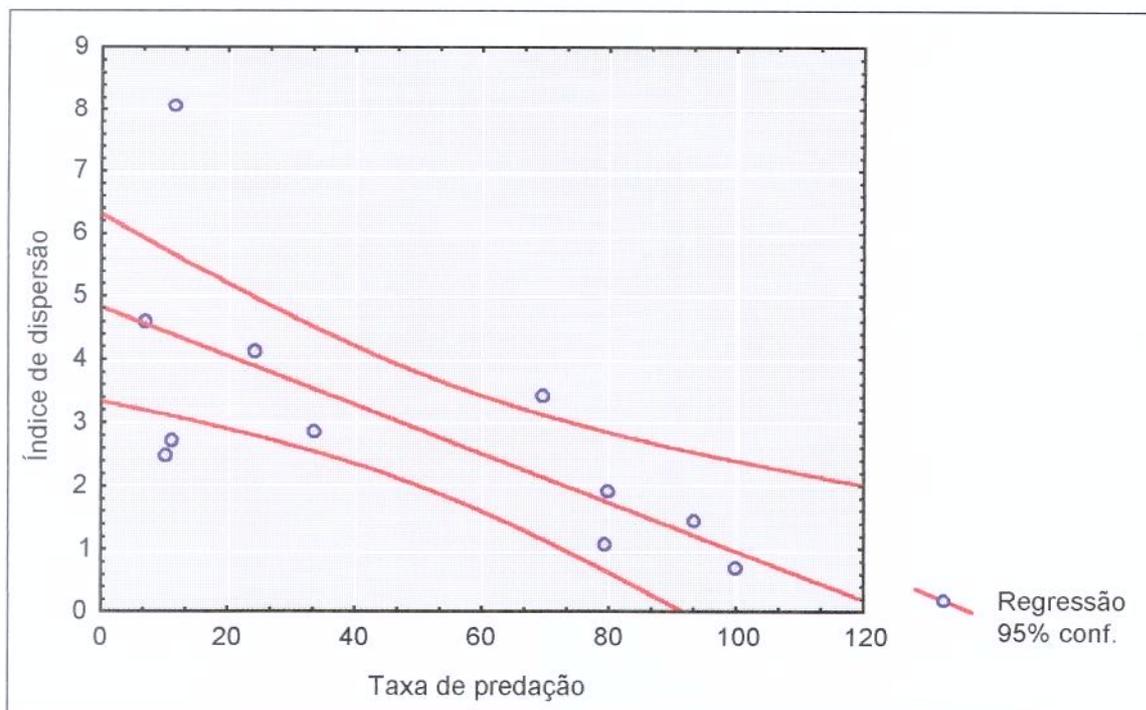


Figura 5.2- Correlação entre taxa de predação e índice de dispersão em *A. dyspistus* em 1995.

b- Interações

Em 1993 (Tab. 5.1) não foi encontrada correlação significativa entre o número de sementes atacadas por *A. dyspistus* e *M. boucheri* ($r = -0,45$; $P = 0,261$ $n = 8$) nem entre suas taxas de predação, considerando, para *M. boucheri* a taxa absoluta ($r = -0,46$; $P = 0,257$; $n = 8$) ou a taxa relativa ($r = 0,28$; $P = 0,498$). Em 1995 (Tab. 5.2), o número de sementes atacadas pelo bruquideo mostrou correlação negativa significativa com o número de sementes atacadas pelo braconideo ($r = 0,83$; $P = 0,001$; $n = 12$), bem como entre as taxas de predação utilizando a predação absoluta pelo bruquideo ($r = -0,80$; $P = 0,02$; $n = 12$). As taxas de predação, entretanto, não mostraram correlação significativa considerando-se a predação relativa por *M. boucheri* ($r = 0,08$; $P = 0,806$; $n = 12$).

Dentro de cada planta observou-se que apenas em algumas plantas houve correlação significativa entre número de sementes/fruto atacadas pelo braconideo e pelo bruquideo, tanto em 1993 (Tab. 5.5) quanto em 1995 (Tab. 5.6).

Em 1993 a significância só foi observada para plantas que tiveram ataque grande de ambas as espécies. Em 1995, as plantas com correlação significativa foram aquelas com as maiores taxas de utilização por *A. dyspistus*.

Tabela 5.5- Índices de correlação entre números de sementes atacadas por *A. dyspistus* e por *M. boucheri*, número de frutos e P para cada planta estudada em 1993.

Planta	r	n	p
1	-0.1306	50	0.366
2	0.0168	50	0.908
3	-	50	-
4	-	50	-
5	-0.3810*	50	0.006
6	-	50	-
7	-0.1519	50	0.292
8	-0.4509*	50	0.001

Tabela 5.6- Índices de correlação entre números de sementes atacadas por *A. dyspistus* e por *M. boucheri*, número de frutos e P para cada planta estudada em 1995.

Planta	r	n	p
1	-0.1323	30	0.486
2	-0.3500	26	0.080
3	-0.5617*	29	0.002
4	-0.0732	22	0.746
5	0.1846	18	0.463
6	-	26	-
7	-0.5883*	26	0.002
8	-0.3067	29	0.106
9	-0.6685*	30	0.000
10	-0.6910*	30	0.000
11	-	30	-
12	-	30	-

5.4- Discussão

a- Distribuição das espécies no recurso e suas taxas de ataque a sementes

Insetos herbívoros raramente são distribuídos aleatoriamente seja numa escala local seja em escala geográfica (Stanton, 1983). Vários processos podem, segundo Stanton, gerar esta distribuição não randômica: 1- mobilidade limitada; 2- fatores ambientais que afetam sobrevivência, crescimento e reprodução; 3- competição e 4- interações entre plantas e insetos. No caso de *A. dyspistus* e *M. boucheri*, ambas as espécies distribuem-se agregadamente nos frutos, observação através dos valores de I, e nas plantas, o que se nota pela grande variação na taxa de predação por planta. Para *A. dyspistus* é provável que tal distribuição em plantas esteja relacionada à colonização

casual de manchas comum para pequenos organismos (Price, 1980), e à distribuição agregada da planta na comunidade. Em *M. boucheri* esta distribuição pode ser explicada pela interação com *A. dyspistus* - onde há super-exploração pela primeira espécie o bruquideo não pode ser abundante mesmo que todas as outras condições lhe sejam favoráveis - e também pela distribuição da planta - planta vizinhas e com maior número de vizinhos próximos devem ter maior probabilidade de ataque por ambas as espécies. Para as duas espécies aqui estudadas é provável que a unidade de seleção dentro da planta seja o fruto, ou seja, depois de escolhido o fruto a probabilidade de que mais de uma semente seja atacada é grande, gerando uma distribuição agregada. No caso de *M. boucheri*, este padrão de distribuição pode ser uma consequência do padrão da espécie de ataque anterior, pois se as sementes atacadas apresentam distribuição agregada, também as sementes intactas apresentarão tal distribuição. Estes resultados diferem sobremaneira daqueles encontrados para, por exemplo, *Callosobruchus maculatus* (Bruchidae) (Messina & Renwick, 1985; Mitchell, 1975; Thanthianga & Mitchell, 1987; Wilson, 1988), onde mecanismos de reconhecimento de ovos de co-específicos levam a uma distribuição uniforme de ovos. Entretanto, no caso de *C. maculatus*, a oviposição é feita diretamente em sementes armazenadas, já fora das vagens; assim, a unidade de escolha de sítio de oviposição é a semente, na qual normalmente só se desenvolve um indivíduo.

Normalmente, danos em frutos jovens têm maior probabilidade de induzir abscisão seletiva (p.e. Boucher & Sork, 1979; Janzen, 1971a, 1971b) Esta pode ser vista como um mecanismo através do qual a planta cessa o investimento em prole que não teria probabilidade de contribuir para futuras gerações mesmo se ela continuasse a investir recursos nela (Stephenson, 1981). Entretanto, em *P. tortum* aparentemente não existe uma resposta por parte da planta que gere um custo associado a um ataque em

massa sobre frutos individualmente - porque no caso de *A. dyspistus* não há morte imediata da semente (cap. 2) e no caso de *M. boucheri* as sementes já estão completamente desenvolvidas. Assim, não haveria também pressão para evolução de uma tática de oviposição que envolvesse distribuição uniforme de ovos sobre os frutos e, conseqüentemente uma dispersão de risco.

A agregação de *A. dyspistus* nos frutos tende a diminuir com o aumento de sua taxa de ataque a sementes, até que se atinge uma distribuição aleatória ou regular com as maiores taxas de utilização. Isto ocorre porque as sementes têm, em sua maioria, distribuição regular ou aleatória e, quanto mais próximo de 100% o ataque maior deve ser a semelhança entre o índice de dispersão de *A. dyspistus* e das sementes.

O ataque de sementes de *P. tortum* por *A. dyspistus* e *M. boucheri* variou bastante no tempo e no espaço (Tabs. 5.1 e 5.2). Tal variação pode ser atribuída, em parte a variações não explicadas das condições bióticas e abióticas do meio e a dispersão das espécies.

O ataque total das sementes de *P. tortum*, considerando ambas as espécies, foi bastante alto em 1995, chegando em muitas plantas a mais de 80%, mas não em 1993. Como sementes têm, em geral, grande longevidade (Feener, 1985) mesmo uma perda total em uma estação reprodutiva pode ter efeito reduzido sobre a dinâmica da população vegetal. Crawley (1989) concluiu em sua revisão sobre o efeito de herbívoros sobre a dinâmica populacional de plantas, que insetos herbívoros podem afetar praticamente todos os aspectos da performance da planta, havendo, ao contrário, poucos registros de insetos afetando sua dinâmica. Isto é particularmente verdade para plantas com maior longevidade, para as quais uma mudança na estrutura populacional deveria envolver alterações drásticas no ambiente. Em trabalho recente Louda & Potvin (1995) estudando uma espécie nativa de Asteraceae de ciclo curto, encontraram que a perda

devida a insetos que se alimentam de flores reduzia significativamente a produção de sementes, o recrutamento de plântulas e finalmente a densidade de adultos, demonstrando que insetos podem efetivamente afetar a dinâmica de plantas. Predadores de sementes pré-dispersão já foram registrados como limitantes do recrutamento vegetal de uma espécie anual de Asteraceae em uma comunidade natural (Louda, 1982). Louda *et al.* (1990) demonstraram que a perda devida a predadores de sementes era amplificada em estágios seguintes do ciclo de vida da planta e, juntamente com outros fatores, como a competição entre plântulas, chegou a reduzir substancialmente o número final de adultos. Contudo, em outras espécies não foi observado efeito de insetos sobre a demografia de plantas (*e.g.* Louda, 1983).

b- Interações

A grande variação no grau de ataque de sementes de *P. tortum* entre plantas por *A. dyspistus*, havendo casos em que este ataque ultrapassou 90%, sugere que sejam possíveis extinções locais de *M. boucheri* e sua posterior colonização. A definição de população local varia bastante, indo desde uma amostra definida arbitrariamente, como em Chew (1981), até a população definida em seu sentido demográfico e genético, como em Harrison (1991). Um grupo de plantas e mesmo uma planta individualmente podem ser considerados manchas para insetos com mobilidade limitada (Hasting & Wolin, 1989). Em assim sendo é possível que *M. boucheri* apresente uma estrutura metapopulacional, definida como grupo de populações que persiste em conjunto devido ao balanço entre taxas de extinção local e de colonização (Harrison, 1991). Em observações pessoais anteriores foi verificado que uma mesma planta de *P. tortum* em um ano apresentou baixa taxa de ataque por *A. dyspistus* e alta por *M. boucheri*; no ano seguinte quando o braconídeo utilizou quase que a totalidade das sementes, o bruquídeo

teve ocorrência residual. Isto sugere que uma estrutura de metapopulação em *M. boucheri* seja possível, pois extinções e colonizações podem estar havendo neste sistema onde as manchas poderiam ser as plantas, funcionando, neste caso, como ilhas (Janzen, 1968).

Em uma revisão dos estudos empíricos sobre metapopulação Harrison (1991) identificou três situações qualitativamente diferentes que sugerem que a extinção local é mais incidental do que um aspecto central da teoria, sendo a metapopulação, conforme a definição original, apenas um dos tipos possíveis. Contudo, segundo a autora, esta abordagem do tema não diminui a influência mútua entre processos locais e regionais. Desta forma, poderia haver coexistência regional e combinações de espécies localmente incompatíveis, com ou sem exclusão completa de populações locais.

Este pode ser o caso entre *A. dyspistus* e *M. boucheri*. Talvez em populações únicas e isoladas a coexistência continuada fosse inviável e, eventualmente, a exclusão de *M. boucheri* determinaria que apenas a primeira espécie continuasse a alimentar-se de sementes de *P. tortum* na região. Assim, pode ser que haja, entre estas duas espécies, uma coexistência somente possível devido a partição do recurso em um processo dinâmico no tempo e no espaço, que poderia ser denominado competição espaço-temporalmente estruturada (termo proposto por T.M. Lewinsohn).

A fecundidade do braconídeo é bastante alta, chegando a espécie a ser capaz de atacar todas as sementes de uma mesma planta. Em contrapartida, também é grande o parasitismo de *Eurytoma* sp (Hymenoptera: Eurytomidae) sobre suas larvas e pupas (cap. 3). Assim, parece que este parasitismo contribui para a coexistência entre *A. dyspistus* e *M. boucheri*.

Estes resultados indicam que neste sistema interações verticais de cima para baixo, neste caso o parasitismo, atuam significativamente sobre o número populacional

de *A. dyspistus*. A competição, uma força que opera horizontalmente, e neste caso estruturada espaço-temporalmente, se existir, pode também ser importante, entretanto sua detecção seria possível apenas com experimentos desenhados especificamente para acompanhamento de mais longo prazo em plantas individualizadas. Neste caso aplica-se a observação de Stewart (1996) de que estudos de curto prazo podem perder eventos competitivos importantes que ocorrem apenas ocasionalmente.

Como apontado por Stewart (1996), a dinâmica de herbívoros pode ser determinada por interações de espécies nos três níveis tróficos: inimigos naturais, outros herbívoros e a planta hospedeira, havendo variações na importância relativa de cada nível. Contudo, os dados disponíveis até o momento (Denno *et al.*, 1995) mostram não haver justificativa para colocar a competição interespecífica em plano subordinado na estrutura de comunidades de insetos fitófagos.

5.5- Referências Bibliográficas

- Boucher, D.H. & Sork, V.L. 1979. Early drop of nuts in response to insect infestation. *Oikos* **33**: 440-443.
- Bradford, D.F. & Smith, C.C. 1977. Seed predation and seed number in *Scheelea* palm fruits. *Ecology* **58**: 667-673.
- Center, T.D. & Johnson, C.D. 1974. Coevolution of some seed beetles (Coleoptera: Bruchidae) and their hosts. *Ecology* **55**: 1096-1103.
- Chew, F.S. 1981. Coexistence and local extinction in two pierid butterflies. *Am. Nat.* **118**: 655-672.

- Clark, W.E. & Martins, R.P. 1987. *Anthonomus biplagiatus* Redtenbacher (Coleoptera: Curculionidae), a Brazilian weevil associated with *Kielmeyera* (Guttiferae). Coleopt. Bull. **41**: 157-164.
- Crawley, M.J. 1989. Insect herbivores and plant population dynamics. Annu. Rev. Entomol. **34**: 531-564.
- Credland, P.F.; Dick, K.M. & Wright, A.W. 1986. Relationships between larval density, adult size and egg production in cowpea seed beetle, *Callosobruchus maculatus*. Ecol. Ent. **11**: 41-50.
- Denno, R.F.; Mc Clure, M.S. & Ott, J.R. 1995. Interspecific interactions in phytophagous insects: competition re-examined and resurrected. Annu. Rev. Entomol. **40**: 297-231.
- Feener, M. 1985. Seed ecology. Chapman and Hall, London.
- Harrison, S. 1991. Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. Biol. J. Linn. Soc. **42**: 73-88.
- Hastings, A. & Wolin, C.L. 1989. Within-patch dynamics in a metapopulation. Ecology: **70**: 1261-1266.
- Janzen, D.H. 1968. Host plants as islands in evolutionary and contemporary time. Am Nat. **102**: 592-595.
- Janzen, D.H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity, and dispersal. Evolution **23**: 1-27.
- Janzen, D.H. 1971a. Seed predation by animals. Ann. Rev. Ecol. Syst. **2**: 465-492.
- Janzen, D.H. 1971b. Escape of *Cassia grandis* L. beans from predators in time and space. Ecology **52**: 964-979.
- Janzen, D.H. 1977. How southern cowpea weevil larvae (Bruchidae: *Callosobruchus maculatus*) die on non host seeds. Ecology **58**: 921-927.

- Janzen, D.H. 1980. Specificity of seed-attacking beetles in a Costa Rican deciduous forest. J. Ecol. **68**: 929-952.
- Johnson, C.D. 1981a. Interactions between bruchid (Coleoptera) feeding guilds and behavioral patterns of pods of the Leguminosae. Env. Ent. **10**: 249-253.
- Johnson, C.D. 1981b. Seed beetle host specificity and the systematics of Leguminosae. **In** Polhill, R.M. & Raven, P.H. (eds.). Advances in Legume Systematics.
- Johnson, C.D. 1987. Relationships between *Mimosestes* (Coleoptera) and *Acacia* (Leguminosae): is there coevolution between these genera? pp. 347-352. **In** V. Labeyrie et al. (eds.). Insects-Plants. Proceedings of the 6th International Symposium on Insect-Plant Relationships (PAU 1986). Series Entomologica. vol. 41, W. Junk, The Hague.
- Johnson, C.D. 1990. Coevolution of Bruchidae and their hosts: evidence, conjecture, and conclusions. pp. 181-188. **In** k. Fujii *et al.* (eds.). Bruchids and Legumes: Economics, Ecology and Coevolution. Kluwer Academic Press, Netherlands.
- Johnson, C.D. & Janzen, D.H. 1982. Why are the seeds of the Central American guanacaste tree (*Enterolobium cyclocarpum*) not attacked by bruchids except in Panama? Env. Ent. **11**: 373-377.
- Johnson, C.D. & Siemens, D.H. 1991. Expanded oviposition range by a seed beetle (Coleoptera: Bruchidae) in proximity to a normal host. Env. Ent. **20**: 1577-1582.
- Johnson, C.D. & Slobodchikoff, C.N. 1979. Coevolution of *Cassia* (Leguminosae) and its seed beetle predators (Bruchidae). Env. Ent. **8**: 1069-1064.
- Krebs, C.J. 1989. Ecological methodology. Harper & Row Publishers, New York.
- Lawton, J.H. & Hassell, M.P. 1981. Asymmetrical competition in insects. Nature **289**: 793-795.

- Louda, S.M. 1982. Limitation of the recruitment of the shrub *Haplopappus squarrosus* (Asteraceae) by flower and seed-eating insects. *J. Ecol.* **70**: 43-53.
- Louda, S.M. 1983. Seed predation and seedling mortality in the recruitment of a shrub, *Haplopappus venetus* (Asteraceae) along a climatic gradient. *Ecology* **64**: 511-521.
- Louda, S.M. & Potvin, M.A. 1995. Effect of inflorescence feeding insects on the demography and lifetime fitness of a native plant. *Ecology* **76**: 229-245.
- Louda, S.M.; Potvin, M.A. & Collinge, S.K. 1990. Predispersal seed predation postdispersal seed predation and competition in the recruitment of seedlings of a native thistle in Sandhills prairie (Nebraska, USA). *Am. Mid. Nat.* **124**: 105-113.
- Macêdo, M.V. & Monteiro, R.F. 1989. Seed predation by a braconid wasp, *Allorhogas* sp. (Hymenoptera). *J. New York Entomol. Soc.* **97**: 358-362.
- Messina, F.J. & Renwick, J.A.A. 1985. Ability of ovipositing seed beetles to discriminate between seeds with differing egg loads. *Ecol. Ent.* **10**: 225-230.
- Mitchell, R. 1975. The evolution of oviposition tactics in the bean weevil, *Callosobruchus maculatus* (F.). *Ecology* **56**: 696-702.
- Mitchell, R. 1977. Bruchid beetles and seed packaging by palo verde. *Ecology* **58**: 644-651.
- Nelson, D.M. & Johnson, C.D. 1983. Stabilizing selection on seed size in *Astragalus* (Leguminosae) due to differential predation and differential germination. *J. Kans. Entomol. Soc.* **56**: 169-174.
- Price, P.W. 1980. *Evolutionary biology of parasites*. Princeton Univ. Press. New Jersey.
- Ramirez, N. & Arroyo, M.K. 1987. Variación espacial y temporal en la depredación de semillas de *Copaifera pubiflora* Benth. (Leguminosae: Caesalpinioideae) en Venezuela. *Biotropica* **19**: 32-39.

- Siemens, D.H.; Johnson, C.D. & Ribardo, K.J. 1992. Alternative seed defense mechanisms in congeneric plants. Ecology **73**: 2152-2166.
- Siemens, D.H. & Johnson, C.D. 1995. Number of seeds per pod in three species of perennial legumes: a compromise between ecological and physiological constraints? Am. Midl. Nat. **133**:
- Siemens, D.H.; Johnson, C.D. & Woodman, R.L. 1991. Determinants of host range in bruchid beetles. Ecology **72**: 1560-1566.
- Siemens, D.H.; Rabston, B.E. & Johnson, C.D. 1994. Alternative seed defense mechanisms in a palo verde (Fabaceae) hybrid zone: effects on bruchid beetle abundance. Ecol. Ent. **19**: 381-390.
- Smith, C.C. 1975. The coevolution of plants and seed predators. pp. 53-77. In L.E. Gilbert & P.H. Raven (eds.). Coevolution of animals and plants. University of Texas Press, Texas.
- Stamopoulos, D.C. 1987. Influence of the Leguminosae secondary substances on the ecology and biology of Bruchidae. Entomol. Hellen. **5**: 61-67.
- Stanton, M.L. 1983. Spatial patterns in the plant community and their effects upon insect search. In Ahmad, S. (ed.). Herbivorous insects. Academic Press, New York.
- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. Ann. Rev. Ecol. Syst. **12**: 253-279.
- Stewart, A.J.A. 1996. Interspecific competition reinstated as an important force structuring insect herbivore communities. Trends Ecol. Evol. **7**: 270-273.
- Thanthianga, C. & Mitchell, R. 1987. Vibrations mediate prudent resource exploitation by competing larvae of the bruchid weevil *Callosobruchus maculatus* Entomol. Exp. Appl. **44**: 15-21.

- Toquenaga, Y. 1990. Mechanisms of contest and scramble competition in bruchid species. pp. 341-349. In Fujii, K. Gatehouse, A.M.R. (eds.) Bruchids and legumes: economics, ecology and coevolution. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- Umeya, K.; Kato, T. & Kocha, T. 1975. Studies on the comparative ecology of bean weevils. VI Intraspecific larva competition in *Callosobruchus analis* (F.). Jpn. J. Appl. Entom. Zool. **19**: 47-63.
- Wilson, K. 1988. Egg laying decisions by the bean weevil *Callosobruchus maculatus*. Ecol. Ent. **13**: 107-118.

6- Conclusões

1- *Allorhogas dyspistus* é um galhador de sementes de *Pithecellobium tortum*, que provoca a formação de uma divisão da semente resultante da proliferação de tecido parenquimático vegetal. Esta separação isola a larva do embrião da semente, ainda pequeno, possibilitando sua sobrevivência e desenvolvimento através da continuidade do aporte de nutrientes. Sua ação sobre as sementes resulta, entretanto, numa diminuição do potencial reprodutivo da planta de forma direta, reduzindo a viabilidade das sementes atacadas, e indireta, deixando, por ocasião de sua emergência, uma porta para entrada de microrganismos que matam a maioria das sementes atacadas. A resposta da semente induzida pelo inseto é completamente diferente de danos resultantes da alimentação de outros grupos de insetos que utilizam este tipo de recurso, sendo peculiar a possibilidade de sobrevivência das sementes em consequência do isolamento e não danificação do embrião, permitindo que o aporte de nutrientes para aquela semente seja mantido e, com isso, a integridade do recurso alimentar do inseto. Isto, claramente, permite a classificação de *A. dyspistus* como um parasita manipulador de seu recurso.

2- *A. dyspistus* é uma espécie protândrica em duas escalas temporais: em cada coorte de frutos e ao longo do período de frutificação de *P. tortum*. Na primeira escala a protandria pode ser explicada pelo menor tempo de desenvolvimento de machos, correlação comumente encontrada em espécies de microhimenópteros parasitóides e em insetos em geral. Na segunda escala, é provável que a densidade de machos da geração parental defina a frequência de fecundação de fêmeas e, conseqüentemente, a proporção de machos produzidos. Assim, se no início da estação de frutificação há poucos machos para fecundar as fundadoras, mais machos são produzidos; conforme aumenta a

disponibilidade de machos mais fêmeas serão fecundadas e, assim progressivamente mais fêmeas são geradas à medida que avança a frutificação do hospedeiro, determinando este padrão também ao longo do período reprodutivo da espécie. Este mecanismo representa uma possibilidade de seleção da protandria *per se* mesmo em populações com gerações sobrepostas. *Eurytoma* sp, entretanto, exibe razão sexual próxima da igualdade em ambas as escalas.

3- Machos das duas espécies de Hymenoptera esperam pelas fêmeas nos sítios de emergência destas. Entretanto, *A. dyspistus* não exibe comportamento agressivo de disputa por fêmeas, como é observado em seu parasitóide, *Eurytoma* sp. A diferença no comportamento de acasalamento parece devida, em parte, a diferença na variação da razão sexual ao longo do ciclo entre as duas espécies. Para *A. dyspistus*, protândrica onde a razão sexual inicial pode ser de até 5:1, a disputa por fêmeas teria para os machos muito mais custos do que benefícios, o que não seria observado para *Eurytoma* sp, cuja razão sexual é em torno de 1:1 durante todo o ciclo.

4- *A. dyspistus* apresenta dimorfismo sexual de tamanho com fêmeas 5% maiores do que machos e variação intra-sexual semelhante entre os sexos. Em *Eurytoma* sp, apesar de machos apresentarem disputas agressivas por fêmea e o tamanho ser importante na definição do macho vencedor, fêmeas são 6% maiores do que machos. A variação intra-sexual, entretanto, é muito maior nestes últimos, que têm ainda uma distribuição de tamanho muito mais uniforme. A manutenção desta variabilidade de tamanho na população seria possível se machos pequenos também obtivessem sucesso reprodutivo em algumas situações particulares, como por exemplo menor competição intra-específica. A seleção intra-sexual nesta espécie parece importante definindo não

que machos sejam maiores do que fêmeas, mas que apenas alguns caracteres, largura do tórax e comprimento do fêmur das pernas protorácicas dentre os caracteres estudados, sejam maiores nos machos do que nas fêmeas.

Aparentemente a seleção inter-sexual não opera significativamente em nenhuma das duas espécies de Hymenoptera. Machos parecem não escolher fêmeas, que ainda estão dentro dos frutos quando buscadas pelos machos, e nem fêmeas parecem escolher machos, que as aguardam, do lado de fora do fruto e copulam com elas imediatamente após sua emergência.

5- Para *A. dyspistus* a quantidade uniforme de recurso alimentar, deve ser importante na definição do padrão de variação intra-sexual semelhante entre os sexos. Fecundidade selecionando fêmeas maiores e vantagem de machos emergindo precocemente, conseqüentemente menores, podem determinar o dimorfismo sexual de tamanho observado. Para *Eurytoma* sp o recurso tem disponibilidade quantitativamente variada por indivíduo e os machos devem, de um lado, ter vantagens do menor tamanho pela emergência anterior (menor competição) e, de outro, ser selecionados para maior tamanho uma vez que isto lhes confere maior sucesso na disputa por fêmeas. Fêmeas, contudo, devem ser selecionadas para tamanhos maiores em função do aumento de fecundidade e, independentemente da variação da quantidade de recurso deve haver um tamanho mínimo para fêmeas. Estas pressões é que devem definir o padrão de dimorfismo e de variação intra-sexual encontrado para esta espécie.

6- As taxas de utilização de sementes de *P. tortum* por *A. dyspistus* e *M. boucheri* variam bastante no tempo e no espaço. Apesar desta variação seu padrão de distribuição nos frutos, independente da taxa, é agregado. Isto indica que, no caso do

braconideo, sua unidade de escolha é o fruto, que depois de escolhido deve ter mais sementes atacadas. Este padrão só é possível porque, provavelmente, não há uma resposta defensiva da planta a este ataque em massa sobre sementes de um mesmo fruto, ainda que estes sejam jovens. Uma defesa comumente observada em casos semelhantes, a abscisão do fruto, é talvez inibida neste caso pelo modo como *A. dyspistus* utiliza as sementes, mantendo-a viva. No caso de *M. boucheri*, a distribuição agregada pode ser uma consequência da distribuição de *A. dyspistus*, e, para esta espécie, uma resposta defensiva por parte da planta seria menos provável pelo fato de as sementes já estarem completamente desenvolvidas.

7- A mortalidade de sementes de *P. tortum* devida ao ataque de *A. dyspistus* e *M. boucheri* foi de 32,6% em 1993 e 66,7% em 1995; entretanto a perda de sementes em algumas plantas chegou a mais de 90%. Assim, estes dois fitófagos podem ter efeito negativo grande sobre a aptidão destas plantas, dependendo de fatores tais como a contribuição de reprodução sexuada para a reposição de indivíduos da população.

8- A primeira espécie a atacar sementes de *P. tortum*, *A. dyspistus*, apesar de inviabilizá-las para a espécie que preda as sementes em fase de desenvolvimento posterior, *M. boucheri*, parece não ter um efeito negativo regional grande sobre esta última. Uma razão provável é a alta taxa de parasitismo que *A. dyspistus* sofre por *Eurytoma* sp, diminuindo bastante a densidade populacional deste primeiro fitófago. Outra possível explicação é que entre os dois fitófagos exista uma “competição espaço-temporalmente estruturada”; apesar da coexistência local entre estas duas espécies ser, provavelmente, inviável a longo prazo, elas tornam-se compatíveis regionalmente devido a variações nas taxas de ataque de sementes por ambas em escala temporal e espacial, ou

seja, entre anos e entre plantas. Para comprovar a existência de tal tipo de competição, que decorreria da estrutura metapopulacional de uma ou ambas as espécies, seriam necessários experimentos desenhados para esta finalidade.

7- Resumo

Neste trabalho, descreveu-se aspectos da biologia e ecologia de *Allorhogas dyspistus* Marsh (Hymenoptera), o primeiro braconídeo fitófago registrado, que utiliza sementes imaturas de *Pithecellobium tortum* Mart. (Leguminosae: Mimosoideae), de seu parasitóide *Eurytoma* sp (Hymenoptera: Eurytomidae) e de seu competidor potencial *Merobruchus boucheri* Kingsolver (Coleoptera: Bruchidae). Este último fitófago utiliza sementes de *P. tortum* já completamente desenvolvidas, sendo que aquelas utilizadas pelo braconídeo ficam, em sua maioria, inviabilizadas para posterior predação pelo bruquídeo.

A. dyspistus foi caracterizado como galhador de sementes de *P. tortum* cuja galha resulta da proliferação de células do parênquima fundamental próximas ao tegumento interno, sendo que a testa não envolve toda a galha. Sua ação resulta numa diminuição do potencial reprodutivo da planta de forma direta, reduzindo a viabilidade das sementes atacadas, e indireta, deixando, por ocasião de sua emergência, um furo que permite a entrada de microrganismos que matam a maioria das sementes. Sua forma de utilização da semente, mantendo-se em uma câmara isolada do embrião, que continua vivo e conseqüentemente recebendo nutrientes e desenvolvendo-se, permite sua classificação como um parasita manipulador de seu recurso.

A. dyspistus é protândrica em cada coorte de frutos examinados e ao longo da estação reprodutiva. Na primeira escala temporal a protandria pode ser atribuída ao menor tempo de desenvolvimento dos machos e na segunda escala à densidade de machos da geração parental, que vai diminuindo ao longo da estação. *Eurytoma* sp, entretanto, apresenta razão sexual próxima da igualdade em ambas as escalas de tempo.

Machos dos dois microhimenópteros estudados esperam pelas fêmeas em seu sítio de emergência. *A. dyspistus* apresenta agregação de machos em torno do sítio de

emergência da fêmea e *Eurytoma* sp só um macho permanece esperando pela fêmea emergente devido a disputas agressivas onde tamanho do corpo parece ser o principal fator na determinação do macho vencedor.

Ambas as espécies apresentam dimorfismo sexual de tamanho com fêmeas maiores. A variação intra-sexual desta característica é semelhante entre machos e fêmeas de *A. dyspistus* e muito diferente entre os sexos de *Eurytoma* sp. Nesta última espécie, os machos apresentam maior amplitude de variação e ainda uma distribuição de frequência de tamanho mais platicúrtica. A seleção intra-sexual nesta espécie parece operar, em machos, através das disputas agressivas, determinando que algumas características provavelmente importantes nestes embates, largura do tórax e comprimento do fêmur dentre os caracteres avaliados, sejam maiores neste sexo do que nas fêmeas, e não que machos sejam maiores.

As taxas de ataque de sementes pelos fitófagos, *A. dyspistus* e *M. boucheri*, variam enormemente entre plantas e entre anos. Apesar desta variação o padrão de distribuição de ambas as espécies nos frutos é agregado. Este padrão agregado com utilização maciça de sementes de um mesmo fruto sem resposta defensiva por parte da planta, a abscisão do fruto como é comum, deve ser possível devido a manipulação do recurso por parte de *A. dyspistus* e devido ao fato de as sementes já estarem completamente desenvolvidas quando do ataque de *M. boucheri*.

Os principais fatores a permitem a coexistência continuada de *A. dyspistus* com *M. boucheri* parecem ser o parasitismo de *Eurytoma* sp sobre *A. dyspistus* e uma estrutura metapopulacional de uma ou ambas as populações.

8- Summary

This study describes the biology and ecology of *Allorhogas dyspistus* Marsh (Hymenoptera: Braconidae), the first phytophagous braconid ever recorded, which feeds on *Pithecellobium tortum* Mart. (Leguminosae: Mimosoideae) immature seeds, its parasitoid *Eurytoma* sp (Hymenoptera: Eurytomidae), and its potential competitor *Merobruchus boucheri* Kingsolver (Coleoptera: Bruchidae). This last species predated on fully developed seeds of *P. tortum*, and most of those attacked by *A. dyspistus* are not available for later attack by *M. boucheri*.

A. dyspistus was characterized as a gall maker on *P. tortum* seeds, whose galls result from the proliferation of parenchymatous cells near the tegument but not the seed coat cells. Its impact on the host plant consists in a decrease of the plant reproductive potential both by directly reducing seed viability and by contributing to seed mortality by way of the adult emergence holes which allow access to pathogenic microorganisms. The braconid's way of eating the seed, keeping itself in a chamber apart from the embryo, which remain alive and therefore demanding nutrients for it, accords it the profile of a manipulative parasite.

A. dyspistus is protandrous in each cohort of fruits as well as throughout its whole reproductive season. At the first time scale, protandry may be due to the males' shorter development time, and at the second to male variation in density and therefore in fecundation rates as the season progresses. *Eurytoma* sp, however showed a sex ratio near equality in both time scales.

Both microhymenopterous wait for emerging females. While *A. dyspistus* males aggregate around female emergence sites, in *Eurytoma* sp, as males aggressively dispute

mates. only one male keeps waiting for each emerging female. Body size seems to be the main factor in determining the male winning the contest.

A. dyspistus and *Eurytoma* sp showed female biased sexual body size dimorphism. Intra-sexual size variation is similar in *A. dyspistus* males and females but quite different between sexes in *Eurytoma* sp. In this species males showed a greater range and a more uniform frequency distribution of body sizes. Intra-sexual selection in this eurytomid species seems to operate, in males, by aggressive contests, entailing that some body parts (probably important in these contests), thorax width and femur length among the analysed characters, be relatively larger in males than in females even though their body size as a whole is not.

Seed attack by the phytophagous *A. dyspistus* and *M. boucheri* varied greatly among plants and years. Despite this variation their spatial distribution pattern in fruits was aggregated. This pattern, resulting in fruits having up to 100% of their seeds attacked without any apparent plant defensive response may be possible because of the manipulation of seed development by *A. dyspistus* and the fact that the seeds are fully developed when *M. boucheri* attacks.

It seems that the parasitism of *Eurytoma* sp upon *A. dyspistus* immatures and a possible metapopulation structure of one or both species are the main factors allowing continued coexistence of *M. boucheri* with *A. dyspistus*.