

RODRIGO AUGUSTO SANTINELO PEREIRA

RELAÇÃO DO DESENVOLVIMENTO DE VESPAS DE FIGO
(HYMENOPTERA: CHALCIDOIDEA) COM ASPECTOS
REPRODUTIVOS DE *FICUS EXIMIA* SCHOTT (MORACEAE)

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato a)
Rodrigo Augusto
Santinelos Pereira
e aprovada pela Comissão Julgadora
01/09/98 João Semir

ORIENTADOR: PROF. DR. JOÃO SEMIR

Dissertação apresentada no instituto de biologia da
Universidade Estadual de Campinas como parte dos
requisitos para a obtenção do título de Mestre em
Ciências Biológicas, Área de concentração
em Ecologia

CAMPINAS - SP

1998

UNIDADE	BC
N.º CHAMADA:	I/UNICAMP
	P414r
V.	Ex.
TOMBO BC/	35504
PROG.	395/98
C	<input type="checkbox"/>
D	<input checked="" type="checkbox"/>
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	22/6/98
N.º CPD	

CM-00117481-7

FICHA CATALOGRAFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

Pereira, Rodrigo Augusto Santinelo

P414r Relação do desenvolvimento de vespas de figo (*Hymenoptera*:
chalcidoidea) com aspectos reprodutivos de *Ficus eximia* schott
(Moraceae)/Rodrigo Augusto Santinelo Pereira. -- Campinas, SP:
[s.n.], 1998.
78f.:ilus.

Orientador: João Semir

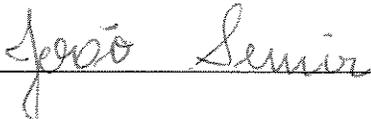
Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual de Campinas.
Instituto de Biologia.

1. Interação inseto-planta. 2. Mutualismo. 3. Ecologia. I. Semir,
João. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia.
III. Título.

BANCA EXAMINADORA

Titulares:

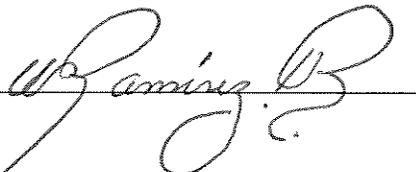
Dr. João Semir (orientador)
Professor Assistente Doutor
Depto. de Botânica/IB/Unicamp



Dra. Cláudia Maria Jacobi
Professor Adjunto Doutor
Depto. de Biologia Geral/ICB/UFMG



Dr. Willian Ramírez Benavides
Professor Catedrático Doutor
Faculdade de Agronomia, Universidade da Costa Rica.



Suplente:

Dra. Maria Alice Garcia
Professor Assistente Doutor
Depto. de Zoologia/IB/Unicamp

Este trabalho é dedicado a Leila, que sempre
incentivou meus estudos e ensinou uma grande
lição de vida

AGRADECIMENTOS

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

A minha mãe Conceição e meus irmãos Sérgio e Seisse pelo carinho e incentivo ao estudo.

Aos orientadores na graduação Ayres de Oliveira Menezes Jr. e Efraim Rodrigues por terem me apresentado este surpreendente “mundo dos figos”.

A João Semir pela amizade e orientação no mestrado.

A todos os professores dos cursos de ecologia e biologia vegetal pelos ensinamentos oferecidos.

Aos membros da banca de qualificação Dr. Flávio A. Maes dos Santos, Dr. João Vasconcellos Neto, Dra. Maria Alice Garcia e Dr. Paulo Sérgio M. C. de Oliveira pelas sugestões no projeto de dissertação.

Aos membros da pré-banca Dr. Ary Gomes da Silva, Dra. Cláudia Maria Jacobi, Dra. Maria Alice Garcia e Dr. William Ramírez B. pelas sugestões na versão final deste trabalho.

Aos profissionais que contribuíram com valiosas sugestões e auxiliaram nas análises dos dados: Ary Gomes da Silva, Cláudia Maria Jacobi, Edward Allen Herre, Flávio A. Maes dos Santos, José Roberto Trigo, Rodolfo Antônio de Figueiredo, Stephen G. Compton, Stuart A. West, William Ramírez B.

Ao Dr. Pedro O. J. Neves pela identificação dos fungos.

Aos Drs. Cornelis C. Berg e Pedro P. Carauta pela identificação e comentários taxonômicos da espécie de *Ficus* estudada.

Ao MSc. Ayres de Oliveira Menezes Jr. pela identificação das vespas.

Aos funcionários e técnicos do Departamento de Botânica Ana Lúcia, Iara, João Carlos, Maria Lúcia, Sebastião e Wilson pela ajuda em várias ocasiões.

Ao NAP / MEPA – ESALQ pelas fotos de Microscopia Eletrônica de Varredura.

A Ary Gomes e Eduardo Borba pela ajuda nas fotos.

A Simone pela revisão de Português.

Aos amigos dos Departamentos de Botânica e Zoologia pelo carinho e amizade: Adriana Martini, Adrianinha, Alan, Alerrandra, Alexandre Uhlmann, Andréa Barbosa, Andrea Spina, Ângela Sartori, Aparecida (Cida), Ariadna, Bel, Cibele, Eduardo Borba, Ellen, Fábio Vita, George, Ingrid, Isabela, Janete, João Luiz, Karin, Kazue, Luciana Alves, Luciana Passos, Márcio Lisboa, Maria de Fátima (Fatinha), Mariana, Marta, Milene, Paulo Inácio, Renato Goldemberg, Rodrigo Bustos, Rosana, Simone, Tereza Grombone, Tereza Sposito, Tônico, Veridiana, Vidal e Zeca.

Aos amigos de turma de mestrado Adriano, Cecília, Gabriela, Hermes, Márcio, Milene, Patto e Paulinha pela amizade e contribuições neste trabalho.

Aos amigos Alcione (Meméia), Ary & Paola, Carla, Célia, Cláudia & Nelson, Cláudia Jacobi, Cláudio Müller, Julie, Luciana Miura, Luiz Henrique (Ique), Main, Marcinha, Rodolfo, Tchesca, Washington e Zé Oswaldo pela grande amizade.

À CAPES pela bolsa concedida.

Calvin e Haroldo

by WATERSH

Cuidado!
FIGOS
CAIENDO



ÍNDICE GERAL

1 - Introdução	1
1.1 - Conflitos do mutualismo.....	1
1.2 - Distribuição geográfica do gênero	3
1.3 - Fenologia	4
1.4 - Interação <i>Ficus</i> e vespas polinizadoras.....	5
1.5 - Interação <i>Ficus</i> e vespas não-polinizadoras.....	7
1.6 - Considerações taxonômicas sobre <i>Ficus eximia</i>	8
2 - Objetivos	9
3 - Materiais e Métodos	10
3.1 - Locais e indivíduos estudados	10
3.2 - Materiais testemunhos	10
3.3 - Estimativa do tamanho do sicônio.....	11
3.4 - Observações gerais sobre o sistema	13
3.5 - Coleta das vespas e outras medidas do sicônio	14
3.6 - Distribuição espacial dos aquênios e das galhas nos sicônios	15
3.7 - Utilização das flores femininas para a produção de aquênios e o desenvolvimento de vespas ..	17
3.8 - Relação das vespas com a produção de aquênios.....	17
3.9 - Relação das vespas não-polinizadoras com a prole das vespas polinizadoras.....	18
3.10 - Análise dos dados	19

4 - Resultados e Discussão	20
4.1 - Características do sistema.....	20
4.1.1 - Número de flores femininas vs. volume do sicônio.....	20
4.1.2 - Vespas associadas.....	21
4.1.3 - Modo de oviposição e desenvolvimento das vespas.....	28
4.1.4 - Outros organismos associados.....	34
4.2 - Distribuição espacial das galhas e dos aquênios nos sicônios	36
4.3 - Utilização das flores femininas	43
4.4 - Relação das vespas com a produção de aquênios.....	47
4.5 - Relação das vespas não-polinizadoras com a prole das vespas polinizadoras.....	53
5 - Conclusões gerais	58
6 - Resumo.....	59
7 - Abstract.....	60
8 - Literatura Citada.....	61

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Diferença entre o volume medido e calculado do sicônio.....	13
Figura 2. Medida da posição dos aquênios e galhas no sicônio.....	16
Figura 3. Número estimado de flores femininas vs. volume do sicônio	20
Figura 4. Vespas associadas a <i>Ficus eximia</i>	24
Figura 5. Número médio de aquênios e vespas por sicônio e por mL de sicônio	26
Figura 6. Volume do sicônio em Campinas e Londrina.....	28
Figura 7. Distribuição do número de colonizadoras por sicônio	30
Figura 8. Manchas formadas pela inserção dos ovipositores das vespas não-polinizadoras.	32
Figura 9. Número de não-polinizadoras vs. número de manchas no sicônio.....	32
Figura 10. Outros organismos associados a <i>Ficus eximia</i>	35
Figura 11. Distância da base do aquênio/galha à superfície externa do sicônio.....	37
Figura 12. <i>Idarnes</i> sp1 ovipositando.....	38
Figura 13. Distribuição dos aquênios nos sicônios	39
Figura 14. Distribuição de <i>Pegoscapus</i> sp. nos sicônios.....	39
Figura 15. Distribuição de <i>Idarnes</i> spp. nos sicônios.....	40

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1. Regressão linear entre volume calculado e volume medido	12
Tabela 2. Espécies de vespas e número de aquênios por sicônio.....	21
Tabela 3. Classificação e características ecológicas das vespas associadas a <i>Ficus eximia</i> ..	23
Tabela 4. Número de aquênios e vespas por sicônio e por mL de sicônio	27
Tabela 5. Longevidade em laboratório de <i>Idarnes</i> sp2	33
Tabela 6. Número de sicônios não polinizados retidos até o final do desenvolvimento.....	42
Tabela 7. Proporção de flores femininas utilizadas em dois indivíduos de <i>F. eximia</i>	44
Tabela 8. Regressão linear entre utilização das flores femininas e volume do sicônio.....	45
Tabela 9. Regressão linear entre densidade de utilização de flores femininas e volume do sicônio.....	46
Tabela 10. Regressão múltipla entre o número de aquênios e de vespas por sicônio	48
Tabela 11. Resumo das regressões múltiplas do número de aquênios e vespas	49
Tabela 12. Estudos de relações de produção de aquênios vs. vespas e polinizador vs. não- polinizadores	51
Tabela 13. Regressão múltipla entre o número de polinizadoras e de não-polinizadoras	54
Tabela 14. Resumo das regressões múltiplas de número de polinizadoras e não- polinizadoras	55

Relação do desenvolvimento de vespas de figo (Hymenoptera: Chalcidoidea) com aspectos reprodutivos de *Ficus eximia* Schott (Moraceae).

1 - INTRODUÇÃO

1.1 - “Conflitos” do mutualismo

A estabilidade de cooperações interespecíficas tem sido abordada como um dilema do ponto de vista evolutivo, considerando que a seleção individual poderia favorecer indivíduos não-cooperativos que explorariam seus parceiros sem, no entanto, dar algo em troca. A cooperação interespecífica não compreende um estado discreto de interação, mas sim um contínuo entre um extremo de parasitismo/patogeneidade até outro de mutualismo (Bull & Rice 1991). A partir desta idéia, interações mutualísticas têm sido abordadas como exploração mútua, na qual cada parceiro explora o outro sem impedir que o outro o explore (Axelrod & Hamilton 1981; Bull & Rice 1991). Exemplos de interações cooperativas, cujas origens podem ser encaixadas no critério de coevolução, são as interações especializadas de plantas e polinizadores cujas larvas se alimentam das sementes da mesma planta que os adultos polinizaram (Thompson 1989). Porém, Janzen (1980) discute a validade e os usos inadequados do termo coevolução. Exemplos destes mutualismos são: “yuccas” (Agavaceae) e lepdópteros (Addicott 1986); *Trollius europaeus* (Ranunculaceae) e moscas (Pellmyr 1989); e *Ficus* (Moraceae) e vespas (Hill 1967; Janzen 1979a; Ramírez 1969; Wiebes 1979).

Plantas do gênero *Ficus* apresentam interações com vespas polinizadoras espécie-específicas que utilizam a inflorescência da planta para ovipositarem nos ovários das flores femininas e desenvolverem suas proles. Deste modo, cada vespa se desenvolve em uma flor feminina no lugar do fruto (Baker 1961; Corner 1985; Galil & Eisikowitch 1968a; Hill 1967, 1971; Janzen 1979a; Murray 1985; Ramírez 1969, 1970a, 1974; Rixford 1912; Wiebes 1979). Vespas não-polinizadoras que se desenvolvem também galhando flores femininas ou parasitando larvas das galhadoras que apresentam certa especificidade de hospedeiro são associadas a *Ficus* (Boucek 1988, 1993; Bronstein 1991, 1992; Compton *et al.* 1991; Gordh 1975; Janzen 1979a; Hill 1967; Ramírez 1988). Devido a estas interações, *Ficus* e vespas constituem um excelente sistema para estudos de relação planta-inseto (Anstett *et al.* 1997; Bronstein 1992; Compton 1993).

A inflorescência de *Ficus* (sicônio) constitui-se de uma estrutura globosa cujas flores são inseridas internamente (Crane 1986; Verkerke 1989). Esta estrutura corresponde morfológicamente ao eixo da inflorescência alargado e invertido. O fruto de *Ficus* é do tipo aquênio, possuindo um pericarpo duro envolvendo uma única semente. Por constituir a unidade de dispersão da planta, o sicônio equivale ecologicamente ao fruto e os aquênios às sementes (Janzen 1979a).

Aproximadamente metade das espécies de *Ficus* são monóicas (Berg 1989), possuindo flores masculinas e femininas em um mesmo sicônio. Nestas espécies, as funções feminina (produção de aquênios) e masculina (dispersão de pólen através de vespas fêmeas) ocorrem no mesmo indivíduo. As demais espécies são ginodióicas, mas funcionalmente dióicas. Nestas, alguns indivíduos possuem sicônios com flores exclusivamente femininas (plantas femininas). Nos demais indivíduos os sicônios têm flores dos dois sexos, mas as plantas são funcionalmente masculinas. As flores femininas possuem estilete curto que permite o acesso das polinizadoras para oviposição e, desta forma, raramente produzem aquênios (Berg 1990). Por outro lado, as polinizadoras que entram em sicônios de plantas femininas não têm acesso às flores para oviposição, pois os estiletos são mais longos que o ovipositor da polinizadora e os óvulos possuem uma proteção de dois integumentos a mais que dificulta a inserção do ovipositor (Verkerke 1987).

O sucesso reprodutivo de indivíduos de *Ficus*, em espécies monóicas, pode ser medido pela produção de aquênios e de vespas polinizadoras fêmeas, as quais são vetores para dispersão de pólen (Herre 1989). Uma vez que a prole de polinizadores se desenvolve às custas dos ovários de flores femininas, ocorre um “conflito de interesses” entre as funções feminina e masculina da planta. Na planta, a seleção individual favorece a maior produção de aquênios e de vespas dispersoras de pólen, enquanto para as vespas polinizadoras, a seleção favorece apenas a maior fecundidade que corresponde a um maior número de flores galhadas (Anstett *et al.* 1997; Bronstein 1992).

As vespas não-polinizadoras têm sido consideradas como outro possível impacto no sucesso reprodutivo da planta, uma vez que exploram o mutualismo envolvido na polinização, galhando flores femininas que poderiam produzir aquênios e/ou afetando a dispersão de pólen pela competição com as polinizadoras (Bronstein 1991). Assim, considerando este sistema, surgem duas questões: (1) a fecundidade das vespas polinizadoras pode ser maior que a capacidade da planta em garantir a produção de

aquênios? e (2) a presença das não-polinizadoras tem algum prejuízo para a planta? Vários trabalhos têm abordado a relação custo/benefício e o efeito da exploração por vespas não-polinizadoras neste mutualismo (Bronstein 1988, 1991; Bronstein & Hossaert McKey 1996; Cook & Power 1996; Herre 1989; Herre & West 1997; Kerdelhué & Rasplus 1996; West & Herre 1994; West *et al.* 1996). Porém, segundo Herre & West (1997), a complexidade do sistema muitas vezes dificulta a análise dos principais fatores atuantes, o que tem levado alguns estudos a resultados inconclusivos.

Neste trabalho será analisado o efeito das vespas (polinizadoras e não-polinizadoras) sobre a produção de aquênios e das vespas não-polinizadoras sobre a prole de vespas polinizadoras, vetoras de pólen, em uma espécie monóica do subgênero *Urostigma* seção *Americana*, *Ficus eximia*. Nas análises será considerado o efeito de covariáveis (tamanho do sicônio e densidade de flores femininas utilizadas) que, segundo Herre & West (1997), confundem as interpretações das interrelações.

Na seqüência serão abordadas algumas questões básicas sobre o gênero *Ficus* e as vespas associadas, as quais são de grande importância para o entendimento desta interação planta-inseto.

1.2 - Distribuição geográfica do gênero

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

1.3 - Fenologia

Na maioria das espécies monóicas, a produção de sicônios é sincronizada dentro de um indivíduo, enquanto diferentes árvores apresentam sicônios em diferentes fases de desenvolvimento (Bronstein 1992; Janzen 1979a; Ramírez 1970b, 1974 e outros estudos mais restritos: Figueiredo & Sazima 1997; Figueiredo *et al.* 1995; Milton 1991; Milton *et al.* 1982; Patel 1997; Pereira *et al.* 1995; Windsor *et al.* 1989). Assim, Bronstein & Patel (1992) sugerem que a fenologia de *Ficus* evoluiu de modo a assegurar a polinização cruzada, uma vez que este padrão de sincronia intra e assincronia inter-indivíduo permite às vespas colonizarem apenas sicônios de plantas diferentes daquelas das quais elas emergiram. Todavia, a evolução da sincronia intra-indivíduo evita a supercolonização e superparasitismo dos sicônios (W. Ramírez¹, com. pess.). Como consequência, a população local de vespas é mantida pela presença contínua de árvores nas fases receptiva e de liberação de vespas, pois longos períodos sem árvores entrando em florescimento podem levar à extinção da população local de polinizadores (Bronstein 1989; Bronstein *et al.* 1990).

Ramírez (1970a) levantou a hipótese de que uma quebra de sincronia no florescimento de um indivíduo em ambientes sazonais poderia ocorrer em períodos desfavoráveis para o vôo das vespas entre árvores. Esta adaptação permitiria que o polinizador, ao emergir carregando pólen, encontrasse sicônios receptivos em sua própria árvore natal. A planta teria a desvantagem de perder a polinização cruzada, porém o custo da autopolinização seria menor que o benefício da manutenção da população de polinizadores. Bronstein & Patel (1992) avaliaram e rejeitaram esta hipótese, observando que árvores de uma espécie monóica, *F. aurea*, foram mais sincrônicas durante a maioria dos meses frios e secos, ao passo que maiores assincronias ocorreram em estações provavelmente mais favoráveis para o trânsito das vespas entre as árvores. Além disso, a sobreposição temporal de estádios fenológicos permitindo a permanência das vespas em sua árvore natal foi muito rara. Apesar da transferência de pólen dentro de uma mesma planta ser uma condição pouco frequente, uma assincronia de florescimento no indivíduo com o prolongamento das fases receptivas e de liberação de vespas pode ocasionar um aumento no

¹ Universidade da Costa Rica

sucesso reprodutivo da interação, especialmente das vespas polinizadoras, aumentando a chance destas fases críticas se sobreponem (Bronstein *et al.* 1990; Bronstein & Patel 1992).

Por outro lado, resultados experimentais recentes têm demonstrado que a receptividade das flores femininas, quando não polinizadas, pode se prolongar por duas ou três semanas (Anstett *et al.* 1996; Khadari *et al.* 1995), contrapondo a idéia do curto período de receptividade. O aumento na duração da receptividade tem efeito direto sobre o sucesso do mutualismo *Ficus*/vespa, diminuindo a chance de supercolonização (W. Ramírez, com. pess.) e de ocorrer extinção local da população de polinizadoras (Anstett *et al.* 1995). Somado a isto, é importante considerar a alta capacidade de movimentação das vespas polinizadoras à longa distância. Estima-se que estas vespas, apesar do pequeno tamanho e da curta longevidade, são capazes de colonizar plantas a distâncias maiores que cinco km (Bronstein & Hossaert McKey 1995; Compton *et al.* 1988; Nason *et al.* 1996). As polinizadoras parecem utilizar uma combinação de dispersão à longa distância auxiliada por correntes de vento e orientação por quimio-recepção à curta distância para localização dos sicônios receptivos (Ware & Compton 1994a, 1994b).

1.4 - Interação *Ficus* e vespas polinizadoras

Uma das primeiras citações da interação de *Ficus* e vespas foi feita por Teofrasto (370-287 a.c.), relatando que insetos galhadores, vindos de figueiras selvagens, penetravam nos sicônios de figueiras cultivadas, fazendo-os amadurecer. Teofrasto ainda associou a presença destes insetos com a produção de aquênios, alegando que estes se formavam apenas após a chegada dos insetos.

O polinizadores de *Ficus* provavelmente evoluíram de calcidóides galhadores que visitavam inflorescências de plantas ancestrais de *Ficus* para se alimentar de pólen ou ovipositar nas folhas, receptáculos ou ramos da planta (Ramírez 1976), ou ainda, de parasitóides de insetos fitófagos (Wiebes 1979). Esta interação deve ter se iniciado durante o Cretáceo, a mais de 100 milhões de anos, quando a inflorescência adquiriu a forma de urna atual (Galil 1977).

Em relação a registros fósseis, existem impressões de folhas de *Ficus* em sedimentos do Paleoceno (Ambwani 1991). Fósseis de vespas de figo são conhecidos do

Terciário, exclusivamente da vizinhança da América (Wiebes 1995). Poinar (1993) citou um registro em âmbar (25-40 milhões de anos) de uma vespa provavelmente do gênero *Pegoscapus*, polinizadoras de espécies do subgrupo *Urostigma* seção *Americana* e Brues (1910) citou um registro de *Tetrapus* (*T. mayri*) da época Terciária do Florissant Colorado (E.U.A.).

De modo geral, cada espécie de *Ficus* possui uma única espécie polinizadora (Bronstein 1987; Ramírez 1970a, 1970b; Wiebes 1995). Porém, exceções a esta regra são conhecidas, como no caso em que duas espécies de polinizadores polinizam ativamente uma espécie de *Ficus* (Kerdelhué *et al.* 1997; Michaloud *et al.* 1985; Ramírez 1970a). Em outros casos, polinizadoras de outras espécies de *Ficus* parecem colonizar “por engano”, sendo comum a produção de híbridos interespecíficos (Ramírez 1994; Ware & Compton 1992). A filogenia molecular das vespas polinizadoras e suas espécies hospedeiras mostram alto grau de congruência, sugerindo a predominância de coevolução ou evolução em paralelo nesta associação (Herre *et al.* 1996; Machado *et al.* 1996; Yokoyama 1995).

As espécies de *Ficus* do subgênero *Urostigma* seção *Americana* são polinizadas por vespas do gênero *Pegoscapus* (Ramírez 1970b; Wiebes 1995). Nestas espécies, bem como nas monóicas em geral, ocorre uma forte protoginia. As flores femininas ficam receptivas primeiro e as flores masculinas amadurecem várias semanas depois, coincidindo com a emergência da prole de vespas (Bronstein 1992; Janzen 1979a). Vespas fêmeas carregadas de pólen e fecundadas são atraídas por substâncias voláteis sinomonas liberadas pelos sicônios receptivos da espécie hospedeira (Hossaert McKey *et al.* 1994; van Noort *et al.* 1989; Ware & Compton 1994c; Ware *et al.* 1993). Nesta fase, as vespas entram através do ostíolo, polinizam os estigmas das flores femininas e depositam ovos nos ovários de algumas delas. As larvas das polinizadoras desenvolvem-se no lugar das sementes. Próximo ao final do ciclo de desenvolvimento do sicônio, quando as flores masculinas amadurecem, a prole de vespas completa seu desenvolvimento. Primeiro os machos emergem, localizam e copulam com as fêmeas ainda nas galhas em que elas se desenvolveram e escavam o orifício por onde as vespas deixarão o sicônio. Em seguida as fêmeas emergem, coletam ativamente pólen e abandonam o sicônio em busca de outra árvore com inflorescências receptivas, repetindo o ciclo (Bronstein 1992; Janzen 1979a).

Após a dispersão das vespas, os sicônios completam o amadurecimento, tornando-se atrativos para várias espécies de vertebrados que podem atuar como dispersores. Entre estes pode-se citar como exemplos: aves, morcegos, macacos e gambás (Argel de Oliveira & Figueiredo 1996; Coates Estrada & Estrada 1986; Figueiredo 1993; Figueiredo *et al.* 1995; Janzen 1978; Laman 1996; Lambert 1989, 1991; Lambert & Marshall 1991; Muller & Reis 1992; Senna 1993), além de peixes e tartarugas (Horn & Ramírez 1990; Horn 1997; Moll & Jansen 1995; Souza Stevaux *et al.* 1994). Após passarem pelo trato digestivo de frugívoros vertebrados, os aquênios são ainda atrativos para formigas, as quais podem atuar como dispersoras secundárias (Kaufmann *et al.* 1991; Roberts & Heithaus 1986).

1.5 - Interação *Ficus* e vespas não-polinizadoras

As vespas não-polinizadoras pertencem a várias subfamílias de Agaonidae, e a outras famílias, tais como, Eurytomidae e Torymidae (Boucek 1988, 1993). Alguns trabalhos indicam que assim como as polinizadoras, as não-polinizadoras apresentam certa especificidade ou preferência pela planta hospedeira (Bronstein 1991, 1992; Compton *et al.* 1991; Gordh 1975; Ramírez 1988). A filogenia molecular das vespas não-polinizadoras e suas espécies hospedeiras, da mesma forma que a das polinizadoras, mostra alto grau de congruência (Machado *et al.* 1996). Enquanto cada espécie de *Ficus* é associada geralmente a uma única espécie polinizadora, várias espécies não-polinizadoras podem estar associadas à planta. Compton & Hawkins (1992) encontraram faunas variando de três a 30 espécies não-polinizadoras associadas a diferentes espécies de *Ficus* da África do Sul.

As espécies não-polinizadoras emergem antes (W. Ramírez, com. pess.) ou no mesmo período que a polinizadora e deixam o sicônio pelo orifício aberto pelos machos da última. A biologia deste grupo de vespas, principalmente a relação trófica, não é muito conhecida (Joseph 1984; S. West¹, com. pess.). Estudos detalhados sobre a biologia e as interações de espécies não-polinizadoras foram realizados para algumas espécies do velho mundo (Abdurahiman 1980; Abdurahiman & Joseph 1978a, 1978b, 1979; Joseph 1984) e

¹ Universidade de Edinburgh

para as espécies do novo mundo, estando disponíveis algumas informações baseadas principalmente na coocorrência de espécies em um mesmo sicônio e na morfologia de galhas (West *et al.* 1996).

Nas espécies de *Ficus* do subgênero *Urostigma* seção *Americana* é comum a ocorrência de não-polinizadoras dos gêneros *Aepocerus*, *Heterandrium*, *Idarnes* (Agaonidae), *Eurytoma* (Eurytomidae), *Physothorax* e *Torymus* (Torymidae) (Boucek 1993). Entre estes, *Idarnes* certamente é o mais estudado. Gordh (1975) realizou um estudo detalhado da morfologia externa e sistemática deste gênero. Vários aspectos ecológicos também foram estudados por Bronstein (1991), West & Herre (1994) e West *et al.* (1996).

Sobre a relação trófica, os gêneros *Aepocerus*, *Idarnes* e *Heterandrium* são considerados fitófagos. Porém, não se sabe se eles ovipositam em ovários já ocupados por polinizadoras, atuando como cleptoparasitas, ou se eles induzem suas próprias galhas (Machado *et al.* 1996; West *et al.* 1996). As espécies das famílias Eurytomidae e Torymidae podem ser parasitóides das larvas de espécies fitófagas, uma vez que estas famílias comumente são representadas por espécies parasitóides (Costa Lima 1962). Além disso, West *et al.* (1996) sugerem que espécies do gênero *Physothorax* são parasitóides de *Aepocerus*, pois indivíduos destes dois gêneros normalmente ocorriam em um mesmo sicônio e emergiam de galhas com morfologias semelhantes.

1.6 - Considerações taxonômicas sobre *Ficus eximia*

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

Dr. C.C. Berg¹ determinou este material como *F. eximia* Schott e considera-o como entidade do amplo complexo taxonômico *F. citrifolia* P. Miller. *Ficus eximia* é a entidade que ocorre na porção sul da América do Sul, a qual Berg tem se inclinado a considerar como subespécie de *F. citrifolia*. No Brasil, esta espécie foi determinada pelo Dr. P.P.

¹ Universidade de Bergen

Carauta¹ como *F. guaranitica* Chodat & Vischer e considerada muito afim de *F. citrifolia* (Carauta 1989). Segundo Dr. W. Ramírez B.², este táxon possivelmente é a mesma espécie determinada na Costa Rica como *F. hemsleyana* Standley. DeWolf (1960) lista 29 sinônimos para *F. citrifolia*, entre eles *F. eximia*, *F. guaranitica* e *F. hemsleyana*. Esta diversidade de nomes é devido, possivelmente, à ampla distribuição geográfica e grande plasticidade de características morfológicas que este táxon apresenta, principalmente em relação à forma e ao tamanho das folhas (Carauta 1989).

Neste trabalho será adotado o nome *F. eximia* por ser considerado como uma espécie ou subespécie de *F. citrifolia* de distribuição sul na América do Sul. Porém, ressalta-se a necessidade de uma revisão deste grupo tratado como complexo *F. citrifolia*, utilizando inclusive a comparação das vespas polinizadoras, uma vez que a especificidade desta relação está bem registrada (Bronstein 1992; Janzen 1979a; Ramírez 1970a, 1970b; Wiebes 1979, 1995).

2 - OBJETIVOS

- Caracterizar o sistema de interações de *F. eximia* e vespas polinizadoras e não-polinizadoras;
- Caracterizar o padrão de utilização das flores femininas do sicônio para a produção de aquênios e para o desenvolvimento de vespas;
- Avaliar a relação do desenvolvimento da prole de polinizadoras e não-polinizadoras sobre a produção de aquênios;
- Avaliar a relação do desenvolvimento da prole de não-polinizadoras sobre a prole de polinizadoras.

¹ Herbario Alberto Castellanos, FEEMA

² Universidade da Costa Rica

3 - MATERIAIS E MÉTODOS

3.1 - Locais e indivíduos estudados

Indivíduos de *Ficus eximia* foram estudados nos municípios de Campinas/SP (22°54'S; 47°03'W), Londrina/PR (23°18'S; 51°09'W) e Dourados/MS (22°13'S; 54°48'W). Em Campinas os dados foram coletados em quatro indivíduos: um localizado em frente ao prédio do Departamento de Botânica/IB/Unicamp e proveniente da Fazenda Rio das Pedras (indivíduo C1) e outros três espontâneos localizados no distrito de Barão Geraldo, próximos ao campus da Unicamp (indivíduos C2, C3 e C4). No presente estudo, o termo “safra” será utilizado para designar a produção de sicônios de uma planta. No indivíduo C1 foram analisadas três safras, amostradas no período de 1995-1997. Em Londrina/PR foram avaliadas amostras coletadas no período de 1992-93 em oito indivíduos remanescentes de mata, presentes no campus da Universidade Estadual de Londrina (UEL) (indivíduos L1 a L8). O indivíduo amostrado em Dourados/MS estava localizado no perímetro urbano em 1997 e foi utilizado exclusivamente para teste de estimativa de volume dos sicônios (indivíduo D1).

3.2 - Materiais testemunhos

As exsicatas dos indivíduos estudados, exceto o coletado em Dourados/MS, estão depositadas nos herbários da Universidade Estadual de Campinas (UEC) e da Universidade Estadual de Londrina (FUEL). Os indivíduos, seguidos pelo local de coleta e número de herbário, são listados a seguir:

Indivíduo L1; Londrina; FUEL 20011

Indivíduo L2; Londrina; FUEL 20016

Indivíduo L3; Londrina; FUEL 20060

Indivíduo L4; Londrina; FUEL 20035

Indivíduo L5; Londrina; FUEL 20001

Indivíduo L6; Londrina; FUEL 20006

Indivíduo L7; Londrina; FUEL 20040

Indivíduo L8; Londrina; FUEL 20058

Indivíduo C1; Campinas; UEC 93511 e UEC 93512

Indivíduo C2; Campinas; UEC 89755

Indivíduo C3; Campinas; UEC 93506 e UEC 93508

Indivíduo C4; Campinas; UEC 89754

Os insetos coletados fazem parte da coleção de referência do autor e, após a conclusão das identificações, serão depositados em museus (provavelmente da Universidade Federal do Paraná e Universidade de São Paulo).

3.3 - Estimativa do tamanho do sicônio

O tamanho do sicônio foi utilizado como covariável nas análises dos dados e no cálculo da densidade de flores femininas utilizadas para a produção de aquênios e para o desenvolvimento de vespas. O tamanho foi representado pelo volume de uma esfera de diâmetro igual ao do sicônio (Equação 1). O diâmetro dos sicônios foi medido com o auxílio de um paquímetro eletrônico com exatidão de duas casas decimais. Devido ao formato dos sicônios de *F. eximia* ser um pouco achatado lateralmente, a média entre a maior e a menor medida foi utilizada para representar o diâmetro, referido com “diâmetro médio do sicônio”. A estimativa do tamanho do sicônio com base no diâmetro médio foi utilizada por motivos de facilidade de se obter esta medida e pelo fato de que, para as safras de Londrina e para uma de Campinas, o volume do sicônio não foi medido no momento da coleta.

$$V = \frac{3}{4} \cdot \pi \cdot \left(\frac{\text{Diâmetro médio}}{2} \right)^3$$

Equação 1. Fórmula do volume de uma esfera.

Para testar a adequação da estimativa do tamanho do sicônio, calculada a partir do diâmetro médio, foram utilizados sicônios de cinco indivíduos. Nestas amostras, o volume

do sicônio foi medido pelo deslocamento do volume da água. Os sicônios foram mergulhados individualmente em uma proveta de 100 mL e o volume de água deslocado foi recolhido com auxílio de uma pipeta graduada com exatidão de 0,1 mL. A imprecisão estimada do volume medido foi de 3,4%. Este parâmetro foi calculado a partir do coeficiente de variação de dez medições consecutivas de um mesmo sicônio.

O volume calculado apresentou alta correlação ao volume medido. Os índices de determinação das retas (r^2) variaram de 0,80 a 0,96 e as inclinações padronizadas de 0,90 a 0,98 (Tabela 1).

Tabela 1. Regressão linear entre volume calculado (variável dependente) e volume medido (variável independente). Os indivíduos são seguidos pelo número de sicônios amostrados (n), pela inclinação padronizada da reta e pela proporção de variância explicada (r^2). ***, $p < 0,001$.

Indivíduos	n	Inclinação padronizada	r^2
C1	45	0,90	0,80***
C2	50	0,90	0,82***
C3	50	0,95	0,89***
C4	57	0,98	0,96***
D1	56	0,96	0,91***

O volume calculado foi maior que o medido em três das cinco árvores, como indicam as diferenças negativas entre os volumes medidos e estimados (Figura 1A, C e E). Nas demais, a diferença foi dispersa ao redor de zero (Figura 1B e D).

O volume calculado, de modo geral, não mostrou vício ao estimar os valores com a variação do volume do sicônio. A Figura 1A-D mostra que a diferença entre volume medido e volume calculado foi dispersa em relação ao tamanho do sicônio.

A estimativa do tamanho do sicônio, representada pelo volume calculado, mostrou-se muito robusta, uma vez que, para todas as amostras, altas correlações e valores próximos das inclinações das retas foram obtidos.

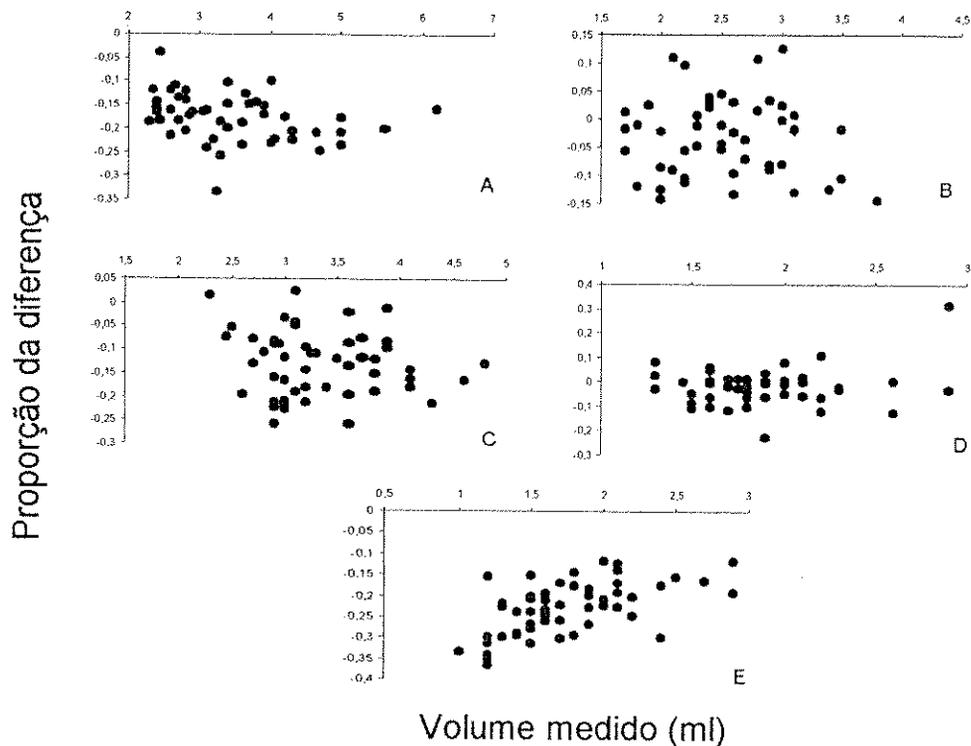


Figura 1. Relação entre o volume medido do sicônio (mL) e a proporção da diferença entre volume medido e calculado $\left[\frac{(\text{Volume medido} - \text{Volume calculado})}{\text{Volume calculado}} \right]$. Indivíduos: C2 (A), C3 (B), C4 (C), C1 (D) e D1 (E).

3.4 - Observações gerais sobre o sistema

Duas safras do indivíduo C1 foram acompanhadas com o objetivo de observar o desenvolvimento dos organismos associados aos sicônios. Na primeira safra, compreendida no período de abril a junho de 1995, os sicônios foram coletados em intervalos semanais e preservados em álcool 70%. Em cada data de coleta, aproximadamente 20 deles foram dissecados para observação. Na segunda safra, entre agosto e outubro de 1996, 30 sicônios frescos foram dissecados a cada dois dias.

Em cada data de observação, para as duas coletas, avaliou-se:

- O diâmetro dos sicônios;
- O número de vespas polinizadoras que entraram no sicônio (colonizadoras);

- O número de vespas polinizadoras que morreram presas entre as brácteas do ostíolo;
- A presença de ácaros entre as brácteas do ostíolo;
- A presença de fungos na cavidade interna (lúmen) do sicônio;
- A presença de nematóides na cavidade interna do sicônio;
- A emergência da prole de vespas*;
- A coleta de pólen pelas vespas polinizadoras*;
- A saída da prole através do orifício aberto pelos machos *Pegoscapus* sp. e a infestação das vespas por ácaros neste período*.

Além deste protocolo, observações complementares de longevidade em laboratório foram realizadas em vespas polinizadoras e não-polinizadoras coletadas em Campinas. As amostras do indivíduo C1, preservadas em álcool 70%, também foram utilizadas para o estudo da distribuição espacial dos aquênios e das galhas nos sicônios (item 3.6).

3.5 - Coleta das vespas e outras medidas do sicônio

Aproximadamente 40 e 50 sicônios foram amostrados de indivíduos em Londrina e Campinas, respectivamente. Os sicônios foram coletados na fase em que a prole de vespas estava emergindo, porém, antes da abertura do orifício de saída. Esta fase pode ser facilmente detectada em campo através da consistência mais macia e da presença de insetos recém emergidos na cavidade interna dos sicônios. Após coletados, os sicônios foram individualizados em frascos plásticos de capacidade de 50 mL e mantidos tampados até a emergência das vespas. Os sicônios coletados em Londrina foram cortados ao meio para emergência das vespas. Posteriormente notou-se que a emergência natural, sem o corte dos sicônios, era igualmente eficiente. Assim, nas coletas de Campinas, os sicônios foram mantidos inteiros, para que os insetos saíssem naturalmente. Após aproximadamente 48 horas do início da emergência, as vespas foram mortas por congelamento.

* Observados apenas na segunda safra.

Os insetos coletados segundo o método acima foram triados, sexados e separados em morfoespécies com identificação em nível genérico, segundo Boucek (1993). O diâmetro do sicônio foi medido com o auxílio de um paquímetro eletrônico com acurácia de duas casas decimais (idem 3.3) para cálculo de seu volume. Os sicônios coletados em Londrina estavam desidratados para preservação. Assim, foram submetidos à reidratação em fervura de água por aproximadamente 15 minutos.

Nas amostras de Campinas, o número de manchas presentes na superfície dos sicônios foi quantificado para testar a possibilidade de serem marcas formadas pela inserção dos ovipositores de vespas não-polinizadoras. Assim, o número de manchas observado na superfície do sicônio foi comparado ao número de vespas não-polinizadoras emergindo destes.

Posteriormente, uma seção longitudinal equivalente a $\frac{1}{4}$ do sicônio foi retirada. Nesta porção foram quantificados o número de aquênios e registrados os insetos que não tinham emergido de suas galhas. O número total de aquênios e de vespas não emergidas de cada espécie foi estimado multiplicando por quatro os valores obtidos. O número de vespas não emergidas foi somado às emergidas para obtenção do número total de vespas por espécie desenvolvendo-se nos sicônios. Em algumas espécies não-polinizadoras do gênero *Idarnes* o dimorfismo sexual é acentuado, com os machos muito parecidos entre as espécies, tornando difícil a associação de casais co-específicos. Nestes casos, o número de machos foi distribuído para cada espécie de *Idarnes* proporcionalmente ao número de fêmeas emergidas no sicônio.

Em duas safras coletadas em Campinas, C1 e C2, também foram quantificados na seção referente a $\frac{1}{4}$ do sicônio, o número de flores femininas não utilizadas (que não formaram aquênios ou desenvolveram vespas) e o número de galhas vazias (provavelmente devido à morte da larva da vespa). Estes dados, somados ao número de aquênios e vespas, foram utilizados para estimar o número total de flores femininas presentes no sicônio.

3.6 - Distribuição espacial dos aquênios e das galhas nos sicônios

Duas safras do indivíduo C1 foram analisadas para caracterização da distribuição espacial dos aquênios e galhas na fase em que os sicônios possuíam aquênios formados e

galhas com insetos adultos pouco antes da emergência. Os sicônios das duas safras, coletados em 25/05/95 e 30/09/96 estavam preservados em álcool 70%. Trinta sicônios de cada safra foram cortados ao meio no sentido longitudinal (ostíolo-pedúnculo) e em cada um foi examinada a seqüência de flores femininas justapostas, mostradas em uma metade do corte longitudinal. O conteúdo de cada flor feminina desenvolvida, seja o aquênio ou a espécie de vespa, foi identificado. A posição do aquênio/galha na camada de flores femininas foi determinada medindo-se a distância entre a base da flor e a superfície externa do sicônio com auxílio de uma ocular micrométrica acoplada a uma lupa (Figura 2).

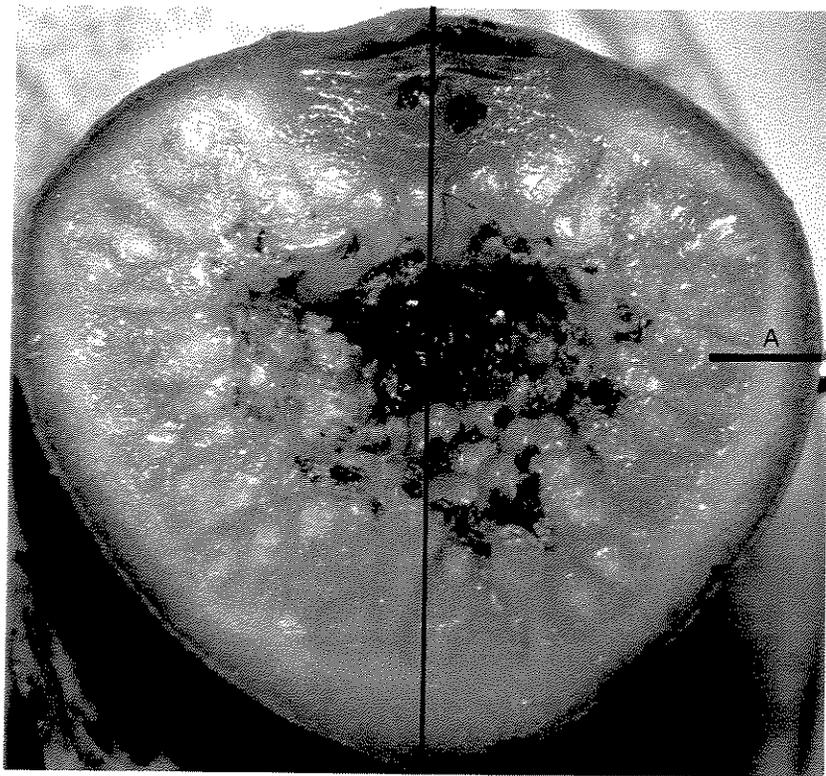


Figura 2. Distribuição espacial dos aquênios/galhas em sicônios de *F. eximia*. A barra (A) indica a posição do aquênio/galha. A linha vertical delimita as seções medidas.

A distribuição dos aquênios/galhas ao longo do eixo floral foi analisada convertendo-se o número de seqüência de cada flor dissecada em graus. Assim, o último aquênio ou galha, próximo ao pedúnculo do sicônio, foi considerado como a posição 180° e os demais valores foram determinados por “regra de três” simples. Esta transformação apresentou como característica um acúmulo artificial de dados na posição 180°, pois a

última flor dissecada sempre recebia exatamente este valor. As categorias de conteúdo da flor mais representativas (aquênios, polinizadoras e *Idarnes* spp.) para cada safra foram analisadas plotando-se suas posições em graus num diagrama de distribuição de frequências circular (Zar 1996).

3.7 - Utilização das flores femininas para a produção de aquênios e o desenvolvimento de vespas

Nas análises de utilização das flores femininas para a produção de aquênios e o desenvolvimento de vespas foram descartados os sicônios não polinizados (aqueles que não produziram aquênios e prole de vespas polinizadoras). Este procedimento foi adotado porque a ausência de aquênios e polinizadoras nestes sicônios é resultante da não colonização e não de exclusão por vespas não-polinizadoras. Desta forma, foram excluídos todos os sicônios de uma safra (indivíduo L8) amostrada em Londrina e alguns sicônios de outras.

A proporção de flores femininas utilizadas, que formaram aquênios ou desenvolveram vespas, foi estimada em duas safras amostradas em Campinas, C1 e C2. O número total de flores femininas foi estimado pela soma dos números de flores femininas não utilizadas, de galhas vazias, de aquênios e de vespas (item 3.5). A proporção de flores femininas utilizadas (nível de saturação) foi comparada com dados de literatura para outras espécies de *Ficus* (Herre & West 1997).

A produção de aquênios, vespas ou ambos, expressa em número absoluto e número por volume (mL) de sicônio, foi analisada em relação ao tamanho do sicônio. O conjunto de dados referentes a Campinas e Londrina foi analisado separadamente e comparado.

3.8 - Relação das vespas com a produção de aquênios

Da mesma forma que o item 3.7, a análise foi feita apenas com os sicônios polinizados. Um modelo de regressão múltipla foi construído, no qual a produção de

aquênios seria dependente do volume do sicônio, da densidade de flores femininas utilizadas (número de aquênios + número de vespas por mL de sicônio), do número de vespas polinizadoras (*Pegoscapus* sp.), do número de vespas não-polinizadoras do gênero *Idarnes* e do número restante de vespas não-polinizadoras (“restantes”). Neste modelo, a contribuição parcial de cada uma das variáveis sobre a produção de aquênios pôde ser quantificada, retirando-se a influência das demais (Herre & West 1997; Kerdelhué & Rasplus 1996; Zar 1996).

As variáveis referentes às vespas foram agrupadas em função de similaridades ecológicas e abundância. Desta forma, o primeiro grupo foi representado pela espécie polinizadora (*Pegoscapus* sp.). O segundo grupo incluiu quatro espécies do gênero *Idarnes* dos grupos *carne* (três) e *flavicollis* (uma), nos quais os machos são ápteros. As demais não-polinizadoras, por ocorrerem em menor número (a soma delas foi menor que o número de *Idarnes* spp. grupos *carne* e *flavicollis*) e possuírem machos alados, foram agrupadas em um terceiro grupo.

Os padrões de produção de aquênios em função das variáveis foram analisados para os dados agrupados por localidade de coleta, Campinas e Londrina, e por safras individuais.

3.9 - Relação das vespas não-polinizadoras com a prole das vespas polinizadoras

As variáveis que atuam no número de vespas polinizadoras se desenvolvendo nos sicônios foram analisadas de forma semelhante à descrita para a produção de aquênios no item 3.8, com a substituição de algumas variáveis. Assim, pela hipótese a ser testada, a prole de polinizadoras (*Pegoscapus* sp.) seria dependente do volume do sicônio, da densidade de utilização das flores femininas, do número de aquênios formados, do número de vespas não-polinizadoras do gênero *Idarnes* e do número restante de vespas não-polinizadoras. O número de aquênios por sicônio foi incluído no modelo acima com o objetivo de controlar estatisticamente a influência da sua variação.

3.10 - Análise dos dados

Para as análises gráficas foram utilizados diagramas de dispersão (ortogonais e “box-plots”) e de distribuição de frequências (lineares e circulares). Particularmente, o “box-plot” tem sido recomendado em análises exploratórias de dados e, até para comparações de amostras através do intervalo de confiança da mediana (Ellison 1993; McGrill *et al.* 1978; Wikinson *et al.* 1992).

Os dados de contagem (número absoluto de aquênios e vespas ou por mL de sicônio) foram transformados pela raiz quadrada de $(x + 0,5)$ e os dados em proporção pelo arcosseno da raiz quadrada de (x) (Zar 1996). A normalidade dos dados foi testada através do índice K^2 , baseado na simetria e na curtose da distribuição (Zar 1996).

Quando fez-se necessária a representação, o cálculo dos parâmetros (média e desvio padrão) a partir dos dados transformados foi convertido para a escala original através de transformação inversa.

Os pacotes estatísticos SYSTAT e STATISTICA foram utilizados nas análises dos dados. Para comparação de duas médias o teste t foi utilizado para variâncias independentes (Sokal & Rohlf 1995; Zar 1996). Para as análises de dependência entre variáveis, os métodos de regressão linear simples e múltipla foram utilizados, de acordo com o número de variáveis independentes do modelo (Sokal & Rohlf 1995; Zar 1996).

Nas análises de regressão múltipla, para cada variável independente foi obtida a inclinação parcial padronizada da reta, que representa sua relação com a variável dependente, mantendo-se constante as demais variáveis. Desta forma, o efeito de covariáveis foi controlado estatisticamente. A correlação semiparcial, associada a cada variável independente, foi calculada. O valor da correlação semiparcial elevado ao quadrado representa o quanto é acrescido na variância explicada no modelo pela inclusão da variável em questão (Sokal & Rohlf 1995; Zar 1996). A proporção de variância explicada pelo modelo múltiplo (r^2 múltiplo) foi também obtida.

Os resíduos dos testes foram analisados como sugere Kleinbaum *et al.* (1988). A análise paramétrica dos dados foi utilizada considerando a robustez do método frente aos desvios não muito severos dos pressupostos teóricos assumidos (Zar 1996).

4 - RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 - Características do sistema

4.1.1 - Número de flores femininas vs. volume do sicônio

Nos dois indivíduos analisados em Campinas (C1 e C3) observou-se uma relação positiva entre o volume do sicônio e o número estimado de flores ($r^2 = 0,315$; $p < 0,001$) (Figura 3). A relação positiva de tamanho do sicônio e número de flores femininas foi relatada por Berg (1990). Kerdelhué & Rasplus (1996) observaram esta correlação e levaram-na em conta quando analisaram as relações entre número de vespas se desenvolvendo e quantidade de aquênio produzidos no sicônio.

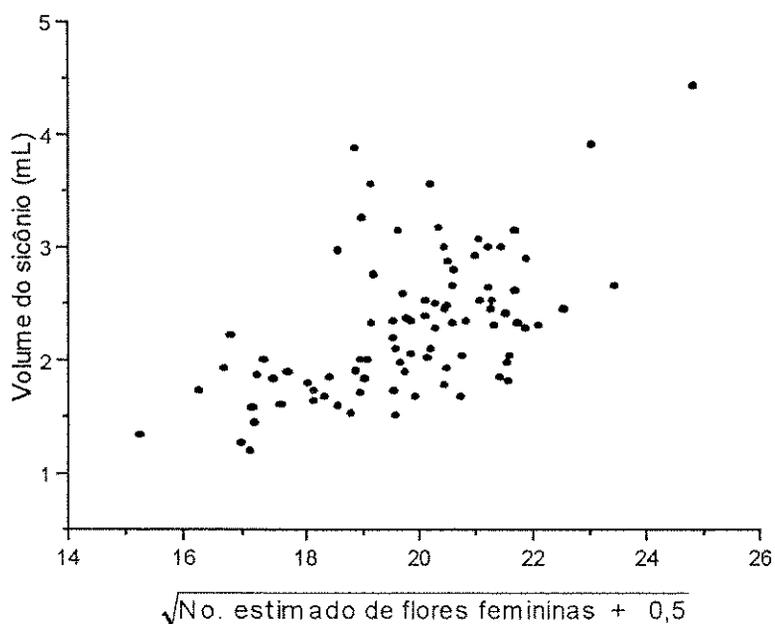


Figura 3. Número estimado de flores femininas vs. volume do sicônio em duas safras (88 sicônios) amostradas em Campinas/SP (indivíduos C1 e C3). $r^2 = 0,315$; $p < 0,001$.

4.1.2 - Vespas associadas

Nas cinco amostras coletadas em Campinas e nas oito de Londrina foram encontradas apenas uma espécie de vespa polinizadora (*Pegoscapus* sp.) e 14 espécies não-polinizadoras (Tabela 2). Dentre as 15 espécies de vespas encontradas, 11 ocorreram tanto em Campinas como em Londrina. As espécies que ocorreram em apenas uma das localidades apresentaram-se em baixo número por sicônio e em poucas amostras (Tabela 2). A presença das mesmas espécies de vespas em localidades distantes reforça as evidências de associação espécie-específica para a polinizadora e não-polinizadoras, como tem sido relatado (Bronstein 1991, 1992; Compton *et al.* 1991; Gordh 1975; Ramírez 1988).

Tabela 2. Número médio de aquênios e vespas por sicônio e número de safras em que ocorreram nas amostras de Campinas/SP (cinco safras, 236 sicônios) e Londrina/PR (oito safras, 322 sicônios). As médias e os desvios padrão (dados entre parênteses) foram calculados com dados não transformados.

	Campinas		Londrina	
	Média	N. de ocorrências	Média	N. de ocorrências
Aquênios	158,7 (55,5)	5	75,1 (77,3)	7
<i>Pegoscapus</i> sp.	158,4 (71,3)	5	10,9 (23,4)	7
<i>Aepocerus</i> sp1	0,8 (2,3)	4	0,9 (2,0)	8
<i>Aepocerus</i> sp3	0,06 (0,3)	1	0,02 (0,2)	2
<i>Eurytoma butcheri</i>	0,2 (0,7)	3	0,4 (1,1)	7
<i>Eurytoma</i> sp2	0,04 (0,3)	1	0	0
<i>Heterandrium</i> sp1	0,04 (0,5)	1	0	0
<i>Heterandrium</i> sp2	1,3 (2,9)	3	0,2 (0,8)	5
<i>Idarnes</i> sp1	15,1 (21,3)	5	4,9 (9,7)	8
<i>Idarnes</i> sp2	1,4 (4,3)	5	18,1 (22,5)	8
<i>Idarnes</i> sp3	3,6 (8,2)	5	14,6 (13,0)	8
<i>Idarnes</i> sp4	0	0	0,3 (1,5)	5
<i>Idarnes</i> sp7	0,2 (0,7)	4	0,09 (0,5)	4
<i>Physothorax</i> sp1	0,8 (2,4)	3	3 (3,7)	8
<i>Physothorax</i> sp2	0,05 (0,3)	1	0,05 (0,3)	3
<i>Torymus</i> sp.	0,4 (1,6)	2	7,1 (6,8)	8

As espécies de vespas encontradas em *F. eximia* pertencem a três famílias de Hymenoptera, segundo Boucek (1993):

- (1) Agaonidae, fitófagas e abrangendo a maior parte das espécies;
- (2) Eurytomidae, com duas espécies possivelmente parasitóides;
- (3) Torymidae, com três espécies parasitóides (Tabela 3).

A biologia e ecologia das vespas associadas a *F. eximia* são muito variáveis, apresentando diferentes adaptações morfológicas e comportamentais na exploração do sicônio (Tabela 3, Figura 4). Entre as não-polinizadoras, o gênero *Idarnes* apresentou maior número de espécies (cinco). Destas, quatro espécies possuem machos ápteros (três do grupo *carne* e uma do *flavicollis*), assemelhando-se aos machos das vespas polinizadoras, e uma possui machos alados (grupo *incerta*) sem dimorfismos sexual acentuado.

A abundância de vespas (polinizadoras e não-polinizadoras) se desenvolvendo nos sicônios amostrados nos dois locais foi diferente. Em Campinas, o número de vespas por sicônio foi maior que em Londrina. A participação das vespas polinizadoras e não-polinizadoras também foi diferente entre as duas localidades, sendo as polinizadoras mais abundantes em Campinas e as não-polinizadoras mais numerosas em Londrina (Figura 5A e Tabela 4).

Tabela 3. Categorias superiores, características ecológicas e número de espécies nos gêneros de vespas associadas a *Ficus eximia*. Dados obtidos em Campinas/SP e Londrina/PR. As informações ecológicas foram baseadas em observações e na literatura (West *et al.* 1996).

Família	Subfamília	Gênero	Nº de espécies	Morfologia dos machos	Polinização	Recurso utilizado
Agaonidae	Agaoninae	<i>Pegoscapus</i>	1	ápteros	Sim	tecido vegetal
		<i>Idarnes</i> ("grupo" <i>carne</i>)	3	ápteros	Não	tecido vegetal
		<i>Idarnes</i> ("grupo" <i>flavicollis</i>)	1	ápteros	Não	tecido vegetal
		<i>Idarnes</i> ("grupo" <i>incerta</i>)	1	alados	Não	tecido vegetal
	Oritesellinae	<i>Aepocerus</i>	2	alados	Não	tecido vegetal
		<i>Heterandrium</i>	2	alados e ápteros	Não	tecido vegetal
Eurytomidae	-	<i>Eurytoma</i>	2	alados	Não	larva (?)
Torymidae	-	<i>Physothorax</i>	2	alados	Não	larva
		<i>Torymus</i>	1	alados e braquípteros	Não	larva

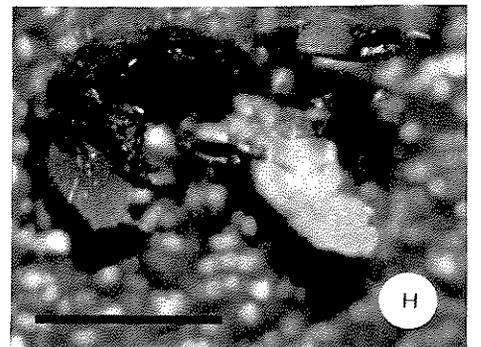
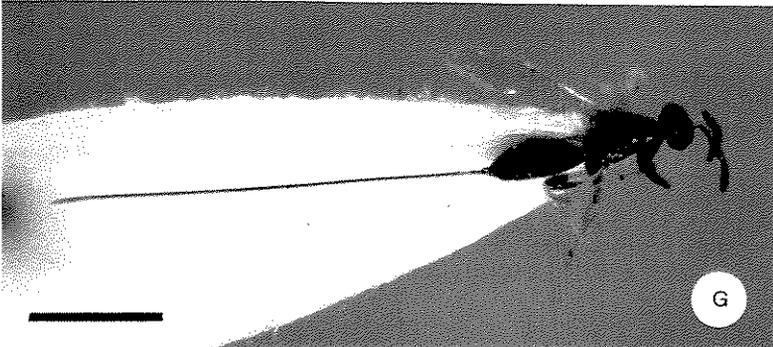
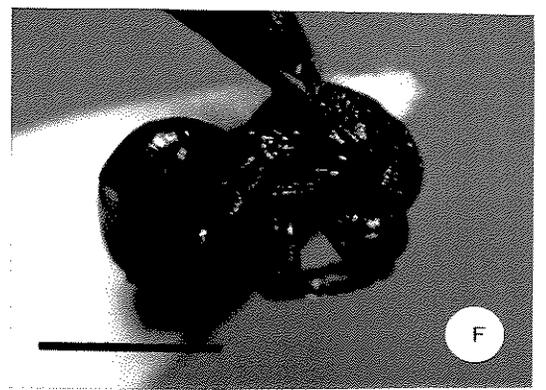
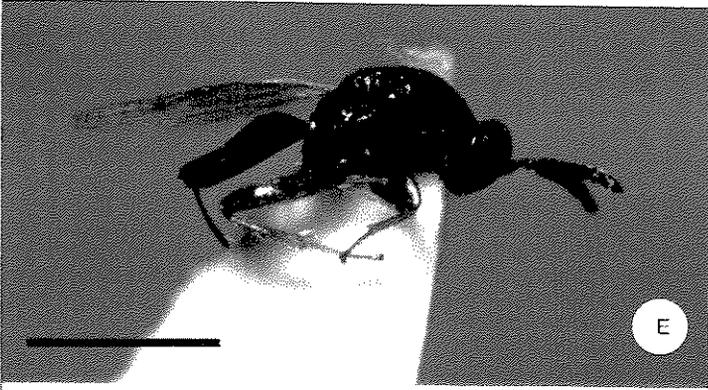
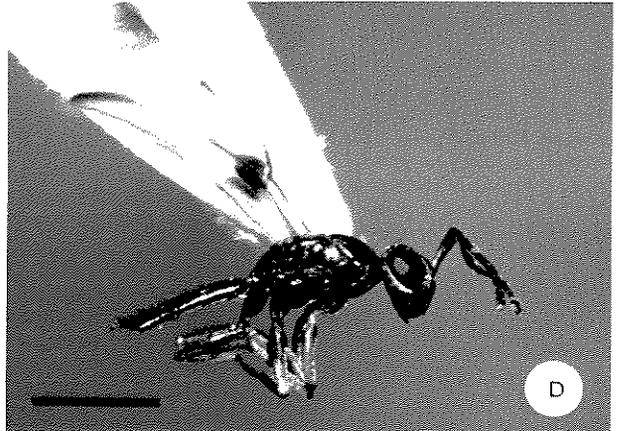
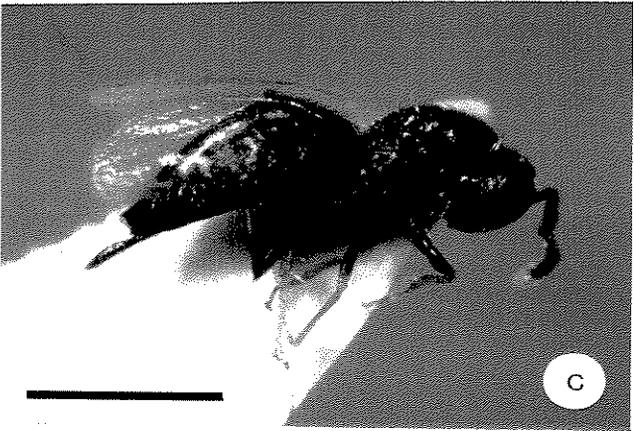
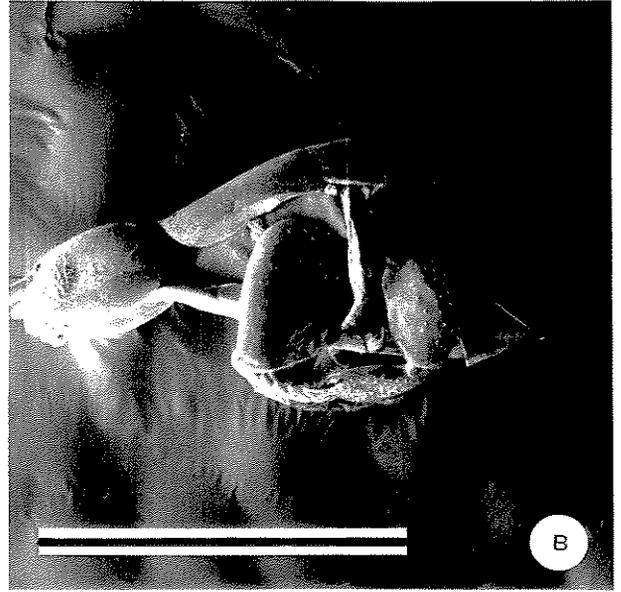
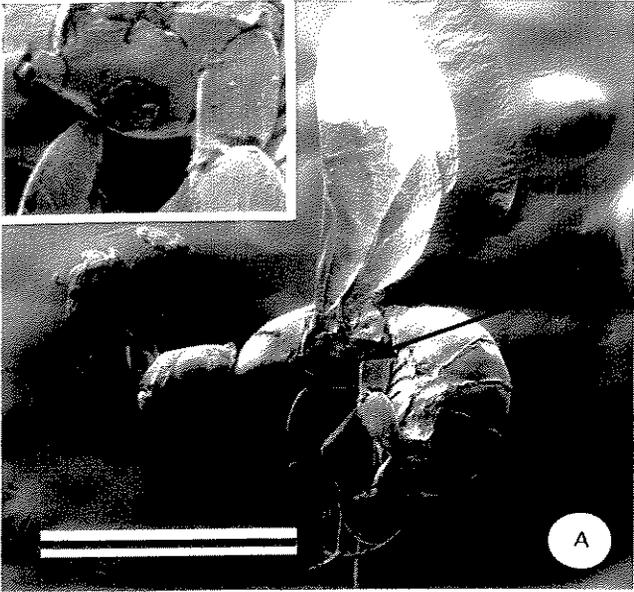


Figura 4. (continua)

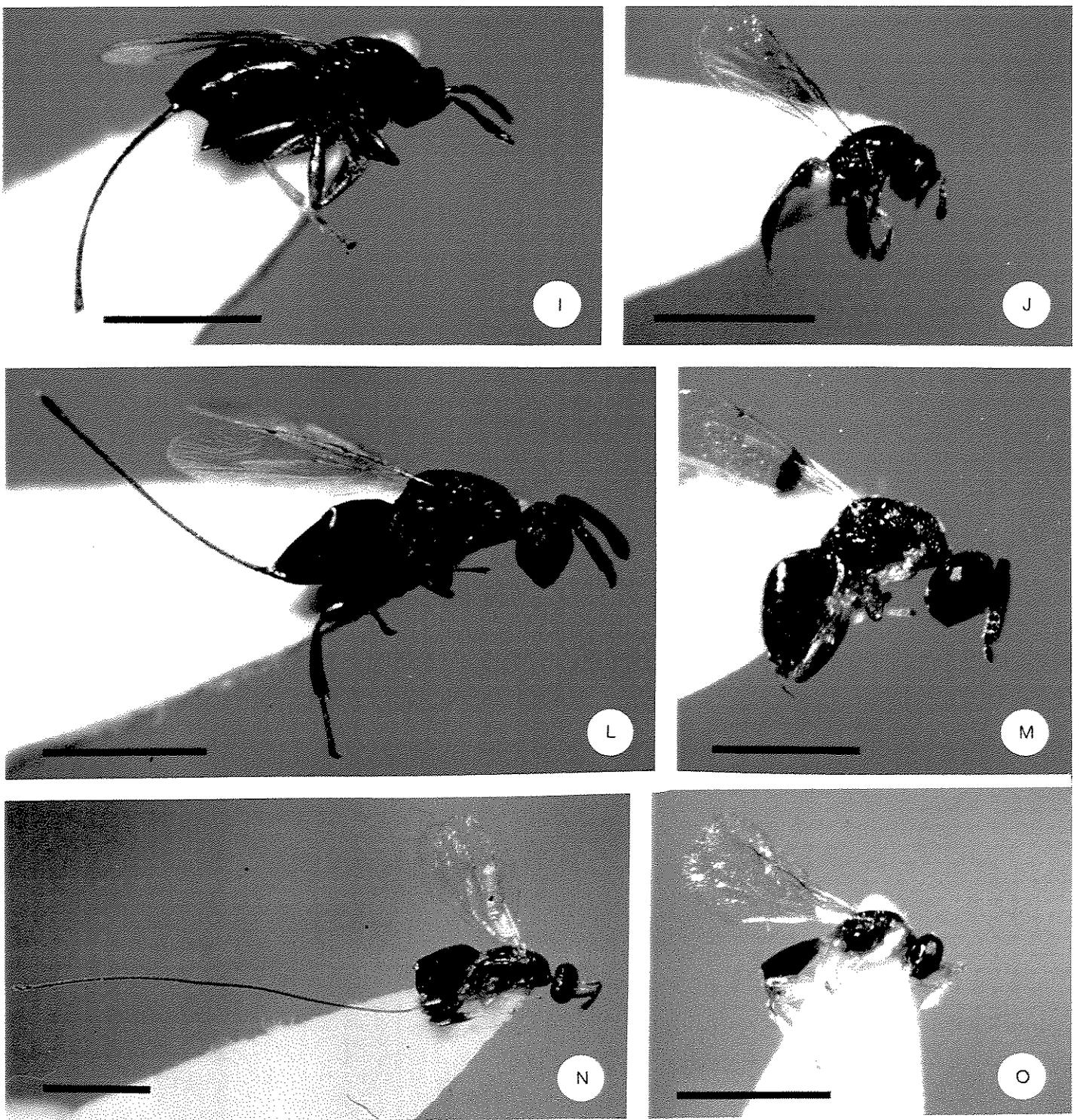
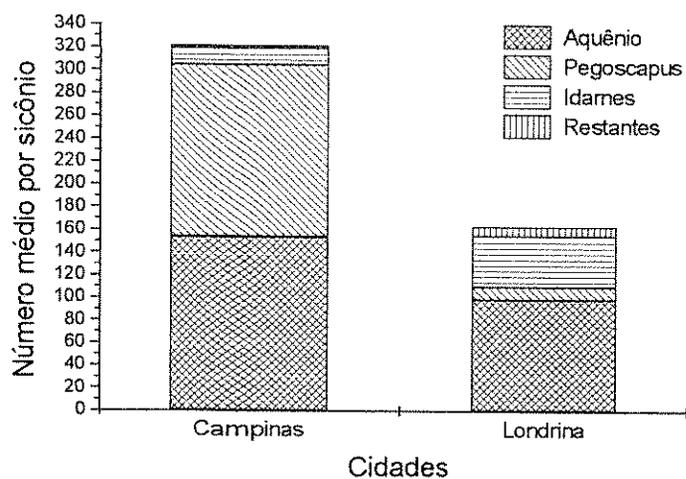
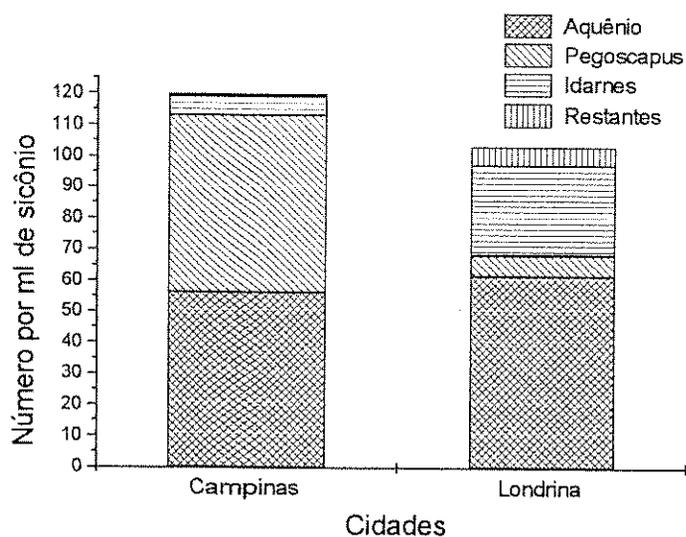


Figura 4. Vespas associadas a *Ficus eximia*. Polinizadora: *Pegoscapus* sp. (A - fêmea: seta=bolso de pólen, em detalhe no canto superior esquerdo; B - macho). Não-polinizadoras: *Aepocerus* sp1 (C - fêmea, D - macho); *Idarnes* sp7 (*incerta*) fêmea (E); *Eurytoma butcheri* fêmea (F); *Idarnes* sp3 (*flavicollis*) fêmea (G); machos *Idarnes* sp. (H); *Heterandrium* sp2 (I - fêmea, J - macho); *Physothorax* sp1 fêmea (L); *Physothorax* sp2 macho (M); e *Torymus* sp. (N - fêmea, O - macho). Escala = 1 mm.



A



B

Figura 5. Número médio de aquênios, polinizadoras (*Pegoscapus* sp.), *Idarnes* e as demais espécies não-polinizadoras (Restantes) por sicônio (A) e por mL de sicônio (B), nas safras amostradas em Campinas/SP (236 sicônios) e Londrina/PR (205 sicônios).

Tabela 4. Número médio de aquênios e vespas por sicônio e por mL de sicônio para as safras amostradas em Campinas/SP (236 sicônios) e Londrina/PR (205 sicônios). O desvio padrão é dado entre parênteses.

	Média por sicônio		Média por mL de sicônio	
	Campinas	Londrina	Campinas	Londrina
Aquênio	153,7 (4,5)	98,6 (12,0) ***	56,3 (1,8)	61,6 (3,5) *
<i>Pegoscapus sp.</i>	150,9 (9,2)	11,5 (7,3) ***	56,8 (5,0)	6,7 (3,1) ***
<i>Idarnes</i>	14,4 (7,3)	44,4 (4,2) ***	5,7 (2,7)	28,9 (1,5) ***
Restantes	2,7 (1,5)	8,5 (1,8) ***	1,0 (0,1)	6,2 (1,1) ***
Vespas	185,1 (4,5)	80,8 (7,4) ***	69,3 (3,5)	52,7 (2,7) ***
Vespas + Aquênios	343,0 (5,4)	184,7 (14,6) ***	127,1 (4,4)	117,9 (3,0) *

Nível de significância (p) das diferenças entre médias: * 0,05 < p < 0,01; *** p < 0,001.

O tamanho dos sicônios, expresso em mL, foi possivelmente importante para a determinação desta diferença de abundância de vespas entre as duas localidades, uma vez que ele foi maior em Campinas (Figura 6). A influência do tamanho do sicônio pode ser notada observando as quantidades de vespas expressas em densidade (número por mL de sicônio). Os valores médios para o número de vespas e vespas + aquênios por mL de sicônio foram próximos entre as localidades estudadas (Figura 5B e Tabela 4). Por outro lado, a relação entre vespas polinizadoras e não-polinizadoras manteve-se a mesma quando expressas em densidade (Figura 5B e Tabela 4, “média por mL de sicônio”), indicando uma diferença real entre as duas localidades.

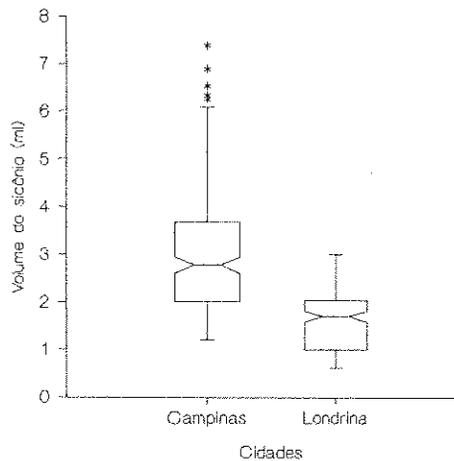


Figura 6. Volume do sicônio (mL) nas safras amostradas em Campinas/SP (236 sicônios) e Londrina/PR (205 sicônios). O retângulo delimita 50% do número de observações e o traço central representa a mediana. As barras indicam a amplitude total da distribuição. O estreitamento nos retângulos representa o intervalo de confiança da mediana ao nível de 95%. Os valores desviantes são representados por asteriscos e os muito desviantes por círculos. Média (desvio padrão): 3,0 (1,2) e 1,6 (0,6) para Campinas e Londrina, respectivamente.

4.1.3 - Modo de oviposição e desenvolvimento das vespas

Polinizadora

A polinizadora de *F. eximia*, *Pegoscapus* sp., apresenta modos de oviposição e polinização semelhantes aos descritos para vespas associadas ao subgênero *Urostigma* (Frank 1984; Figueiredo & Sazima 1997; Galil & Snitzer Pasternak 1970; Ramírez 1969). As colonizadoras entram no sicônio através das brácteas do ostíolo, perdendo normalmente parte das antenas e asas. Nesta fase, as brácteas do ostíolo estão mais frouxas e as flores femininas estão receptivas. Em várias ocasiões, foram observadas vespas mortas entre as brácteas do ostíolo. Janzen (1979a) menciona que o processo de fechamento das brácteas do ostíolo pode restringir o número de colonizadoras que entra no sicônio e fazer com que estas vespas fiquem presas entre as brácteas. Porém, recentemente foi demonstrado em três espécies de *Ficus* que algumas polinizadoras podem sair (re-emergir) do sicônio após a

polinização e oviposição (Gibernau *et al.* 1996). Desta forma, outra hipótese é que as vespas presas entre as brácteas do ostiolo, observadas em *F. eximia*, podem ter morrido quando tentavam re-emergir dos sicônios.

A espécie polinizadora foi a única que ovipositou nas flores femininas pelo lado interno do sicônio, padrão observado nas espécies de *Ficus* do novo mundo (West *et al.* 1996). Em outros grupos de *Ficus* do velho mundo, o modo de oviposição interno também é realizado por algumas espécies não-polinizadoras (Compton 1993; Galil & Eisikowitch 1968a).

Dentro do sicônio, a colonizadora caminha por toda a superfície interna formada pelos estigmas justapostos (sinstigma). Periodicamente, a vespa pára e insere parte do ovipositor através do estigma, como se testasse o local para oviposição. Assim, a vespa continua a inserção, completando a oviposição ou retira o ovipositor do estigma. Na seqüência, a vespa deposita ativamente o pólen sobre o estigma da flor, retirando-o dos “bolsos de pólen”, órgãos especiais localizados no tórax (Figura 4A). A função dos “bolsos de pólen” como órgãos exclusivos para o transporte de pólen foi descoberta independente e quase simultaneamente por Galil & Eisikowitch (1969) em Israel e por Ramírez (1969) na Costa Rica. Este processo de polinização ativo é conhecido como etodinâmico e ocorre em espécies de vespas que possuem estruturas especiais (bolsos e corbículas) para transporte de pólen (Galil & Meiri 1981; Joseph 1984). Desta forma, a vespa parece polinizar as flores femininas independentemente da oviposição, o que pode indicar uma maior capacidade de polinizar flores femininas do que depositar ovos.

Em duas safras amostradas em Campinas foram observadas $1,7 \pm 1,7$ ($n = 462$) e $2,3 \pm 1,7$ ($n = 139$) colonizadoras por sicônio (média \pm desvio padrão). Em 66 safras amostradas em Campinas e Londrina, mais de 35% dos sicônios, em média, foram polinizados por uma única colonizadora; porém, este número chegou a 20 em uma ocasião (Figura 7). Deve-se considerar estes dados com cautela, pois se a re-emergência de colonizadoras for comum em *F. eximia*, como observado em outras espécies por Gibernau *et al.* (1996), estes valores podem estar subestimados.

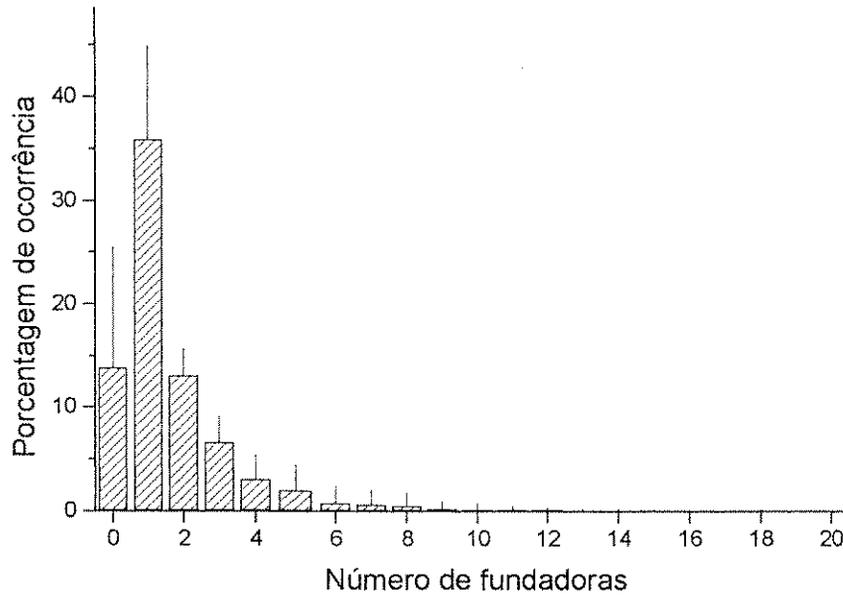


Figura 7. Distribuição de frequências do número de colonizadoras em 66 safras de *F. eximia* (duas de Campinas/SP e 64 de Londrina/PR). Nas safras de Londrinas foram amostrados 50 sicônios e nas duas de Campinas foram amostrados 139 e 462 sicônios, respectivamente. As barras representam o desvio padrão.

Após a polinização e oviposição, segue o desenvolvimento do sicônio. No final do desenvolvimento ocorrem o amadurecimento das anteras e a emergência da prole das vespas. Os machos das polinizadoras emergem primeiro e acasalam com as fêmeas enquanto elas ainda estão dentro de suas galhas. Depois de acasaladas, as fêmeas emergem e coletam pólen ativamente, ao mesmo tempo em que os machos escavam o orifício por onde elas deixam o sicônio. Estes processos e comportamentos observados estão de acordo com os relatados na literatura (Bronstein 1992; Galil & Eisikowitch 1968a; Janzen 1979a).

As polinizadoras de *F. eximia* apresentaram longevidade em laboratório de 1,4 dias em média ($n = 23$ vespas), com limites mínimos e máximos de um e dois dias. Uma solução açucarada a 10% (água + açúcar comum) foi oferecida às vespas, mas estas não se alimentaram. Estes dados sugerem que a espécie polinizadora não se alimenta na fase adulta. Trabalhos realizados com outras espécies polinizadoras encontraram padrões semelhantes de curta longevidade (Figueiredo & Sazima 1997; Kjellberg *et al.* 1988).

Não-polinizadoras

Em *F. eximia*, todas as espécies não-polinizadoras ovipositavam nas flores femininas pelo lado externo, inserindo seus ovipositores através da parede do sicônio. Entre estas, apenas uma espécie, *Idarnes* sp3 (grupo *flavicollis*), foi observada ovipositando no mesmo período em que as polinizadoras. As demais espécies tiveram suas atividades de oviposição durante a fase de desenvolvimento do sicônio. Outros trabalhos mencionam que espécies de *Idarnes* colonizam o sicônio no mesmo período que as polinizadoras (Bronstein 1991; West & Herre 1994). Até o momento, não se havia registrado diferença no período de colonização entre espécies de *Idarnes* dos grupos *carne* e *flavicollis*, conforme observado no presente estudo. Esta diferença pode representar diferentes estratégias de utilização do sicônio, como observado em espécies associadas ao subgênero *Sycomorus* na África (Kerdelhué & Rasplus 1996). Todas as espécies não-polinizadoras completavam seu desenvolvimento simultaneamente com a prole de polinizadores e abandonavam o sicônio pelo orifício escavado pelos machos das últimas.

Na superfície externa do sicônio, nos locais onde as vespas inseriam seus ovipositores, formaram-se manchas escuras com aspecto necrótico. Em algumas ocasiões, pedaços de ovipositores relacionados às manchas foram observados no sicônio (Figura 8). Estes ovipositores provavelmente pertenciam a vespas que foram predadas durante o processo de oviposição. Predação de vespas polinizadoras e não-polinizadoras por vespas sociais (Vespidae) (W. Ramírez, com. pess.) e formigas parece ser freqüente durante a chegada e oviposição das vespas nos sicônios (Bronstein 1988, 1991; Compton & Robertson 1988, 1991). O número de manchas escuras na superfície externa e o número de vespas não-polinizadoras que se desenvolveram no sicônio apresentaram correlação positiva ($r^2 = 0,531$; $p < 0,001$) (Figura 9).

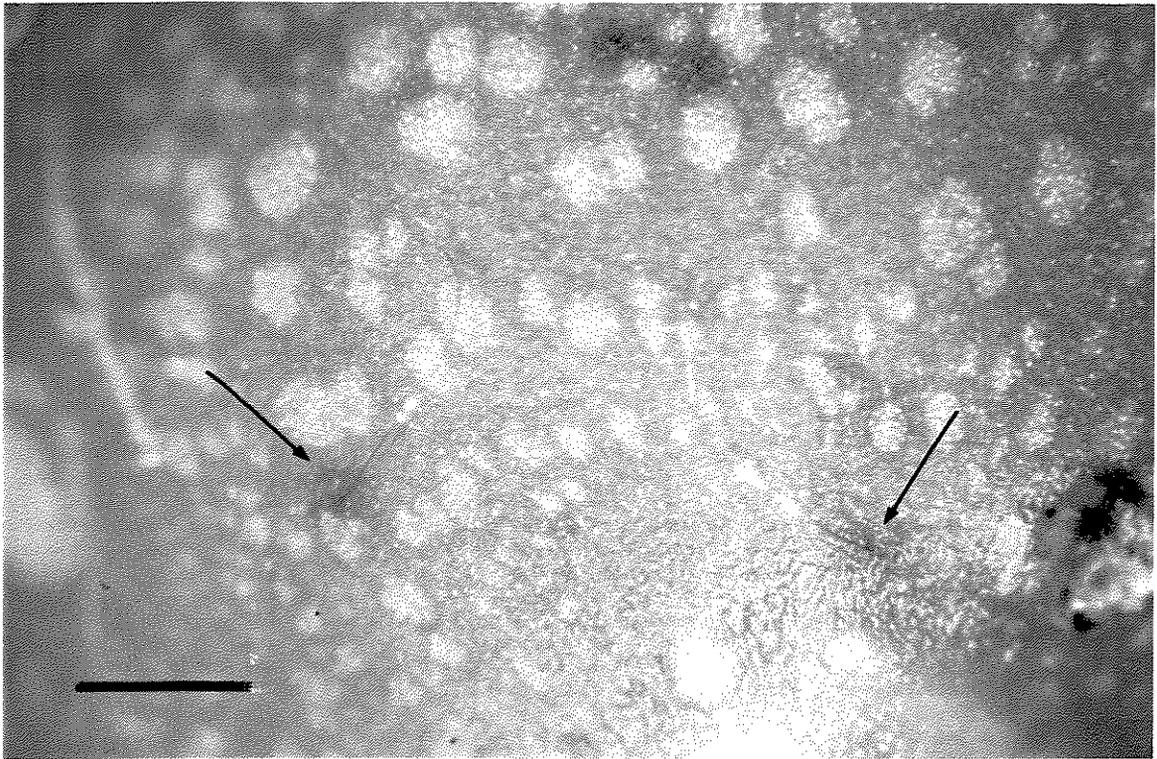


Figura 8. Manchas formadas pela inserção dos ovipositores das vespas não-polinizadoras. As setas mostram ovipositores associados às manchas. Escala = 1 mm.

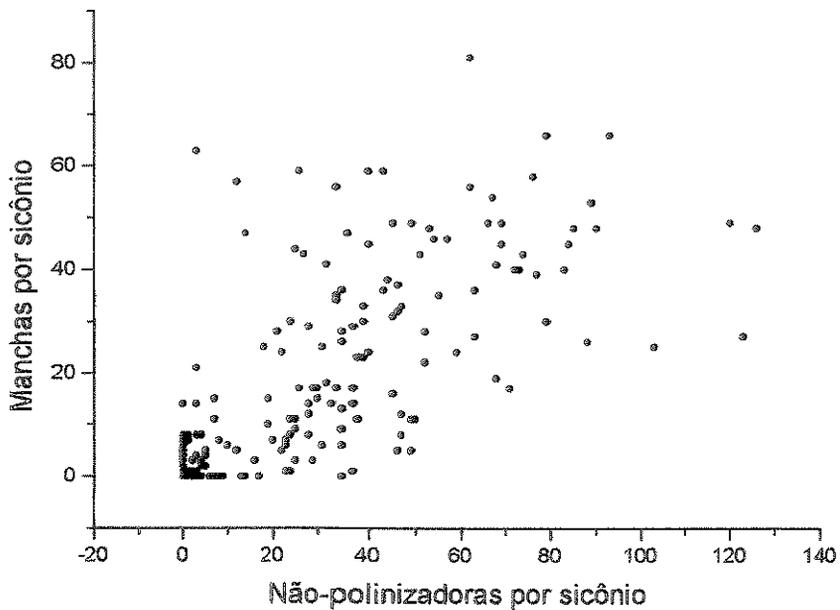


Figura 9. Número de vespas não-polinizadoras vs. número de manchas formadas no sicônio. Os dados foram coletados em cinco safras (214 sicônios) de *F. eximia* amostradas em Campinas. $r^2 = 0,531$; $p < 0,001$.

A longevidade de *Idarnes* sp2 (grupo *carne*) foi medida em laboratório, sendo maior que a de *Pegoscapus* sp. (polinizadora). Esta espécie, bem como outras não-polinizadoras (*Aepocerus* sp1, *E. butcheri*, *Heterandrium* sp2, *Idarnes* sp7 e *Physothorax* sp1) alimentaram-se de solução açucarada a 10%. O fornecimento de solução açucarada aumentou a longevidade de *Idarnes* sp2 de 5,7 para 8,6 dias em média (Tabela 5). Algumas destas espécies não-polinizadoras buscam naturalmente fontes de alimento no período em que estão fora do sicônio (W. Ramírez, com. pess.), o que poderia ser uma estratégia de reposição de energia, aumentando a chance de localização de sicônios em fase adequada para oviposição. O aumento da longevidade através da utilização de recursos alimentares ricos em energia, como néctar de flores, é conhecido em vespas parasitóides (Garcia 1991).

Tabela 5. Longevidade em laboratório de *Idarnes* sp2 na presença de água e água + açúcar.

A coluna dos tratamentos é seguida pelo número de vespas observadas (n) e a longevidade em dias. Os limites mínimos e máximos são dados entre parênteses. A longevidade foi maior na presença de solução açucarada ($t = -6,102$; $p < 0,001$).

Tratamentos	n	Longevidade (dias)
água	20	5,7 (2-8)
água + açúcar	14	8,6 (6-11)

Para as outras espécies citadas acima, a longevidade não foi medida sistematicamente, mas vários indivíduos foram mantidos vivos em laboratório por vários dias. Desta forma, o padrão de maior longevidade e a capacidade de alimentação em laboratório parecem ser comuns entre as não-polinizadoras associadas a *F. eximia*. Estas características podem possibilitar que as vespas depositem seus ovos gradativamente por vários dias e em diferentes sicônios e plantas. Um padrão semelhante foi observado em vespas não-polinizadoras associadas a espécies do subgênero *Sycomorus*, cujas espécies de vespas com maior longevidade eram sinovigênicas (ovos amadurecem progressivamente na fase adulta) e se alimentavam de fontes de açúcar, parecendo ser adaptadas a taxas lentas de oviposição (Compton *et al.* 1994).

4.1.4 - Outros organismos associados

Nematóides provavelmente do gênero *Parasitodiplogaster* (Diplogasteridae), ácaros da família Tarsonemidae e fungos *Beauveria bassiana* e *Fusarium* sp. foram observados em associação com as vespas polinizadoras de *F. eximia* (Figura 10). Estes organismos utilizam o corpo da vespa polinizadora para se dispersarem e passam parte dos seus ciclos de vida nos sicônios. Os nematóides associados às vespas polinizadoras e aos sicônios de *Ficus* são bastante conhecidos (Giblin Davis *et al.* 1995; Herre 1993, 1995; Martin *et al.* 1973; Nadel *et al.* 1992; Vovlas *et al.* 1992) e afetam indiretamente o mutualismo, seja parasitando as polinizadoras e diminuindo sua fecundidade (Herre 1995) ou se desenvolvendo em flores masculinas e prejudicando a produção de pólen (Giblin Davis *et al.* 1995; Vovlas *et al.* 1992).

A associação de ácaros da família Tarsonemidae e vespas polinizadoras de *Ficus* tem sido relatada (Hamilton 1979; Ho 1994; Nadel *et al.* 1992); porém, não é conhecido o impacto destes ácaros no mutualismo. Em relação aos fungos, propágulos de *Fusarium moliniforme* causador de endossepsia em sicônios de *F. carica* são transmitidos por adesão ao corpo da vespa polinizadora *Blastophaga psenes* (Michailides & Morgan 1994). Em *F. eximia*, fungos de uma espécie patogênica a insetos, *Beauveria bassiana*, e outra que pode ser saprófaga, *Fusarium* sp., foram isolados dos corpos das vespas polinizadoras e de *Idarnes* spp. Assim, resta saber se a presença destes organismos afeta o mutualismo, diminuindo a aptidão das vespas polinizadoras ou da própria planta.

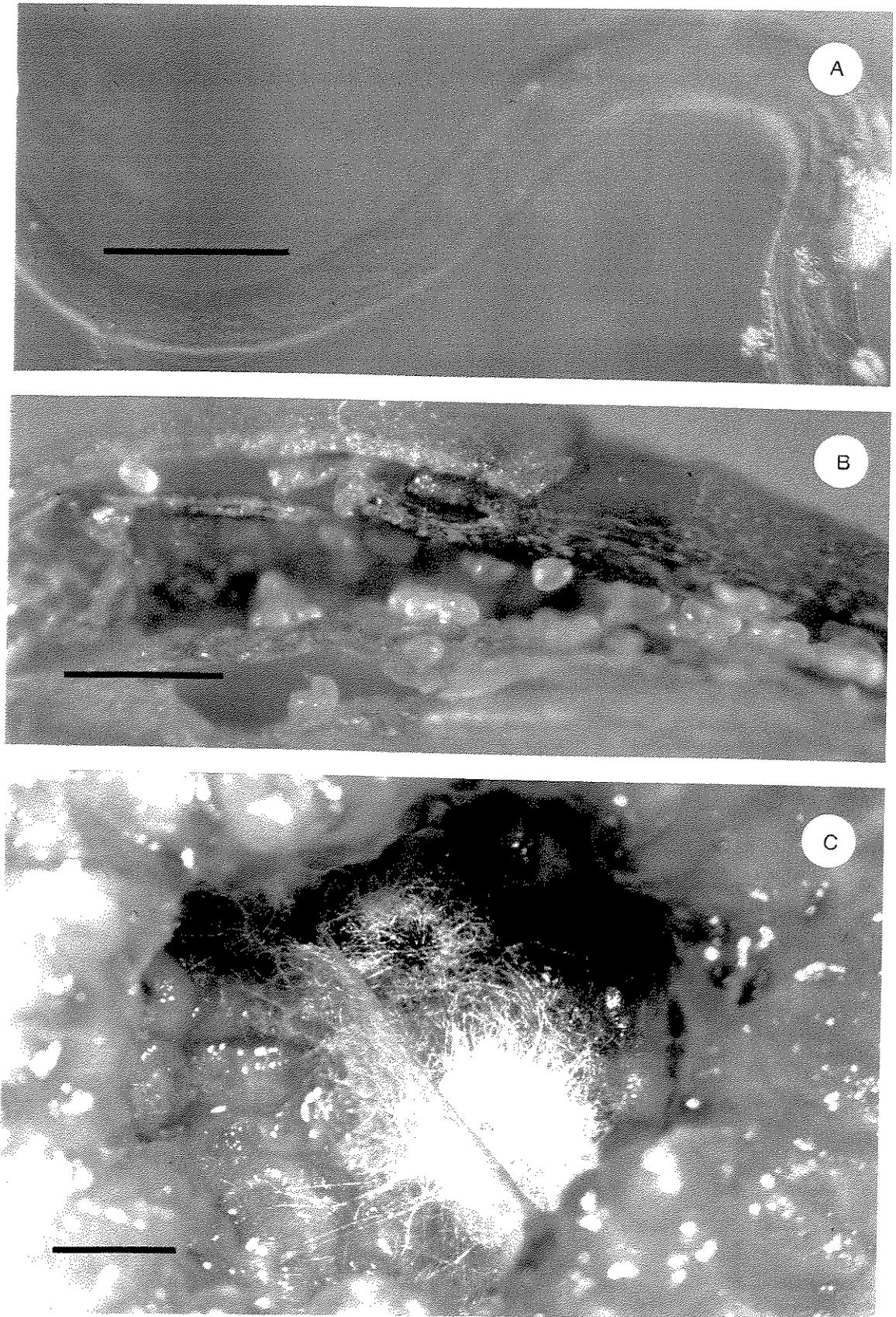


Figura 10. Outros organismos associados a *Ficus eximia*. A- nematóide, escala = 100 μ m; B - colônia de ácaros no ostíolo do sicônio, escala = 0,5 mm; C - micélios de fungo no lúmen do sicônio, escala = 1 mm.

4.2 - Distribuição espacial das galhas e dos aquênios nos sicônios

Nas duas safras analisadas constatou-se que os aquênios e as vespas desenvolveram-se em camadas distintas dos ovários. Os aquênios foram formados quase exclusivamente nas flores mais próximas à superfície externa do sicônio, enquanto que as vespas, polinizadoras e não-polinizadoras, desenvolveram-se nos ovários mais próximos ao lúmen [Figura 11 (A e B)]. Entre as espécies de vespas observou-se ainda uma sobreposição na ocupação da camada dos ovários, como mostram os intervalos de confiança das medianas. Isto indica que mesmo as espécies que ovipositam pelo lado externo utilizam os ovários mais próximos ao lúmen do sicônio. O ovipositor de um indivíduo de *Idarnes* sp1, inserido em um ovário localizado próximo ao lúmen, pôde ser observado através da dissecação de um sicônio congelado quando a vespa ovipositava (Figura 12). As galhas vazias observadas possivelmente foram formadas pela morte de larvas de vespas, conforme Bronstein (1988).

Nas duas safras, os aquênios e as vespas (*Pegoscapus* sp. e *Idarnes* spp.) se desenvolveram distribuídos por toda a seção compreendida entre o ostíolo e o pedúnculo do sicônio (Figuras 13-15). Esta forma de ocupação dos ovários leva a uma sobreposição espacial completa de vespas polinizadoras (*Pegoscapus* sp.) e não-polinizadoras (*Idarnes* spp.), indicando uma fonte potencial de competição entre elas. Porém, apesar da sobreposição no sentido ostíolo-pedúnculo, ocorre a separação espacial dos locais de formação de aquênios e do desenvolvimento de vespas, através das camadas dos ovários.

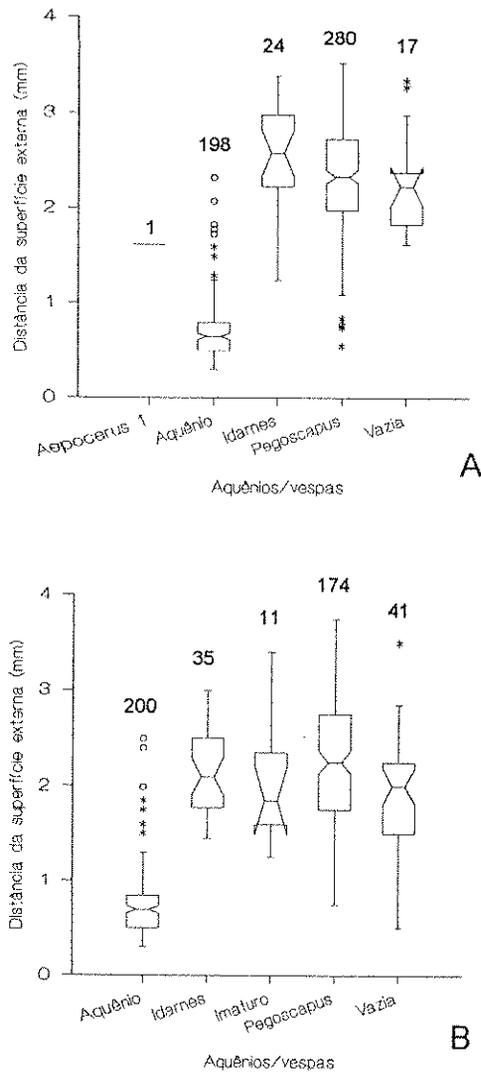


Figura 11. Distância da base do aquênio ou da galha à superfície externa do sicônio em *F. eximia*. **A** - safra 1 (25/05/95) e **B** - safra 2 (30/09/96), ambas do indivíduo C1. Os valores acima dos “box-plots” indicam o número de observações em 30 sicônios dissecados. O retângulo delimita 50% do número de observações e o traço central representa a mediana. As barras indicam a amplitude total da distribuição. O estreitamento nos retângulos representa o intervalo de confiança da mediana ao nível de 95%. Os valores desviantes são representados por asteriscos e os muito desviantes por círculos. “Idarnes” corresponde a *Idarnes* sp1 em **A** e a *Idarnes* sp1, sp2 e sp3 em **B**.

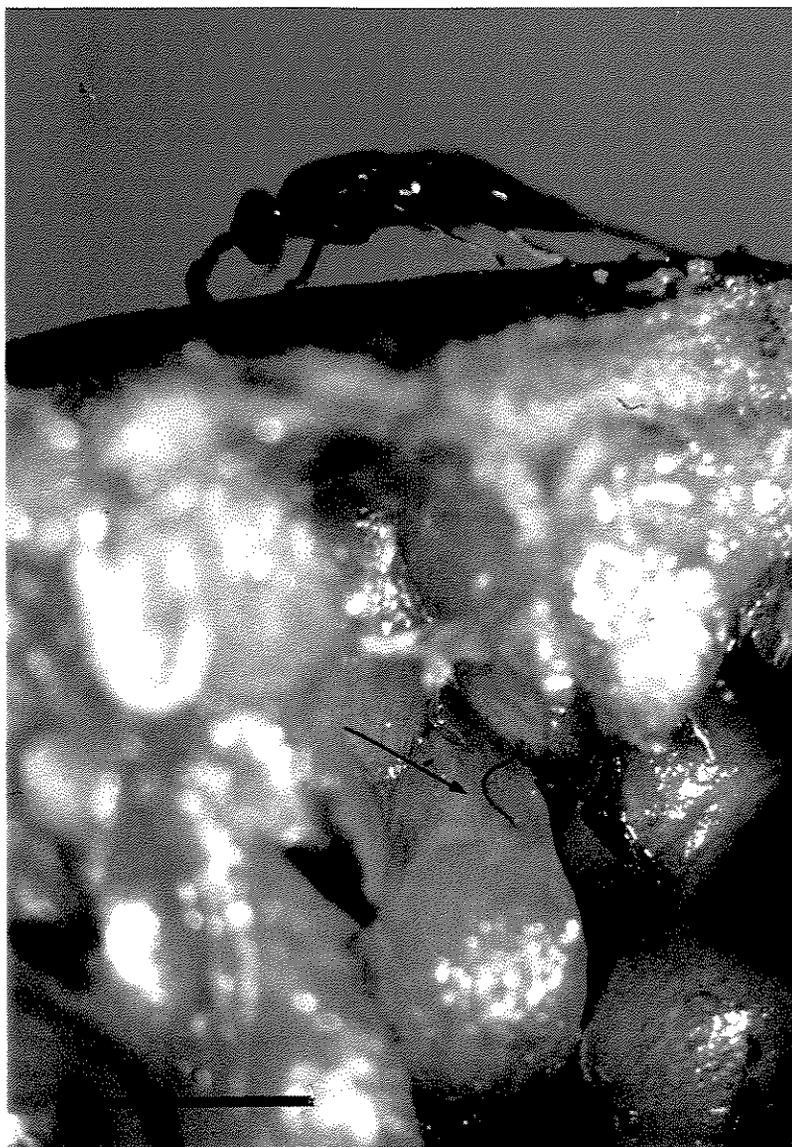


Figura 12. *Idarnes* sp1 ovipositando. A seta mostra o ovipositor inserido num ovário próximo ao lúmen do sicônio. Escala = 1 mm.

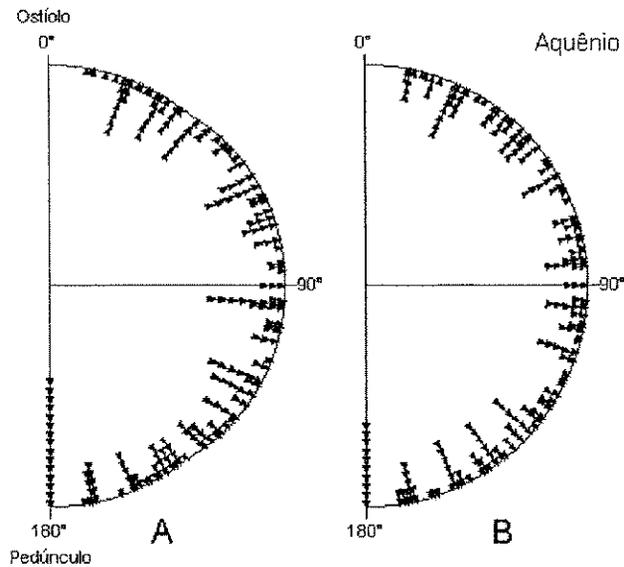


Figura 13. Posição em graus dos aquênios em sicônios de *F. eximia*. **A** - safra de 25/05/95 (30 sicônios e 198 aquênios) e **B** - safra de 30/09/96 (30 sicônios e 200 aquênios), ambas do indivíduo C1. Cada figura representa metade da seção longitudinal do sicônio e cada triângulo negro representa uma ocorrência. O acúmulo de ocorrências na posição 180° é artefato da transformação dos dados (ver item 3.6).

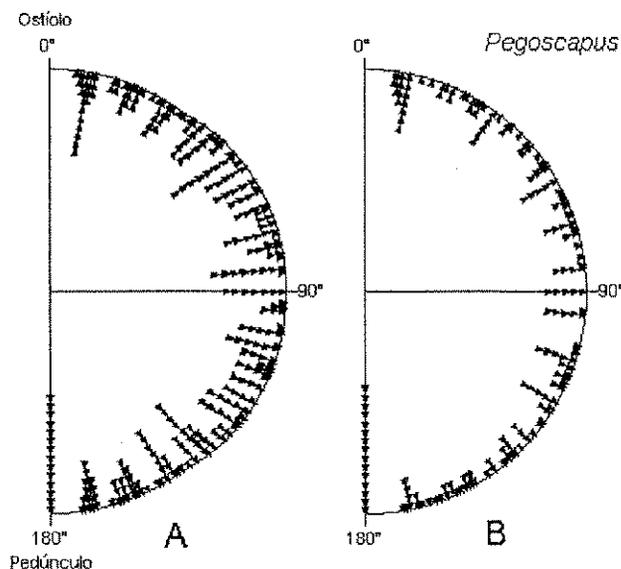


Figura 14. Posição em graus das galhas contendo *Pegoscapus* sp. em sicônios de *F. eximia*. **A** - safra de 25/05/95 (30 sicônios e 280 galhas) e **B** - safra de 30/09/96 (30 sicônios e 174 galhas), ambas do indivíduo C1. Cada figura representa metade da seção longitudinal do sicônio e cada triângulo negro representa uma ocorrência. O acúmulo de ocorrências na posição 180° é artefato da transformação dos dados (ver item 3.6).

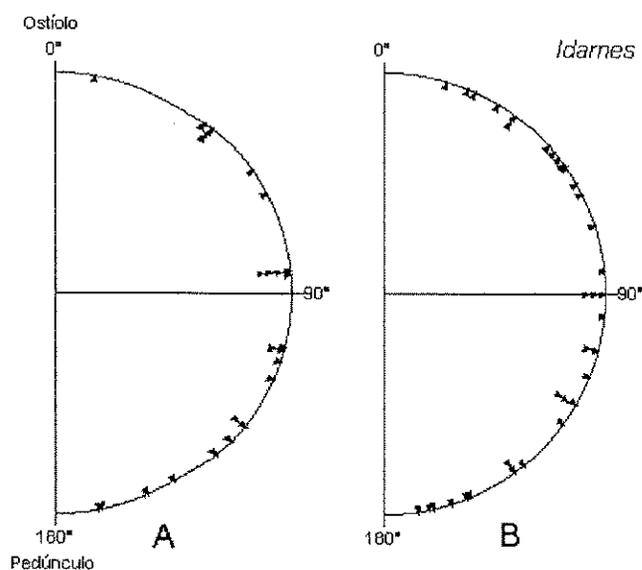


Figura 15. Posição em graus das galhas contendo *Idarnes* spp. em sicônios de *F. eximia*. **A** - safra de 25/05/95 (30 sicônios e 24 galhas) e **B** - safra de 30/09/96 (30 sicônios e 35 galhas), ambas do indivíduo C1. Cada figura representa metade da seção longitudinal do sicônio e cada triângulo negro representa uma ocorrência.

O padrão observado na localização dos aquênios e das galhas em camadas diferentes no sicônio é possível, primeiramente, pela organização multi-estratificada dos ovários na fase de polinização/oviposição. Verkerke (1989), através de estudos ontogenéticos, constatou que em espécies monóicas, este padrão de organização é determinado nos estádios iniciais de desenvolvimento do sicônio, nos quais a acomodação das flores resulta na disposição multi-estratificada dos ovários. O posicionamento dos ovários em camadas é ditado por uma competição por espaço, visto que o início do desenvolvimento das flores ocorre em um ambiente limitado espacialmente e preenchido por brácteas interflorais. Desta forma, o sicônio atua como componente primário na organização espacial dos aquênios e das galhas através do substrato multiestratificado de ovários.

A presença esporádica de galhas na camada inferior e de aquênios nos ovários mais próximos ao lúmen demonstra que, na espécie de *Ficus* estudada, todas as flores do sicônio podem produzir tanto aquênios quanto vespas. Esta situação é mais uma entre várias que têm demonstrado que o termo “flor galha” é errôneo e não pode ser aplicado (Condit & Flanders 1945). Inicialmente, este termo foi criado para designar as flores femininas de

plantas funcionalmente masculinas (*caprificus*) do figo comestível *F. carica*. Gustav Eisen¹ em 1896 (*apud* Condit & Flanders 1945) sugeriu que, em *caprificus*, estas “flores galha” eram flores femininas degeneradas e incapazes de produzirem aquênios. Este termo foi estendido às espécies monóicas, apesar de ser conhecida a capacidade de todas as flores produzirem aquênios (Berg 1990; Galil & Eisikowitch 1968a, 1968b, 1971). Neeman & Galil (1978) demonstraram experimentalmente que “flores galha” de *caprificus* produzem aquênios quando polinizadas artificialmente. Outro fato que apóia a inadequação do termo é que, em espécies monóicas, os óvulos das flores femininas são anatomicamente semelhantes e estruturalmente adequados ao desenvolvimento de aquênios (Verkerke 1988).

A produção de aquênios preferencialmente nas flores com ovários mais próximos à parede do sicônio sugere a presença de algum fator que limite a utilização destas flores pelas vespas. Por muito tempo acreditou-se que a organização multi-estratificada dos ovários fosse responsável pela partição entre a produção de aquênios e o desenvolvimento de vespas (Galil & Eisikowitch 1968a, 1968b, 1971; Janzen 1979a, 1979b; Murray 1985; Ramírez 1974). Segundo esta idéia, o ovipositor da vespa polinizadora alcançaria apenas os ovários mais próximos ao lúmen. Assim, nos ovários mais distantes, os quais o ovipositor não alcançaria, a produção de aquênios seria garantida.

A hipótese da barreira relacionada ao comprimento do estilete é questionável, uma vez que vespas com ovipositores mais longos teriam acesso a um maior número de flores e deixariam mais descendentes. Assim, devido ao curto tempo de geração da vespa em relação a planta, o maior comprimento de ovipositor seria rapidamente selecionado e superaria a barreira do comprimento do estilete (Bronstein 1992; Murray 1985). Outra forma de regulação da produção de aquênios e vespas seria o aborto seletivo de sicônios com alta infestação de vespas em relação ao número de aquênios (Axelrold & Hamilton 1981; Murray 1985). Porém, no presente estudo, sicônios não polinizados e, conseqüentemente sem aquênios, foram retidos até o final do desenvolvimento quando houve oviposição por vespas não-polinizadoras (Tabela 6). Outros estudos confirmam a retenção de sicônios não polinizados quando colonizados por vespas não-polinizadoras, contrapondo a hipótese do aborto seletivo em situações de alta infestação em relação ao

¹ *California Acad. Sci. Proc.*, Ser. 2. 5:916-937. 1896.

número de aquênios (Bronstein 1991; Compton 1993; Compton & van Noort 1992; Cook & Power 1996; Galil & Eisikowitch 1971; West *et al.* 1996).

Tabela 6. Número de sicônios não polinizados retidos até o final do desenvolvimento quando houve oviposição por vespas não-polinizadoras. **n** = número de sicônios amostrados.

Indivíduo	n	sicônios não polinizados	não-polinizadoras
L2	40	18	presentes
L4	38	27	presentes
L5	31	9	presentes
L6	38	7	presentes
L8	37	37	presentes

Trabalhos recentes demonstram que o comprimento médio dos oviposidores das vespas permite alcançar a maioria dos ovários das flores (Bronstein 1988, 1992; Kathuria *et al.* 1995), invalidando definitivamente a hipótese da diferença de comprimento dos estiletos como barreira à oviposição. Hipóteses alternativas têm sido propostas desde então. Nefdt & Compton (1996) constataram em algumas espécie de *Ficus*, que apesar da maioria das flores serem acessíveis para oviposição, não ocorria número médio de vespas polinizadoras por sicônio suficiente para ocupar todos os ovários, e assim a planta continuaria produzindo aquênios suficientes para manutenção do mutualismo. Nefdt & Compton (1996) observaram ainda que os ovários mais próximos ao lúmen seriam preferencialmente ocupados pelas vespas, mas, em altas densidades, as camadas mais próximas à superfície externa passariam a ser ocupadas.

A vantagem em utilizar flores com ovários mais próximos do lúmen provavelmente está relacionada à posição destes no sicônio. As galhas que se desenvolvem próximas ao lúmen podem sofrer menor limitação de espaço, permitindo melhor desenvolvimento das larvas e/ou melhor acesso ao acasalamento das fêmeas. Na espécie polinizadora e algumas não-polinizadoras com machos ápteros, as fêmeas são acasaladas dentro das galhas antes de emergirem (Anstett *et al.* 1997).

Desta forma, a separação de camadas onde são produzidos os aquênios e as vespas parece não ser imposta pela planta, através de mecanismos que impeçam a oviposição das

vespas ou inibam a evolução de ovipositores mais longos. Aparentemente, cada vespa polinizadora de uma dada espécie tem o potencial de ovipositar um número constante de ovos, de modo que ovipositores maiores não influenciariam (W. Ramírez, com. pess.). O comportamento de oviposição nos ovários mais próximos ao lúmen seria selecionado nas vespas por garantir melhor desenvolvimento das larvas e facilitar o acesso a acasalamentos (Anstett *et al.* 1997).

Várias questões podem ser investigadas a esse respeito, como por exemplo a diferença na aptidão em ocupar as camadas mais profundas de ovários por machos e fêmeas das espécies com dimorfismo sexual acentuado. Nestas espécies, o macho áptero emerge primeiro e varre o lúmen do sicônio para acasalar com as fêmeas antes delas emergirem de suas galhas. Desta forma, se o macho emergir com sucesso, a posição de sua galha afetaria pouco sua aptidão, pois uma vez chegando ao lúmen do sicônio, ele teria acesso aos acasalamentos. Por outro lado, as fêmeas que se desenvolvessem em ovários das camadas mais inferiores seriam desfavorecidas se houvesse maior dificuldade de serem localizadas em suas galhas e, conseqüentemente, menor chance de serem acasaladas. A diferença de aptidão, em condições de alta densidade de vespas, poderia favorecer o desenvolvimento preferencial de machos nas camadas mais profundas, o que pode ser testado analisando a frequência de machos e fêmeas nas diferentes camadas. Esta partição seria possível pela capacidade das fêmeas de Hymenoptera de determinar o sexo da prole em função de estímulos ambientais, devido à forma haplodiplóide de determinação sexual, na qual óvulos fecundados dão origem às fêmeas e os não fecundados originam machos por partenogênese arrenótoca (Werren 1987; Cook 1993).

4.3 - Utilização das flores femininas

A proporção estimada de flores femininas utilizadas (que produziram aquênios ou desenvolveram vespas) foi de 87 e 92% em duas safras amostradas em Campinas (Tabela 7). O indivíduo C3, com menor proporção de flores femininas utilizadas ($t = 3,29$; $p = 0,001$), apresentou maior volume médio de sicônio ($t = 6,64$; $p < 0,001$) e maior número médio de flores femininas ($t = -7,47$; $p < 0,001$) (Tabela 7). A presença de flores não utilizadas e a menor taxa de utilização no indivíduo com sicônios maiores e com maior

número de flores sugerem que o número de flores femininas em um sicônio não é limitante para a produção de aquênios ou para o desenvolvimento das proles de vespas polinizadoras e não-polinizadoras. Dados de Herre & West (1997) em nove espécies de *Ficus*, apontam taxas de utilização variando de 46 a 95%, apoiando a idéia da não utilização de todas as flores femininas do sicônio.

Tabela 7. Volume médio do sicônio (mL), número total e proporção de flores femininas que desenvolveram aquênios ou foram galhadas, em dois indivíduos de *F. eximia* amostrados em Campinas/SP. Desvio padrão entre parênteses; n = número de sicônios amostrados. Todas as médias entre os indivíduos foram diferentes pelo teste t com probabilidade $\leq 0,001$.

Indivíduos	n	Volume do sicônio em mL	Número de flores femininas	Proporção de flores utilizadas
C1	43	1,9 (0,4)	352,4 (51,7)	0,92 (0,01)
C3	45	2,7 (0,6)	436,5 (53,9)	0,87 (0,02)

A regressão linear entre o número de flores femininas utilizadas e o volume do sicônio nas safras amostradas em Campinas e Londrina indicou que este padrão de não saturação das flores femininas pode não ser sempre seguido. Como mostra a Tabela 8 em Campinas, a utilização das flores femininas foi pouco influenciada pelo volume do sicônio, sendo a produção de aquênios e a categoria “restantes” de vespas as únicas variáveis significativamente associadas ao volume do sicônio. Uma ressalva deve ser feita para a variável “aquênios + vespas” (Tabela 8) que se apresentou significativa certamente por efeito da produção de aquênios. Este padrão de relação com o tamanho do sicônio pode estar indicando que a capacidade de oviposição em flores femininas, tanto pelas polinizadoras como não-polinizadoras, está atingindo seu limite máximo, sem, no entanto, esgotar o número de flores presentes nos sicônios. Em outras palavras, o aumento no tamanho do sicônio e, conseqüentemente, o aumento no número de flores femininas não implica num acréscimo no número de flores utilizadas para oviposição. Por outro lado, o acréscimo na produção de aquênios com o aumento do tamanho do sicônio podem ser reflexos de uma maior capacidade das vespas em polinizar que em depositar ovos, como

resultado do comportamento etodinâmico de polinização, no qual os estigmas são ativamente polinizados independente da deposição dos ovos. (item 4.1.3; Figueiredo & Sazima 1997; Frank 1984).

Tabela 8. Regressões lineares entre variáveis de utilização de flores femininas (variável dependente) e volume do sicônio (variável independente) para os indivíduos de *F. eximia* amostrados em Campinas/SP (5 safras; 236 sicônios) e Londrina/PR (7 safras; 205 sicônios). As variáveis são seguidas pela inclinação padronizada da reta e pela proporção de variância explicada (r^2). ***, $p \leq 0,001$; n.s., não significativa.

Variáveis	Campinas		Londrina	
	inclinação	r^2	inclinação	r^2
Aquênio	0,34	0,12***	0,76	0,57***
Polinizadora	-0,01	0,00 n.s.	0,55	0,30***
<i>Idarnes</i>	-0,06	0,00 n.s.	0,59	0,35***
Restantes	0,28	0,08***	0,02	0,00 n.s.
Vespas (Total)	0,03	0,00 n.s.	0,62	0,38***
Aquênios + vespas	0,24	0,06***	0,80	0,63***

Nos indivíduos amostrados em Londrina, tanto o número de aquênios quanto as variáveis referentes às vespas (exceto a categoria “restantes”) foram positivamente relacionadas ao volume do sicônio. Além disso, as proporções de variância explicadas pelo volume (r^2) e as inclinações das retas foram maiores em Londrina quando comparadas às safras de Campinas (Tabela 8). Neste caso, contrariamente a Campinas, as capacidades máximas de polinização e oviposição parecem ser maiores que o número de flores femininas disponíveis, indicando possivelmente que a utilização destas flores esteja atingindo um nível de saturação. Assim, com o aumento no volume dos sicônios observa-se um aumento na utilização das flores, tanto para a produção de aquênio quanto para o desenvolvimento de vespas. Em relação ao volume dos sicônios os indivíduos de Campinas apresentaram valores maiores que os de Londrina ($t = 15,78$; $p < 0,001$ - Figura 6, item 4.1.1). Deste modo, o menor tamanho médio de sicônios em Londrina permitiria atingir a saturação na

utilização das flores femininas devido à relação positiva de tamanho do sicônio e número de flores femininas disponíveis (Figura 3; Berg 1990; Kerdelhué & Rasplus 1996).

As variáveis de utilização das flores femininas, em densidade (número de aquênios ou vespas por mL de sicônio), expressaram as relações com o tamanho do sicônio e a possível diferença de saturação nas duas localidades. Nas safras de Campinas, a densidade de utilização diminuiu com o aumento do volume do sicônio, exceto para a categoria “restantes” (Tabela 9). Nas safras de Londrina, a densidade total de vespas não foi relacionada ao volume do sicônio. Porém, a densidade de aquênios e polinizadoras foram positivamente associadas ao volume. Quanto à categoria “restantes” foi observada relação negativa. Nota-se que, apesar da densidade total de vespas não ter sido relacionada ao volume do sicônio, as inclinações das retas de regressão de densidade de polinizadoras e a soma das inclinações das retas das não-polinizadoras apresentaram valores próximos ($\sim 0,4$), porém de sinais opostos (Tabela 9).

Tabela 9. Regressões lineares entre variáveis de utilização de flores femininas expressas em densidade (número por mL de sicônio, variável dependente) e volume do sicônio (variável independente) para os indivíduos de *F. eximia* amostrados em Campinas/SP (cinco safras; 236 sicônios) e Londrina/PR (sete safras; 205 sicônios). As variáveis são seguidas pela inclinação padronizada da reta e pela proporção de variância explicada (r^2). *, $0,01 < p \leq 0,05$; **, $0,001 < p \leq 0,01$; ***, $p \leq 0,001$; n.s., não significativa.

Variável / volume	Campinas		Londrina	
	inclinação	r^2	inclinação	r^2
Aquênio	-0,60	0,36***	0,37	0,14***
Polinizadora	-0,60	0,36***	0,43	0,18***
<i>Idarnes</i>	-0,25	0,06***	-0,01	0,00 n.s.
Restantes	0,13	0,02*	-0,39	0,15***
Vespas (Total)	-0,73	0,53***	-0,02	0,00 n.s.
Aquênios + vespas	-0,77	0,59***	0,24	0,06**

Comparando as Tabelas 8 e 9 para os dados de Londrina, constatou-se que *Idarnes* spp. apresentou um acréscimo na utilização das flores proporcional ao aumento no volume do sicônio, uma vez que sua densidade não variou com o aumento do volume (Tabela 9, regressão não significativa). Já as demais vespas não-polinizadoras (“restantes”) não apresentaram variação relacionada ao volume do sicônio (Tabela 8, regressão não significativa), sendo que suas densidades diminuíram com o aumento do volume. Esta relação inversa mostra que as polinizadoras nas condições de Londrina apresentaram uma participação relativa maior em sicônios maiores, desenvolvendo-se, possivelmente, em locais com menor competição com não-polinizadoras, uma vez que elas ocupam a mesma porção de flores femininas (conforme item 4.2). Desta forma, os padrões de número e densidade de flores utilizadas em relação ao volume do sicônio sugerem uma situação de não saturação em Campinas e de saturação em Londrina.

4.4 - Relação das vespas com a produção de aquênios

Os modelos de regressão múltipla aplicados explicaram 60 e 89% da variância do sistema para os conjuntos de árvores de Campinas e Londrina, respectivamente (Tabela 10), o que indica que os modelos foram adequados, pois a maior parte da variância foi amostrada. Nestes modelos, o efeito do tamanho do sicônio e a densidade de utilização das flores (número de aquênios + número de vespas por mL de sicônio) foram controlados estatisticamente e, assim, a influência do desenvolvimento das vespas sobre a produção de aquênios pôde ser avaliada. Em relação ao modelo de regressão linear aplicado, deve-se chamar a atenção ao fato de que a densidade de utilização das flores foi calculada a partir das outras variáveis, podendo assim apresentar alguma dependência em relação às demais. Todavia, a densidade de utilização das flores parece ser uma variável biológica importante por expressar o nível de infestação/polinização do sicônio (S. West, com. pess.), justificando sua manutenção no modelo. A produção de aquênios foi muito influenciada pelo volume do sicônio e pela densidade de flores femininas utilizadas, como mostram as porcentagens de variação explicadas (Tabela 10). Para as duas localidades, as vespas polinizadoras, *Pegoscapus* sp., e a categoria “restantes” relacionaram-se negativamente ao número de aquênios. *Idarnes* também apresentou relação negativa ao número de aquênios por sicônio para Londrina, sendo excluído do modelo para Campinas.

Tabela 10. Regressão múltipla entre o número de aqüênios (variável dependente) e as demais variáveis independentes (volume do sicônio - mL, densidade de utilização das flores femininas, *Pegoscapus* sp., *Idarnes* spp. e as não-polinizadoras restantes) para as safras agrupadas por cidade e analisadas individualmente. As safras identificadas por "L" referem-se a Londrina/PR e as identificadas por "C" referem-se a Campinas/SP. As safras são seguidas pelo número de sicônios amostrados (n), pela porcentagem de variância explicada por cada variável independente, pela inclinação padronizada entre o número de aqüênios produzidos e as categorias de vespas e pela proporção múltipla de variância explicada pelo modelo (r^2 múltiplo). As variáveis excluídas dos modelos pelo método de "stepwise" são representadas por "e". *, $0,01 < p \leq 0,05$; **, $0,001 < p \leq 0,01$; ***, $p \leq 0,001$.

Safras	n	% de variância explicada					Inclinação padronizada					r^2 múltiplo
		Volume	Densidade	<i>Pegoscapus</i> sp.	<i>Idarnes</i> spp.	Restantes	<i>Pegoscapus</i> sp.	<i>Idarnes</i> spp.	Restantes	r^2 múltiplo		
Campinas	236	55***	40***	12***	e	2***	-0,51	e	-0,17	0,60***		
Londrina	205	35***	26***	3***	3***	2***	-0,25	-0,25	-0,15	0,89***		
L1	37	22***	79***	3***	10***	3***	-0,22	-0,38	-0,20	0,98***		
L2	22	18**	45***	11*	e	e	-0,34	e	e	0,52**		
L3	39	34***	89***	19***	25***	e	-0,54	-0,55	e	0,94***		
L4	11	20**	60***	e	30**	e	e	-0,85	e	0,85**		
L5	22	11***	76***	e	16***	4***	e	-0,61	-0,22	0,97***		
L6	31	21***	70***	1*	4***	11***	-0,13	-0,22	-0,36	0,94***		
L7	43	20***	45***	12***	e	6**	-0,51	e	-0,26	0,67***		
C1a	48	63***	37***	29***	17***	e	-1,19	-0,68	e	0,69***		
C1b	43	79***	59***	24***	4**	e	-0,84	-0,20	e	0,87***		
C2	45	21***	41***	8***	2**	2**	-0,59	-0,19	-0,16	0,88***		
C3	45	59***	67***	36***	8**	8**	-1,15	-0,42	-0,32	0,74***		
C4	55	64***	58***	22***	1*	3***	-0,68	-0,11	-0,20	0,87***		

De modo geral, cada safra seguiu o mesmo padrão que os dados agrupados por localidade. A proporção de variância explicada pelos modelos também foi alta, variando de 0,52 a 0,98 nas safras de Londrina e de 0,69 a 0,88 nas safras de Campinas (Tabela 10), indicando uma adequação dos modelos de regressão múltipla. A maior parte das safras apresentou relação negativa significativa entre o número de aquênios e o de vespas (Tabela 11). Nas 12 safras analisadas a relação do número de aquênios ao volume do sicônio e à densidade de utilização de flores femininas foi sempre significativamente positiva.

Tabela 11. Número de safras para as quais as relações entre o número de aquênios (variável dependente) e as demais variáveis independentes foram negativas, positivas, significativas ($p \leq 0,05$), não significativas (n.s.) ou foram excluídas do modelo pelo método de “stepwise”. Volume do sicônio expresso em mL e densidade de utilização das flores femininas em número de aquênios + vespas por mL de sicônio.

Variáveis	Negativa significativa	Negativa n.s.	Positiva significativa	Positiva n.s.	Excluída
<i>Pegoscapus</i> sp.	10	0	0	0	2
<i>Idarnes</i>	10	0	0	0	2
Restantes	7	0	0	0	5
Volume	0	0	12	0	0
Densidade	0	0	12	0	0

Os dados agrupados por localidade ou por safras individuais sugerem a existência de uma relação negativa entre a produção de aquênios e vespas. O efeito das vespas sobre a produção de aquênios foi pequeno quando comparado ao efeito do volume do sicônio e à densidade de utilização das flores, conforme as porcentagens de variância explicadas pelas variáveis (Tabela 10). Herre & West (1997) ressaltam o efeito de covariáveis que atuam

sobre a produção de aquênios e vespas e demonstram a importância de controlá-las estatisticamente em análises de relações custo/benefício no mutualismo *Ficus*/vespas. Herre & West (1997) detectaram, em nove espécies monóicas de *Ficus* do novo mundo, um efeito negativo do desenvolvimento das vespas polinizadoras sobre a produção de aquênios, descontando o efeito do número total e proporção de flores femininas utilizadas. Estas duas covariáveis são equivalentes ao volume do sicônio e densidade de utilização aplicadas no presente trabalho.

A grande influência de covariáveis explica porque estudos anteriores encontraram correlações positivas entre o tamanho da prole de vespas e a produção de aquênios (Bronstein 1991; Bronstein & Hossaert Mckey 1996; Herre 1989). Entre outros trabalhos que incluíram covariáveis nas análises, o único que detectou de forma consistente relação negativa entre o desenvolvimento da prole de vespas e a produção de aquênios foi aquele que utilizou a combinação das covariáveis número total e proporção de flores femininas utilizadas (West & Herre 1997; Tabela 12A). Possivelmente as outras covariáveis não abrangeram de forma eficiente as fontes de variação do sistema, interferindo nas análises Tabela 12A).

Até o momento, os estudos indicam que a relação negativa do desenvolvimento da prole de vespas polinizadoras sobre a produção de aquênios pode ser um padrão freqüente em espécies monóicas de *Ficus*. É possível que futuros estudos com aplicação de análises com controle estatístico adequado de covariáveis encontrem também relação negativa entre produção de aquênios e prole de vespas não-polinizadoras. Porém, a confirmação da abrangência destes padrões dependerá de estudos em espécies de *Ficus* pertencentes a outros grupos.

Tabela 12. Resultados de estudos analisando as relações de (a) produção de aquênios e vespas e (b) polinizador e não-polinizadores. As referências bibliográficas são seguidas pela relação analisada, pelo resultado obtido e pelas covariáveis utilizadas. Abreviaturas: **n.s.**, não significativo ($p>0,05$); **n.f.**, nº de colonizadoras por sicônio; **s.**, safra; **d.s.**, diâmetro do sicônio; **r.s.**, razão sexual da prole de polinizadoras; **n.f.f.**, flores femininas; **p.f.u.**, proporção de flores utilizadas.

Referência	Relação	Resultado	Covariáveis
(a) West & Herre (1994)	aquênio x <i>Idarnes</i>	n.s., em 5 spp.	n.f. / s.
Cook & Power (1996)	aquênio x não-polinizadores	(-) sign., 1 em 4 safras	d.s. / r.s.
Kerdelhué & Rasplus (1996)	aquênio x polinizador	n.s., em duas spp.	d.s.
	aquênio x não-polinizadores	(-) sign., 1 em duas spp.	d.s.
West <i>et al.</i> (1996)	aquênio x <i>Idarnes</i>	(-) sign., 1 em 5 spp.	n.f. / s.
Herre & West (1997)	aquênio x polinizador	(-) sign., em 9 spp.	n.f.f. / p.f.u.
(b) West & Herre (1994)	polinizador x <i>Idarnes</i>	(-) sign., em 6 spp.	n.f. / s.
Cook & Power (1996)	polinizador x não-polinizador	(+) sign., 1 em 4 safras	d.s. / r.s.
Kerdelhué & Rasplus (1996)	polinizador x não-polinizador	(-) sign., em duas spp.	d.s.
West <i>et al.</i> (1996)	polinizador x <i>Idarnes</i>	(-) sign., em 5 spp.	n.f. / s.

O desenvolvimento de vespas e a produção de aquênios em camadas distintas de ovários, como demonstrado aqui e observado em trabalhos prévios (Cook & Power 1996; Herre 1989; West & Herre 1994), possivelmente impede que o efeito das vespas sobre a produção de aquênios seja mais efetivo. Porém, o mecanismo que assegura que a porção de ovários mais próxima à superfície externa não seja ocupada pelas vespas ainda não é conhecido com certeza. Como discutido no item 4.2, a diferença de comprimento dos

estiletos das flores femininas em relação ao ovipositor da vespa e as proteções físicas dos ovários atuando como barreiras à oviposição não podem ser aplicadas às espécies monóicas de *Ficus* (Bronstein 1988; Kathuria *et al.* 1995; Nefdt & Compton 1996).

Uma hipótese plausível que explica o desenvolvimento preferencial das vespas nos ovários mais próximos ao lúmen do sicônio é a menor limitação de espaço destes ovários para o desenvolvimento larval e o acesso facilitado a acasalamentos (Anstett *et al.* 1997). Há evidências de que, em altas densidades de vespas, os ovários mais próximos à superfície externa passam a ser utilizados após a ocupação preferencial daqueles próximos ao lúmen (Nefdt & Compton 1996). Desta forma, esta “barreira” à oviposição, baseada na seleção por locais mais adequados para o desenvolvimento e o acasalamento da prole não impede completamente o efeito negativo na produção de aquênios.

O efeito da prole de vespas polinizadoras e não-polinizadoras deve ser interpretado separadamente. Cada vespa polinizadora desenvolve-se em uma galha no lugar de um aquênio; porém, ela própria, ao deixar o sicônio, leva o pólen, atuando na função masculina da planta. Desta forma, o efeito negativo na função feminina (produção de aquênios) corresponde a um aumento no sucesso da função masculina (dispersão de pólen). Nas não-polinizadoras, o efeito negativo na produção de aquênios não é contrabalanceado pelo favorecimento da função masculina da planta, o que torna o prejuízo para a planta mais evidente.

Apesar da evidência de diferença no nível de saturação das flores femininas, a relação negativa das vespas sobre o número de aquênios foi detectado em ambas as localidades. A relação negativa seria esperada apenas nos sicônios saturados (Londrina). Os sicônios não saturados (Campinas) teriam, potencialmente, flores femininas suficientes para o desenvolvimento das vespas, sem prejuízo para a produção de aquênios. Isto seria possível pela constatação de que as vespas são capazes de se desenvolverem em flores não polinizadas, induzindo suas próprias galhas (presente estudo; Bronstein 1991; Compton 1993; Cook & Power 1996; West *et al.* 1996).

A relação negativa, apesar da não saturação em Campinas, seria gerada pela oviposição preferencial das vespas em flores polinizadas, uma vez que estas podem ser um recurso alimentar de melhor qualidade para o desenvolvimento das larvas. Galil & Eisikowitch (1971) demonstraram que vespas polinizadoras sofriam maior mortalidade na fase de larva quando se desenvolviam em flores não polinizadas. Assim, o sucesso das

vespas não-polinizadoras e polinizadoras dependeria da capacidade de polinização (Herre & West 1997).

O desfavorecimento da oviposição nas camadas de ovários mais próximas à superfície externa pode ser uma pressão seletiva contra a alta fertilidade das vespas (ver Anstett *et al.* 1997). Este modelo seria uma alternativa ao mecanismo de aborto seletivo de sicônios com alta taxa de infestação por vespas, proposto inicialmente por Axelrod & Hamilton (1981).

4.5 - Relação das vespas não-polinizadoras com a prole das vespas polinizadoras

A densidade média de vespas polinizadoras e não-polinizadoras associada às amostras de Campinas e Londrina (Figura 5B e Tabela 4) mostra uma clara substituição na abundância entre estes grupos de vespas. Apesar da densidade total de vespas (polinizadoras + não-polinizadoras) ter sido semelhante nas duas localidades (1,3 vezes maior em Campinas), a densidade de polinizadores foi aproximadamente oito vezes maior em Campinas. Por outro lado, a densidade de não-polinizadores foi aproximadamente cinco vezes menor em Campinas. Entre as não-polinizadoras, *Idarnes* (grupos *carne* e *flavicollis*) foram as mais abundantes, principalmente em Londrina.

Os modelos de regressão múltipla aplicados explicaram 77 e 62% da variância do sistema para os conjuntos de árvores de Campinas e Londrina, respectivamente (Tabela 13). Nestes modelos, o efeito do tamanho do sicônio, da densidade de utilização das flores (número de aquênios + número de vespas por mL de sicônio) e do número de aquênios foram controlados estatisticamente e, assim, a influência do desenvolvimento das vespas não-polinizadoras sobre a prole das polinizadoras pôde ser avaliada. Da mesma forma que a produção de aquênios, o desenvolvimento de vespas polinizadoras foi muito influenciado pelo volume do sicônio e pela densidade de utilização das flores femininas (Tabela 13). Nas duas localidades, o número de não-polinizadoras (*Idarnes* e “restantes”) relacionou-se negativamente ao de polinizadoras (*Pegoscapus* sp.) desenvolvendo nos sicônios.

Tabela 13. Regressão múltipla entre o número de polinizadoras, *Pegoscapus* sp. (variável dependente) e as demais variáveis independentes (volume do sicônio - mL, densidade de utilização das flores femininas, número de aquênios, *Idarnes* e as não-polinizadoras restantes) para as safras agrupadas por cidade e analisadas individualmente. As safras identificadas por "L" referem-se a Londrina/PR e as identificadas por "C" referem-se a Campinas/SP. As safras são seguidas pelo número de sicônios amostrados (n), pela porcentagem de variância explicada por cada variável independente, pela inclinação padronizada entre o número de polinizadoras e as variáveis independentes e pela proporção múltipla de variância explicada pelo modelo (r^2 múltiplo). As variáveis excluídas dos modelos pelo método de "stepwise" são representadas por "e". *, 0,01 < p ≤ 0,05; **, 0,001 < p ≤ 0,01; ***, p ≤ 0,001.

Safras	n	% de variância explicada						Inclinação padronizada				r^2 múltiplo
		Volume	Densidade	Aquênio	<i>Idarnes</i>	Restantes	Aquênio	<i>Idarnes</i>	Restantes			
Campinas	236	26***	41***	5***	12***	0,2	-0,33	-0,38	-0,06	0,77***		
Londrina	205	25***	27***	10***	6***	3***	-0,88	-0,37	-0,20	0,62***		
L1	37	35***	49***	37***	38***	7**	-2,97	-1,22	-0,47	0,77***		
L2	22	e	e	19*	13	e	-0,44	0,34	e	0,18*		
L3	39	57***	79***	50***	41***	e	-1,41	-0,84	e	0,83***		
L4	11	38*	29*	19	e	16	-0,68	e	0,42	0,48		
L5	22	e	e	e	e	24*	e	e	0,44*	0,16*		
L6	31	13*	35**	15*	e	e	-0,76	e	e	0,22*		
L7	43	33***	51***	16***	e	e	-0,97	e	e	0,64***		
C1a	48	43***	56***	10***	27***	e	-0,42	-0,44	e	0,89***		
C1b	43	59***	72***	23***	5***	e	-0,81	-0,23	e	0,88***		
C2	45	25***	49***	11***	10***	e	-0,69	-0,34	e	0,85***		
C3	45	53***	63***	16***	16***	2**	-0,53	-0,43	-0,17	0,88***		
C4	55	48***	60***	31***	4***	3**	-0,96	-0,22	-0,18	0,82***		

As análises de regressão múltipla para as safras individuais variaram bastante, mas, de modo geral, seguiram o padrão observado para os dados agrupados por localidade. A proporção de variância explicada pelos modelos variou de 0,16 a 0,83 nas safras de Londrina e de 0,82 a 0,89 nas safras de Campinas (Tabela 13). Os modelos foram considerados adequados, pois apenas três safras das 12 analisadas apresentaram menos de 0,4 de proporção de variância explicada. As relações significativas de polinizadoras e *Idarnes* sempre foram negativas (Tabela 14). De forma semelhante, das quatro safras que apresentaram relação significativa entre as polinizadoras e a categoria “restantes”, três foram negativas. Das 12 safras analisadas, dez apresentaram relação positiva significativa de número de polinizadoras e volume do sicônio e densidade de utilização de flores femininas.

Tabela 14. Número de safras para as quais as relações entre número de polinizadoras, *Pegoscapus* sp. (variável dependente) e as demais variáveis independentes foram negativas, positivas, significativas ($p \leq 0,05$), não significativas (n.s.) ou foram excluídas do modelo pelo método de “stepwise”. Volume do sicônio expresso em mL e densidade de utilização das flores femininas em número de aquênios + vespas por mL de sicônio.

Variáveis	Negativa significativa	Negativa n.s.	Positiva significativa	Positiva n.s.	Excluído
Aquênio	10	1	0	0	1
<i>Idarnes</i>	7	0	0	1	4
Restantes	3	0	1	1	7
Volume	0	0	10	0	2
Densidade	0	0	10	0	2

A relação negativa detectada entre número de polinizadores e não-polinizadores pode ser resultante da ocupação preferencial da camada de ovários mais próxima ao lúmen do sicônio (item 4.2). Desta forma, é possível que o número de flores disponíveis para oviposição seja restrito, independentemente da disponibilidade de ovários nas porções mais próximas à superfície externa do sicônio.

As covariáveis que interferem nas análises, como discutido no item anterior (item 4.4), aplicam-se igualmente aqui. A relação negativa entre vespas polinizadoras e não-polinizadoras parece ser freqüente nas espécies de *Ficus*, o que pode ser encontrado em espécies monóicas de *Ficus* (Tabela 12B) do novo e velho mundo (Kerdelhué & Rasplus 1996; West & Herre 1994; West *et al.* 1996).

Alguns estudos não detectaram esta relação, encontrando inclusive correlação positiva entre os dois grupos de vespas (Bronstein 1991; Cook & Power 1996). Da mesma forma que alguns estudos de efeito das vespas sobre a produção de aquênios, isto pode ter ocorrido por falta de controle adequado de covariáveis (Tabela 12B).

O efeito negativo das vespas não-polinizadoras sobre a prole das polinizadoras sugere que estas vespas seriam cleptoparasitas, parasitóides ou competidoras das últimas. Não há evidências que elas sejam parasitóides, alimentando-se diretamente das larvas das polinizadoras. Todas as espécies não-polinizadoras apresentam tamanho semelhante ou maior que as polinizadoras na fase adulta, o que dificilmente ocorreria se elas fossem parasitóides. As espécies de *Idarnes* (grupos *carne* e *flavicollis*) são capazes de se desenvolver em sicônios na ausência da espécie polinizadora (Tabela 6; Bronstein 1991; West *et al.* 1996), indicando que elas não são parasitóides, pelo menos obrigatórios, da polinizadora. As espécies incluídas na categoria “restantes” pertencentes à família Agaonidae (*Aepocerus* spp., *Heterandrium* sp. e *Idarnes* sp7) são consideradas fitófagas (Machado *et al.* 1996; West *et al.* 1996), enquanto as representantes de Eurytomidae e Torymidae (*Eurytoma* spp., *Physothorax* spp. e *Torymus* sp.) são possivelmente parasitóides (Costa Lima 1962; West *et al.* 1996). West *et al.* (1996) apontam *Physothorax* como parasitóides de *Aepocerus*, uma vez que estes se desenvolvem em galhas morfológicamente semelhantes e normalmente coocorrem em um mesmo sicônio. Para as espécies de *Eurytoma* e *Torymus* sp. não é conhecida a relação de possíveis hospedeiros. Porém, devido ao seus tamanhos (igual ou maior que as polinizadoras e *Idarnes*), eles podem ser parasitóides de *Heterandrium*, *Idarnes* sp7 ou mesmo *Aepocerus*, que são de tamanho um pouco maior. Estudos de associação de espécies se desenvolvendo em um mesmo sicônio e de morfologia de galhas seriam de grande importância para elucidar estas relações de parasitóides/hospedeiros.

Considerando as evidências que indicam a associação de espécies fitófagas não-polinizadoras e parasitóides, a prole de polinizadoras sofreria apenas efeito do

desenvolvimento das espécies fitófagas não-polinizadoras. O desenvolvimento posterior das espécies parasitóides afetaria assim apenas a prole de suas hospedeiras, tornando as análises restritas ao efeito das espécies fitófagas sobre a prole de polinizadores. Estas informações são suficientes para entender a relação de forma mais geral. A interpretação mais detalhada depende de um completo conhecimento da biologia destas vespas, como por exemplo saber se as não-polinizadoras são fitófagas primárias (induzem suas próprias galhas) ou se elas necessitam ovipositar em galhas iniciadas por polinizadoras, atuando como cleptoparasitas (Abdurahiman & Joseph 1978a, 1978b; Joseph 1984).

A constatação de especificidade ou preferência (Bronstein 1991; Compton *et al.* 1991; Gordh 1975; Ramírez 1988) e a congruência das filogenias entre espécies não-polinizadoras e suas plantas hospedeiras (Machado *et al.* 1996) sugerem que a associação apresenta uma história evolutiva em comum. A questão é entender como esta associação se mantém aparentemente com grande sucesso das espécies não-polinizadoras, uma vez que o papel delas no mutualismo parece ser negativo. O conjunto de adaptações e estratégias de vida experimentado pelas vespas parece ser a resposta (West & Herre 1994; West *et al.* 1996).

As não-polinizadoras, de modo geral, utilizam a mesma camada de ovários (item 4.2 e referências nele contido) e se orientam possivelmente pelos mesmos atrativos químicos que as polinizadoras (Bronstein 1991; Ware & Compton 1994c). Desta forma, as adaptações da planta que excluem as não-polinizadoras também excluirão as polinizadoras (West & Herre 1994). A independência no desenvolvimento das não-polinizadoras em relação à polinizadora é outra característica importante para o sucesso. É conhecida a capacidade destas em se desenvolver na ausência das polinizadoras e de machos de *Aepocerus* construírem o orifício de saída do sicônio (West *et al.* 1996). Além disso, a maior longevidade e a capacidade de alimentação (pelo menos em laboratório) das não-polinizadoras (item 4.1.3; Compton *et al.* 1994) podem facilitar a localização de árvores com sicônios em fase adequada para oviposição.

Bronstein (1991) levantou a hipótese da ausência de impacto sobre o mutualismo como uma explicação para o sucesso das não-polinizadoras. Os dados aqui apresentados não apóiam inicialmente esta hipótese, pois foi detectado efeito negativo sobre as funções masculina e feminina nos indivíduos de *F. eximia*. Porém, estas análises se restringiram aos parâmetros brutos de produtividade da planta (produção de aquênios e vespas

polinizadoras) antes da dispersão. Se o sucesso for baixo após a dispersão dos aquênios e do pólen, as relações negativas detectadas aqui podem não ser mantidas. Herre (1989) estimou, em 12 espécies de *Ficus* do novo mundo, que, em média, uma entre 120 vespas coloniza um sicônio receptivo. Esta grande diferença entre o número de vespas que emerge de um sicônio e o número que poliniza outro não possibilita concluir se o efeito negativo detectado tem, de fato, efeito no sucesso final da planta.

Este trabalho detectou, para uma espécie de *Ficus*, relações negativas dos componentes que caracterizam, em primeira análise, o sucesso reprodutivo da interação *Ficus*/vespas. Porém, faz-se necessário o conhecimento mais detalhado da biologia e das estratégias de vida das diferentes espécies de vespas, além de metodologias que abranjam análises dos componentes em um nível maior, após a dispersão dos aquênios e das vespas. Assim, será possível analisar as relações de custo e benefício deste mutualismo.

5 - CONCLUSÕES GERAIS

1. A participação das espécies polinizadora e não-polinizadoras na composição da fauna associada a *F. eximia* foi diferente nas duas localidades estudadas, sendo as polinizadoras mais abundantes relativamente em Campinas;
2. Os padrões de utilização das flores femininas para a produção de aquênios e de vespas sugerem uma situação de saturação em Londrina e de não saturação em Campinas;
3. Os ovários mais próximos ao lúmen do sicônio são utilizados preferencialmente para o desenvolvimento das vespas enquanto que os mais próximos à superfície externa produzem os aquênios;
4. Ocorre efeito negativo do desenvolvimento da prole de vespas sobre a produção de aquênios, apesar da separação espacial onde eles são produzidos;
5. Todas as espécies de vespas utilizam a mesma porção de ovários de flores femininas para desenvolverem suas proles;
6. Ocorre efeito negativo do desenvolvimento da prole de vespas não-polinizadoras sobre a prole de vespas polinizadoras.

6 - RESUMO

O gênero *Ficus* é associado a vespas polinizadoras e não-polinizadoras que utilizam a inflorescência da planta para ovipositarem nos ovários das flores femininas e desenvolverem suas proles. Deste modo, cada vespa se desenvolve em uma flor feminina no lugar do fruto. Sicônios de *Ficus eximia* coletados em Campinas e Londrina foram utilizados para analisar: o sistema de interações de *Ficus eximia* e vespas; o padrão de utilização das flores femininas do sicônio para a produção de aquênios e de vespas; o efeito das vespas (polinizadoras e não-polinizadoras) sobre a produção de aquênios; e o efeito das vespas não-polinizadoras sobre a prole das vespas polinizadoras. Para a análise da relação do desenvolvimento das vespas sobre a produção de aquênios e do desenvolvimento das não-polinizadoras sobre as polinizadoras foi considerado o efeito de covariáveis (tamanho do sicônio e densidade de flores femininas utilizadas) que confundem as interpretações das interrelações. *Ficus eximia* é polinizado por uma única espécie de vespa, *Pegoscapus* sp., e associado a outras 14 espécies de vespas não-polinizadoras. As vespas polinizadoras e não-polinizadoras depositam seus ovos preferencialmente nos ovários mais próximos ao lúmen do sicônio, possivelmente como resultado da seleção por locais menos limitados espacialmente e/ou mais acessíveis para o acasalamento da prole. A discriminação por locais de oviposição garante a produção de aquênios nos ovários mais próximos à superfície externa do sicônio. Apesar da separação espacial, um efeito negativo do desenvolvimento da prole de vespas na produção de aquênios foi detectado, sugerindo que ocorra oviposição nos ovários mais próximos à superfície externa do sicônio em situações de maior ocupação pelas vespas. Uma relação negativa entre o desenvolvimento da prole de não-polinizadoras e a prole de polinizadoras foi também detectado, indicando uma possível competição por ovários entre estes dois grupos de vespas ou que algumas das vespas não-polinizadoras são cleptoparasitas.

8 - LITERATURA CITADA

- Abdurahiman, U.C. (1980). Observations on the oviposition behaviour in *Philotrypesis pilosa* Mayr (Torymidae: Hymenoptera). *Proc. Symp. Environ. Biol. Trivandrum*. pp. 146-150.
- Abdurahiman, U.C.; Joseph, K.J. (1978a). Biology and behaviour of *Apocrypta bakeri* Joseph (Torymidae), cleptoparasite of *Ceratosolen marchali* Mayr (Agaonidae). *Entomon* **3**: 31-36.
- Abdurahiman, U.C.; Joseph, K.J. (1978b). Cleptoparasitism of the fig wasps (Torymidae: Chalcidoidea) in *Ficus hispida* L. *Entomon* **3**: 181-186.
- Abdurahiman, U.C.; Joseph, K.J. (1979). Observations on the oviposition behaviour in *Apocrypta bakeri* Joseph (Torymidae: Hymenoptera). *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* **76**: 219-223.
- Addicott, J.F. (1986). Variation in the costs and benefits of mutualism: the interaction between *Yuccas* and *Yuccas* moths (*Tegeticula yuccasella*). *Oecologia* **70**: 486-494.
- Ambwani, K. (1991). Leaf impressions belonging to the tertiary age of northeast India. *Phytomorphology* **41**: 139-146.
- Anstett, M.C.; Michaloud, G.; Kjellberg, F. (1995). Critical population size for fig/wasp mutualism in a seasonal environment: Effect and evolution of the duration of female receptivity. *Oecologia* **103**: 453-461.
- Anstett, M.C.; Kjellberg, F.; Bronstein, J.L. (1996). Waiting for wasps: Consequences for the pollination dynamics of *Ficus pertusa* L. *J. Biogeogr.* **23**: 459-466.
- Anstett, M.C.; Hossaert-Mckey, M.; Kjellberg, F. (1997). Figs and fig pollinators: evolutionary conflicts in a coevolved mutualism. *Trends Ecol. Evol.* **12**: 94-99.
- Argel de Oliveira, M.M.; Figueiredo, R.A. (1996). Birds visiting an isolated fig-tree in open landscape, Espirito Santo, Brazil. *Iheringia Ser. Zool.* **80**: 127-134.
- Axelrold, R.; Hamilton, W.D. (1981). The evolution of cooperation. *Science* **211**: 1390-1396.
- Baker, M.G. (1961). *Ficus* and Blastophaga. *Evolution* **15**: 378-379.
- Berg, C.C. (1989). Classification and distribution of *Ficus*. *Experientia* **45**: 605-611.
- Berg, C.C. (1990). Reproduction and evolution in *Ficus* (Moraceae): traits connected with the adequate rearing of pollinators. *Mem. N. Y. Bot. Gard.* **55**: 169-185.

- Boucek, Z. (1988). *Australasian Chalcidoidea*. CAB International, Wallingford, UK.
- Boucek, Z. (1993). The genera of chalcidoid wasps from *Ficus* fruit in the New World. *J. Nat. Hist.* **27**: 173-217.
- Bronstein, J.L. (1987). Maintenance of species-specificity in a Neotropical fig-pollinator wasp mutualism. *Oikos* **48**: 39-46.
- Bronstein, J.L. (1988). Mutualism, antagonism, and the fig-pollinator interaction. *Ecology* **69**: 1298-1302.
- Bronstein, J.L. (1989). A mutualism at the edge of its range. *Experientia* **45**: 622-639.
- Bronstein, J.L. (1991). The nonpollinating wasp fauna of *Ficus pertusa*: Exploitation of a mutualism? *Oikos* **61**: 175-186.
- Bronstein, J.L. (1992). *Seed predator as mutualists: Ecology and evolution of the fig pollinator interaction*. pp. 1-43. *in*: Bernays, E., ed. *Insect-Plant Interaction*, vol. IV. CRC Press, Boca Raton.
- Bronstein, J.L.; Patel, A. (1992). Causes and consequences of within-tree phenological patterns in the Florida strangling fig, *Ficus aurea* (Moraceae). *Am. J. Bot.* **79**: 41-48.
- Bronstein, J.L.; Hossaert McKey, M. (1995). Hurricane Andrew and a Florida fig pollination mutualism: Resilience of an obligate interaction. *Biotropica* **27**: 373-381.
- Bronstein, J.L.; Hossaert McKey, M. (1996). Variation in reproductive success within a subtropical fig/pollinator mutualism. *J. Biogeogr.* **23**: 433-446.
- Bronstein, J.L.; Gouyon, P.H.; Gliddon, C.; Kjellberg, F.; Michaloud, G. (1990). The ecological consequences of flowering asynchrony in monoecious figs: A simulation study. *Ecology* **71**: 2145-2156.
- Brues, C.T. (1910). The parasitic Hymenoptera of the Tertiary of Florissant Colorado. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.* **54**: 3-125.
- Bull, J.J.; Rice, W.R. (1991). Distinguishing mechanism for the evolution of cooperation. *J. Theor. Biol.* **149**: 63-74.
- Carauta, J.P.P. (1989). *Ficus* (Moraceae) no Brasil: conservação e taxonomia. *Albertoia* **2**: 1-365.
- Coates Estrada, R.; Estrada, A. (1986). Fruiting and frugivores at a strangler fig in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *J. Trop. Ecol.* **2**: 349-358.
- Compton, S.G. (1993). One way to be a fig. *Afr. Entomol.* **1**: 151-158.

- Cronquist, A. (1981). *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press, New York.
- DeWolf Jr, G.P. (1960). *Ficus* (Tourn.) L. in: Woodson Jr, R.E.; R.W. Schery, eds. *Flora of Panama. Ann. Mo. Bot. Gard.* **47**: 146-165.
- Ellison, A.M. (1993). *Exploratory data analysis and graphic display*. pp. 14-45. in: Scheiner, S.M.; J. Gurevitch, eds. *Design and analysis of ecological experiments*. Chapman & Hall, New York.
- Figueiredo, R.A.D. (1993). Ingestion of *Ficus enormis* seeds by howler monkeys (*Alouatta fusca*) in Brazil: Effects on seed germination. *J. Trop. Ecol.* **9**: 541-543.
- Figueiredo, R.A.; Sazima, M. (1997). Phenology and pollination ecology of three Brazilian fig species (Moraceae). *Bot. Acta* **110**: 73-78.
- Figueiredo, R.A.D.; Motta-Junior, J.C.; Vasconcellos, L.A.D.S. (1995). Pollination, seed dispersal, seed germination and establishment of seedlings of *Ficus microcarpa*, Moraceae, in southeastern Brazil. *Rev. Bras. Biol.* **55**: 233-239.
- Frank, S.A. (1984). The behavior and morphology of the fig wasps *Pegoscapus assuetus* and *P. jimenezii*: descriptions and suggested behavioral characters for phylogenetic studies. *Psyche* **91**: 289-308.
- Galil, J. (1977). Fig biology. *Endeavour* **1**: 52-56.
- Galil, J.; Eisikowitch, D. (1968a). On the pollination ecology of *Ficus sycomorus* in East Africa. *Ecology* **49**: 259-269.
- Galil, J.; Eisikowitch, D. (1968b). Flowering cycles and fruit types of *Ficus sycomorus* in Israel. *New Phytol.* **67**: 745-758.
- Galil, J.; Eisikowitch, D. (1969). Note on pollen transport, pollination and protection of ovaries in *Ficus sycomorus*. *New Phytol.* **68**: 1243-1244.
- Galil, J.; Eisikowitch, D. (1971). Studies on mutualistic symbiosis between syconia and sycophilous wasps in monoecious figs. *New Phytol.* **70**: 773-787.
- Galil, J.; Meiri, L. (1981). Number and structure of anthers in fig syconia in relation to behaviour of the pollen vectors. *New Phytol.* **88**: 83-87.
- Galil, J.; Snitzer Pasternak, Y. (1970). Pollination in *Ficus religiosa* L. as connected with the structure and mode of action of the pollen pockets of *Blastophaga quadraticeps* Mayr. *New Phytol.* **69**: 775-784.

- Garcia, M.A. (1991). *Ecologia nutricional de parasitóides e predadores terrestres*. pp. 289-311. in: Panizzi, A.R.; J.R.P. Parra, eds. *Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas*. Manole/CNPq. São Paulo.
- Gibernau, M.; Hossaert-McKey, M.; Anstett, M.C.; Kjellberg, F. (1996). Consequences of protecting flowers in a fig: A one-way trip for pollinators? *J. Biogeogr.* **23**: 425-432.
- Giblin-Davis, R.M.; Center, B.J.; Nadel, H.; Frank, J.H.; Ramírez B, W. (1995). Nematodes associated with fig wasps, *Pegoscapus* spp. (Agaonidae), and syconida of native Floridian figs (*Ficus* spp.). *J. Nematol.* **27**: 1-14.
- Gordh, G. (1975). The comparative external morphology and systematics of the neotropical parasitic fig wasp genus *Idarnes* (Hymenoptera: Torymidae). *Univ. Kans. Sci. Bull.* **50**: 389-455.
- Hamilton, W.D. (1979). *Wingless and fighting males in fig wasps and other insects*. pp. 167-220. in: Blum, M.S.; N.A. Blum, eds. *Sexual selection and reproductive competition in insects*. Academic Press, London.
- Herre, E.A. (1989). Coevolution of reproductive characteristic in 12 species of New World fig and their pollinator wasps. *Experientia* **45**: 637-647.
- Herre, E.A. (1993). Population structure and the evolution of virulence in nematode parasites of fig wasps. *Science* **259**: 1442-1445.
- Herre, E.A. (1995). Factors affecting the evolution of virulence: nematode parasites of fig wasps as a case study. *Parasitology* **111**: S179-S191.
- Herre, E.A.; West, S.A. (1997). Conflict of interest in a mutualism: documenting the elusive fig wasp-seed trade-off. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **264**: 1501-1507.
- Herre, E.A.; Machado, C.A.; Bermingham, E.; Nason, J.D.; Windsor, D.M.; McCafferty, S.S.; Van-Houten, W.; Bachmann, K. (1996). Molecular phylogenies of figs and their pollinator wasps. *J. Biogeogr.* **23**: 521-530.
- Hill, D.S. (1967). Figs (*Ficus* spp) and fig-wasps (Chalcidoidea). *J. Nat. Hist.* **1**: 413-434.
- Hill, D.S. (1971). Wasps and figs. *New Sci. Sci. J. ?*: 144-146.
- Ho, C.C. (1994). A new genus and two new species of Tarsonemidae from *Ficus* spp. (Acari: Heterostigmae). *Int. J. Acarol.* **20**: 189-197.
- Horn, M.H. (1997). Evidence for dispersal of fig seeds by the fruit-eating characid fish *Brycon guatemalensis* Regan in a Costa Rican tropical rain forest. *Oecologia* **109**: 259-264.

- Horn, S.P.; Ramirez B., W. (1990). On the occurrence of *Ficus* pollen in Neotropical Quaternary sediments. *Palinology*. **14**: 3-16.
- Hossaert Mckey, M.; Gibernau, M.; Frey, J.E. (1994). Chemosensory attraction of fig wasps to substances produced by receptive figs. *Entomol. Exp. Appl.* **70**: 185-191.
- Janzen, D.H. (1978). A bat-generated fig seed shadow in rain forest. *Biotropica* **10**: 121.
- Janzen, D.H. (1979a). How to be a fig. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **10**: 13-51.
- Janzen, D.H. (1979b). How many babies do figs pay for babies? *Biotropica* **11**: 48-50.
- Janzen, D. (1980). When is it coevolution? *Evolution* **34**: 611-612.
- Joseph, K.J. (1984). The reproductive strategies in fig wasps (Chacidoidea: Hymenoptera) - a review. *Proc. Indian Nat. Sci. Acad Part B Biol. Sci.* **50**: 449-460.
- Kathuria, P.; Ganeshiah, K.N.; Shaanker, R.U.; Vasudeva, R. (1995). Is there dimorphism for style lengths in monoecious figs? *Curr. Sci. (Bangalore)* **68**: 1047-1050.
- Kaufmann, S.; McKey, D.B.; Hossaert-Mckey, M.; Horvitz, C.C. (1991). Adaptations for a two-phase seed dispersal system involving vertebrates and ants in a hemiepiphytic fig (*Ficus microcarpa*: Moraceae). *Am. J. Bot.* **78**: 971-977.
- Kerdelhué, C.; Rasplus, J.Y. (1996). Non-pollinating Afrotropical fig wasps affect the fig-pollinator mutualism in *Ficus* within the subgenus *Sycomorus*. *Oikos* **75**: 3-14.
- Kerdelhué, C.; Hochberg, M.E.; Rasplus, J.Y. (1997). Active pollination of *Ficus sur* by two sympatric fig wasp species in West Africa. *Biotropica* **29**: 69-75.
- Khadari, B.; Gibernau, M.; Anstett, M.C.; Kjellberg, F.; Hossaert-Mckey, M. (1995). When figs wait for pollinators: The length of fig receptivity. *Am. J. Bot.* **82**: 992-999.
- Kjellberg, F.; Doumesche, B.; Bronstein, J.L. (1988). Longevity of a fig wasp (*Blastophaga psenes*). *Proc. K. Ned. Akad. Wet. Ser. C Biol. Med. Sci.* **91**: 117-122.
- Kleinbaum, D.G.; Kupper, L.L.; Muller, K.E. (1988). *Applied regression analysis and their multivariate methods*. Pws-Kent Publishing Company, Boston.
- Laman, T.G. (1996). *Ficus* seed shadows in a Bornean rain forest. *Oecologia* **107**: 347-355.
- Lambert, F. (1989). Fig-eating by birds in a Malaysian lowland rain forest. *J. Trop. Ecol.* **5**: 401-412.
- Lambert, F. (1991). The conservation of fig-eating birds in Malaysia. *Biol. Conserv.* **58**: 31-40.
- Lambert, F.R.; Marshall, A.G. (1991). Keystone characteristics of bird-dispersed *Ficus* in a Malaysian lowland rain forest. *J. Ecol.* **79**: 793-809.

- Machado, C.A.; Herre, E.A.; McCafferty, S.; Bermingham, E. (1996). Molecular phylogenies of fig pollinating and non-pollinating wasps and the implications for the origin and evolution of the fig-fig wasp mutualism. *J. Biogeogr.* **23**: 531-542.
- Martin, G.C.; Owen, A.M.; Way, J.I. (1973). Nematodes, figs and wasps. *J. Nematol.* **5**: 77-78.
- McGrill, R.; Tukey, J.W.; Larsen, W.A. (1978). Variations of box plots. *Am. Stat.* **32**: 12-16.
- Michailides, T.J.; Morgan, D.P. (1994). Dynamics of *Blastophaga psenes*, availability of caprifigs, and fig endosepsis caused by *Fusarium moliniforme*. *Phytopathology* **84**: 1244-1263.
- Michaloud, G.; Michaloud-Peiletier, S.; Wiebes, J.T.; Berg, C.C. (1985). The co-occurrence of 2 pollinating species of fig wasp and 1 species of fig. *Proc. K. Ned. Akad. Wet. Ser. C Biol. Med. Sci.* **88**: 93-120.
- Milton, K. (1991). Leaf change and fruit production in six neotropical Moraceae species. *J. Ecol.* **79**: 1-26.
- Milton, K.; Windsor, D.M.; Morrison, D.W.; Estribi, M.A. (1982). Fruiting phenologies of two neotropical *Ficus* species. *Ecology* **63**: 752-762.
- Moll, D.; Jansen, K.P. (1995). Evidence for a role in seed dispersal by two tropical herbivorous turtles. *Biotropica* **27**: 121-127.
- Muller, M.F.; Reis, N.R. (1992). Partição de recursos alimentares entre quatro espécies de morcegos frugívoros (Chiroptera, Phyllostomidae). *Rev. Bras. Zool.* **9**: 345-355.
- Murray, M.G. (1985). Figs (*Ficus* spp.) and fig wasps (Chalcidoidea, Agaonidae): Hypotheses for an ancient symbiosis. *Biol. J. Linn. Soc.* **26**: 69-82.
- Nadel, H.; Frank, J.H.; Knight, R.J., Jr. (1992). Escapees and accomplices: The naturalization of exotic *Ficus* and their associated faunas in Florida. *Fla Entomol.* **75**: 29-38.
- Nason, J.D.; Herre, E.A.; Hamrick, J.L. (1996). Paternity analysis of the breeding structure of strangler fig populations: Evidence for substantial long-distance wasp dispersal. *J. Biogeogr.* **23**: 501-512.
- Neeman, G.; Galil, J. (1978). Seed set in the "male syconia" of common fig *Ficus carica* L. (caprificus). *New Phytol.* **81**: 375-380.

- Nefdt, R.J.C.; Compton, S.G. (1996). Regulation of seed and pollinator production in the fig-fig wasp mutualism. *J. Anim. Ecol.* **65**: 170-182.
- Patel, A. (1997). Phenological patterns of *Ficus* in relation to other forest trees in southern India. *J. Trop. Ecol.* **13**: 681-695.
- Pellmyr, O. (1989). The cost of mutualism: interactions between *Trochilium eropaeus* and its pollinating parasites. *Oecologia* **78**: 53-59.
- Pereira, R.A.S.; Rodrigues, E.; Menezes Jr, A.O. (1995). Fenologia de *Ficus guaranitica* Chodat & Vischer. *Semina: Ci. Agr.* **16**: 129-135.
- Poinar, G.O. (1993). Insects in amber. *Annu. Rev. Entomol.* **46**: 145-159.
- Ramírez B.,W. (1969). Fig wasps: mechanism of pollen transfer. *Science* **163**: 580-581.
- Ramírez B.,W. (1970a). Host specificity of fig wasps (Agaonidae). *Evolution* **24**: 680-691.
- Ramírez B, W. (1970b). Taxonomic and biological studies of Neotropical fig wasp (Hymenoptera: Agaonidae). *Univ. Kans. Sci. Bull.* **49**: 1-44.
- Ramírez B.,W. (1974). Coevolution of *Ficus* and Agaonidae. *Ann. Mo. Bot. Gard.* **61**: 770-780.
- Ramírez B, W. (1976). Evolution of blastophagy. *Brenesia* **9**: 1-13.
- Ramírez B, W. (1988). Parasitic relationships among chalcidoid fig-wasp and the syconia of *Ficus* (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Advances in Parasitic Hymenoptera Research ?*: 345-350.
- Ramírez B, W. (1994). Hybridization of *Ficus religiosa* with *F. septica* and *F. aurea* (Moraceae). *Rev. Biol. Trop.* **42**: 339-342.
- Rixford, G.P. (1912). Fructification of the fig by *Blastophaga*. *J. Econ. Entomol.* **5**: 349-355.
- Roberts, J.T.; Heithaus, E.R. (1986). Ants rearrange the vertebrate-generated seed shadow of a neotropical fig tree (*Ficus hondurensis*). *Ecology* **67**: 1046-1051.
- Senna, P.L. (1993). A figueira-vermelha, *Ficus clusifolia* Schott (Moraceae), e sua importancia na alimentacao da avifauna e na consevacao da natureza. *Albertoa* **3**: 153-164.
- Sokal, R.R.; Rohlf, F.J. (1995). *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*, 3rd ed. W. H. Freeman and Company, New York.

- Souza Stevaux, M.C.D.; Negrelle, R.R.B.; Citadini-Zanette, V. (1994). Seed dispersal by the fish *Pterodoras granulosus* in the Parana River Basin, Brazil. *J. Trop. Ecol.* **10**: 621-626.
- Teofrasto. (370-287 B.C.). *Enquiry into plants and minor works on odours and weather signs*. Translated by A. F. Hort, Harvard University Press, Cambridge.
- Thompson, J.N. (1989). Concepts of coevolution. *Trends Ecol. Evol.* **4**: 179-183.
- van Noort, S.; Ware, A.B.; Compton, S.G. (1989). Pollinator-specific volatile attractants released from the figs of *Ficus burtt-davyi*. *South Afr. J. Sci.* **85**: 323-324.
- Verkerke, W. (1987). Synconial anatomy of *Ficus asperifolia* (Moraceae), a gynodioecious tropical fig. *Proc. K. Ned. Akad. Wet. Ser. C Biol. Med. Sci.* **90**: 461-492.
- Verkerke, W. (1988). Sycone morphology and its influence on the flower structure of *Ficus sur* (Moraceae). *Proc. K. Ned. Akad. Wet. Ser. C Biol. Med. Sci.* **91**: 319-344.
- Verkerke, W. (1989). Structure and function of the fig. *Experientia* **45**: 612-622.
- Vovlas, N.; Inserra, R.N.; Greco, N. (1992). *Schistonchus caprifici* parasitizing caprifig (*Ficus carica sylvestris*) florets and the relationship with its fig wasp (*Blastophaga psenes*) vector. *Nematologica* **38**: 215-226.
- Ware, A.B.; Compton, S.G. (1992). Breakdown of pollinator specificity in an African fig tree. *Biotropica* **24**: 544-549.
- Ware, A.B.; Compton, S.G. (1994a). Dispersal of adult female fig wasps: 1. Arrivals and departures. *Entomol. Exp. Appl.* **73**: 221-229.
- Ware, A.B.; Compton, S.G. (1994b). Dispersal of adult female fig wasps: 2. Movements between trees. *Entomol. Exp. Appl.* **73**: 231-238.
- Ware, A.B.; Compton, S.G. (1994c). Responses of fig wasps to host plant volatile cues. *J. Chem. Ecol.* **20**: 785-802.
- Ware, A.B.; Kaye, P.T.; Compton, S.G.; Van-Noort, S. (1993). Fig volatiles: Their role in attracting pollinators and maintaining pollinator specificity. *Plant Syst. Evol.* **186**: 147-156.
- Werren, J.H.G. (1987). Labile sex ratios in wasp and bees. *Bioscience* **37**: 498-506.
- West, S.A.; Herre, E.A. (1994). The ecology of the New World fig-parasitizing wasps *Idarnes* and implications for the evolution of the fig-pollinator mutualism. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **258**: 67-72.

- West, S.A.; Herre, E.A.; Windsor, D.M.; Green, P.R.S. (1996). The ecology and evolution of the New World non-pollinating fig wasp communities. *J. Biogeogr.* **23**: 447-458.
- Wiebes, J.T. (1979). Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **10**: 1-12.
- Wiebes, J.T. (1995). *The New World Agaoninae (pollinators of figs)*. Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Amsterdam.
- Wilkinson, L.; Hill, M.; Miceli, S.; Birkenbeuel, G.; Vang, E. (1992). *SYSTAT for Windows: Graphics*, version 5 ed. SYSTAT, Inc., Evanston.
- Windsor, D.M.; Morrison, D.W.; Estribi, M.A.; De-Leon, B. (1989). Phenology of fruit and leaf production by "strangler" figs on Barro Colorado Island, Panama. *Experientia* **45**: 647-653.
- Yokoyama, J. (1995). *Insect-plant coevolution and speciation*. pp. 115-130. in: Arai, R.; M. Kato; Y. Doi, eds. Biodiversity and evolution. National Science Museum Foundation, Tokyo.
- Zar, J.H. (1996). *Biostatistical analysis*, 3rd ed. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.