

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS



ALCIONE VENDRAMIN

“Caracterização do desenvolvimento e comportamento reprodutivo do parasitóide *Muscidifurax* sp. (Hymenoptera: Pteromalidae) utilizando como hospedeiro pupas de *Chrysomya putoria* (Wiedemann, 1830) (Diptera: Calliphoridae).”

Este exemplar correspondendo à redação final da tese defendida pelo(a) candidato(a) Alcione Vendramin é aprovada pela Comissão Julgadora 26/05/01 Angelo Pires do Prado

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, SP, para obtenção do título de Mestre em Parasitologia.

Orientador: Prof. Dr. Angelo Pires do Prado

Campinas – SP
2001

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE



2001/05/26

UNIDADE BC
 L. CHAMADA: TV UNICAMP
V553C
 V. 44484 Ex. 16.392.101
 TOMBO BC/
 PROC. 16.392.101
 C ☐ D ☒
 PREÇO R\$ 11,00
 DATA 16/05/02
 N.º CPD

CM-00155201-3

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
 BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP**

Vendramin, Alcione

V553c

Caracterização do desenvolvimento e comportamento reprodutivo do parasitóide *Muscidifurax* sp. (Hymenoptera: Pteromalidae) utilizando como hospedeiro pupas de *Chrysomya putoria* (Wiedemann, 1830)(Diptera: Calliphoridae) Alcione Vendramin. - Campinas-SP. [s.n.], 2000.
 89f. illus.

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

1. Desenvolvimento. 2. *Chrysomya putoria*. 3. Razão sexual. I. Prado, Angelo Pires do. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título

Campinas, 26 de janeiro de 2001

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Angelo Pires do Prado Angelo Pires do Prado

Prof. Dr. Newton Goulart Madeira Newton Goulart Madeira

Prof. Dr. Valmir Antonio Costa _____

Prof. Dr. Carlos Fernando Salgueirosa Andrade _____

Profa. Dra. Marlene Tiduko Ueta Marlene Tiduko Ueta

Dedico:

Aos meus Pais, Bladimir e Dilma

Meus irmãos, Cássia e Emanuel

Meu amor, Rodrigo

*Com os quais muito tenho aprendido, por serem
incansáveis no exemplo de amor e compreensão.*

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Angelo Pires do Prado pela dedicação na orientação deste trabalho e, pela inegável consideração e respeito ao individualismo de cada um;

Ao Prof. Dr. Newton Goulart Madeira, Unesp - Campus de Botucatu, por me ensinar desde os tempos de graduação, sempre com a mesma disposição e alegria, engrandecendo meus conhecimentos na área de Parasitologia.

Aos Professores do Curso de Pós Graduação, especialmente aos que participaram da banca do exame de qualificação, Prof^a. Dr^a. Marlene Tiduko Ueta, Prof. Dr. Odair Ribeiro e Prof. Dr Nelson Cordeiro, Departamento de Parasitologia - UNICAMP, que contribuíram na minha formação acadêmica, dividindo seus conhecimentos práticos e científicos.

Aos Professores participantes da Pré-banca, Profs Drs: Newton, Nelson, Marlene (Unicamp), Valmir Antonio da Costa (Instituto Biológico) e Fernando Saragosa (Departamento de Zoologia, Unicamp), pelas sugestões e análise prévia do texto;

As Prof^{as}. Dr^{as}., Liciane e Lígia, Departamento de Bioestatística da Universidade Estadual Paulista - UNESP - Botucatu, por contribuírem em momentos difíceis, sempre com tanto carinho, e disposição, mesmo eu estando à distância.

Aos proprietários da Granja Piva por permitirem a realização das coletas em suas instalações.

A amiga Edna Bezerra (Bioestatística -Unicamp) por me ajudar com a análise dos resultados.

Ao amigo e funcionário Daniel, pela valiosa contribuição na parte prática deste estudo, pelos conselhos, enfim, por esta amizade que construímos dia à dia; Obrigadu!

A amiga Patrícia J. Thyssen, por me servir de exemplo em muitos momentos, minha sincera admiração!

Ao amigo Rodriguinho (Rodrigo Santinelo), por toda amizade, risos e ajuda tão imprescindíveis...;

Aos amigos Sérgio, Marisa e Odair pela companhia nas coletas de campo e conselhos em boa hora. Também a Ângela, Mônica, Mariazinha Massue, Valdelice, Angela M., Ana Maria, Carmen, Fernanda, Edson e Gustavo pela convivência, amizade e incentivo durante a execução deste trabalho;

As amigas de longa data, Alessandra (Scrube) e Adriana (Tin-Tin), Esalq – Piracicaba e Alessandra (Gus), pelo encaminhamento de algumas separatas e conselhos experientes...

Aos funcionários Rubens, Ivo, João e Nilson pelo auxílio sempre presente;

As funcionárias da Secretaria do Departamento de Parasitologia - UNICAMP: Andrea, Margareth e Camila e Lia da Secretaria de Pós Graduação pelas várias prestações de socorro...

E aos amigos de Jundiaí, (em especial Dani, Lelo, Alê e Lígia) pela descontração nas idas e vindas... E aqueles muitos de Botucatu que são solidários e amigos de todos os momentos de minha vida! Amo-lhos!

*** este estudo teve apoio financeiro da CAPES através de concessão de bolsa.**

ÍNDICE

Lista de figuras.....	ix
Lista de tabelas.....	xi
Resumo.....	1
Abstract.....	2
1. Introdução.....	3
2. Revisão de literatura.....	7
2.1 - Aspectos gerais do gênero <i>Chrysomya</i>	7
2.2 - Aspectos biológicos de parasitóides pupais com ênfase no gênero <i>Muscifurax</i>	8
2.3 - Aspectos taxômicos e comportamentais de <i>Muscidifurax</i>	9
2.4 - Fases imaturas e o desenvolvimento pós-embrionário dos parasitóides.....	10
Capítulo I - Descrição do desenvolvimento de <i>Muscidifurax</i> sp. (Hymenoptera: Pteromalidae) em pupas de <i>Chrysomya putoria</i> (Diptera: Calliphoridae).....	12
I.1 - Resumo.....	12
I.2 - Introdução.....	12
I.3 - Material e métodos.....	13
I.4 - Resultados e discussão.....	17
I.4.1 - Fase adulta.....	17
I.4.1.1 - A oviposição.....	23
I.4.2 - Fases imaturas.....	24
I.4.2.1 - Ovo.....	24
I.4.2.2 - Larva.....	27
I.4.2.2.1 - Aspectos gerais da larva.....	27
I.4.2.2.2 - Número de estádios larvais.....	29
I.4.2.3 - Pupa.....	34
Capítulo II - Tabela de vida de <i>Muscidifurax</i> sp. (Hymenoptera: Pteromalidae) em hospedeiro <i>Chrysomya putoria</i> (Diptera: Calliphoridae).....	36
II.1 - Resumo.....	36
II.2 - Introdução.....	36
II.3 - Material e métodos.....	38
II.4 - Resultados.....	42
II.4.1 - Taxa de emergência dos adultos <i>Chrysomya putoria</i>	42
II.4.2 - Taxa de destruição dos hospedeiros <i>Chrysomya putoria</i>	42
II.4.3 - Sobrevivência e mortalidade dos parasitóides.....	43
II.4.4 - Entropia.....	44
II.4.5 - Produtividade nas fêmeas fecundadas e não fecundadas.....	45

II.4.6 - Fecundidade.....	48
II.4.7 - Tabela de vida.....	49
II.4.7.1 - Taxa reprodutiva.....	50
II.4.7.2 - Taxa intrínseca de crescimento.....	51
II.4.7.3 - Taxa finita de aumento.....	52
II.4.7.4 - Tempo médio entre gerações e tempo de duplicação das populações.....	53
II.5 Discussão.....	54
-	
Capítulo III - Alterações na razão sexual da progênie de <i>Muscidifurax</i> sp. (Hymenoptera: Pteromalidae) em pupas de <i>Chrysomya putoria</i> (Diptera: Calliphoridae).....	57
III.1 - Resumo.....	57
III.2 - Introdução.....	57
III.3 - Material e métodos.....	59
III.4 - Resultados.....	60
III.5 - Discussão.....	63
4 Conclusões.....	71
5 Referências bibliográficas.....	72

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 -	Galpões da granja Piva. Local das coletas.....	7
Figura 2 -	Parasitóide <i>Muscidifurax</i> sp. Fêmea adulta, vista dorsal.....	18
Figura 3 -	Parasitóide deixando a exúvia. Mecônio e hospedeiro.....	
Figura 4 -	Asa anterior direita das fêmeas <i>Muscidifurax</i> sp.	19
Figura 5 -	Franja da asa do parasitóide <i>Muscidifurax</i> sp.	21
Figura 6 -	Detalhe da veia estigmal (estigma) da asa de <i>Muscidifurax</i> sp.	22
Figura 7 -	Representação das asas anteriores das espécies do gênero <i>Muscidifurax</i>	22
Figura 8 -	Microscopia do ovo de <i>Muscidifurax</i> sp.....	24
Figura 9 -	Superfície do ovo de <i>Muscidifurax</i> sp.	25
Figura 10 -	Desenho esquemático dos ovos de <i>Muscidifurax</i> sp. retirados da descrição de Kogan & Legner, 1970.....	25
Figura 11 -	Estágio larval do parasitóide <i>Muscidifurax</i> sp. Vista ventral....	28
Figura 12-	Gráfico das médias de comprimento dos estágios larvais ao longo do tempo.....	29
Figura 13 -	Gráfico das correlações e distribuições das variáveis de comprimento e largura das mandíbulas.....	30
Figura 14 -	Gráfico da análise de agrupamento e distribuição dos grupos de acordo com medidas mandibulares.....	31
Figura 15 -	Prancha das mandíbulas das espécies do gênero <i>Muscidifurax</i>	
Figura 16 -	Vestíbulo oral e mandíbulas de <i>Muscidifurax</i> sp.	33
Figura 17 -	Pupa do parasitóide <i>Muscidifurax</i> sp. Posição ventral.....	34
Figura 18-	Hospedeiro <i>C. putoria</i> e pupa de <i>Muscidifurax</i> sp.....	35
Figura 19 -	Gráfico da taxa de sobrevivência dos parasitóides associada aos valores de entropia.....	45
Figura 20 -	Progênie produzida pelas fêmeas parasitóides <i>Muscidifurax</i> sp. (fecundadas) de comportamento solitário.....	46

Figura 21 -	Progênie produzida pelas fêmeas parasitóides <i>Muscidifurax</i> sp.(fecundadas) de comportamento gregário	46
Figura 22 -	Progênie produzida pelas fêmeas parasitóides <i>Muscidifurax</i> sp.(não-fecundadas) de comportamento solitário.....	47
Figura 23 -	Progênie produzida pelas fêmeas parasitóides <i>Muscidifurax</i> sp.(não-fecundadas) de comportamento gregário.....	47
Figura 24 -	Fecundidade diária, grupo de fêmeas maternas de comportamento solitário e gregário.....	49
Figura 25 -	Taxa de sobrevivência (lx) e fecundidade diária (mx) das fêmeas parasitóides de comportamento solitário.....	51
Figura 26 -	Taxa de sobrevivência (lx) e fecundidade diária (mx) das fêmeas parasitóides de comportamento gregário.....	51
Figura 27 -	Gráfico das progênies totais produzidas por dia.....	61

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 -	Média e desvio padrão do comprimento do corpo dos parasitóides adultos <i>Muscidifurax</i> sp. de comportamento solitário e gregário.....	19
Tabela 2 -	Valores médios e desvio padrão do comprimento das venações submarginal, marginal, pós-marginal, e estigmal das fêmeas <i>Muscidifurax</i> sp. de comportamento gregário e solitário.....	23
Tabela 3 -	Resumo da classificação dos grupos larvares de acordo com análise de agrupamento.....	32
Tabela 4 -	Parâmetros de crescimento populacional de <i>Muscidifurax</i> sp. (Piva) em hospedeiro <i>Chrysomya putoria</i>	49

Caracterização do desenvolvimento e comportamento reprodutivo do parasitóide *Muscidifurax* sp. (Hymenoptera: Pteromalidae) utilizando como hospedeiro pupas de *Chrysomya putoria* (Wiedemann, 1830) (Diptera: Calliphoridae).

Autora: Alcione Vendramin

Orientador: Prof. Dr. Angelo Pires do Prado

RESUMO

Esse estudo caracterizou aspectos morfológicos e comportamentais do desenvolvimento de um parasitóide do gênero *Muscidifurax* sp. (Girault & Sanders, 1910) em hospedeiro *Chrysomya putoria* (Wiedemann). Ambas espécies foram coletadas no Município de Santa Cruz da Conceição – SP (21° 59'S 47° 21'O) e mantidas em laboratório à temperatura de 25° ± 1° C, umidade relativa 70 ± 10%, e fotofase de 12 horas.

Aspectos detalhados sobre o desenvolvimento das fases imaturas do parasitóide no interior dos pupários de *C. putoria* e caracterizações morfométricas são descritas. Foram constatadas alterações no comportamento reprodutivo e razão sexual das fêmeas parasitóides, por meio de acompanhamento da emergência da prole obtida de oviposturas diárias, sendo analisada separadamente as características da progênie emergida gregária e solitária. No entanto, foi observado que tais comportamentos não ocorrem de modo uniforme e contínuo ao longo da vida das fêmeas. A construção de uma tabela de vida e fertilidade demonstrou a ocorrência, dentro de uma mesma população dois padrões de comportamento reprodutivos; porém, os parâmetros biológicos avaliados separadamente, para cada grupo de fêmeas, não foram significativamente diferentes. Por fim, a avaliação da taxa reprodutiva e potencial de crescimento populacional destes parasitóides demonstrou que *Muscidifurax* sp. apresenta um bom potencial como agente controlador de moscas varejeiras, e a análise dos vários caracteres morfológicos destes espécimes levam-nos a propor a ocorrência de uma possível especiação.

**Characterization of development and reproductive behavior of *Muscidifurax* sp.
(Hymenoptera: Pteromalidae) parasitoid reared into *Chrysomya putoria* pupae
(Wiedemann, 1830) (Diptera: Calliphoridae).**

Author: Alcione Vendramin

Adviser: Prof. Dr. Angelo Pires do Prado

ABSTRACT

This research characterized morphologic and behavioural aspects of the development of the wasp parasitic *Muscidifurax* sp. (Girault & Sanders, 1910) reared into *Chrysomya putoria* pupae (Wiedemann). Both species were collected in Santa Cruz da Conceição – SP, Brazil (21° 59'S 47° 21'W), and maintained under laboratory conditions (25° ± 1° C; 70 ± 10% R. H.; 12 h photoperiod).

Aspects regarding the development of immature phases of the parasitoid into *C. putoria* pupae as well as morphometric characterization are shown. Also, changes in the reproductive behavior and sex ratio of the parasitoid females were noticed through daily observation of the offspring emergence. The emerged offspring were evaluated in separate regarding their gregarious or solitarious characteristics, although such behavior have not occurred in a uniform and continuous way during the females life. The life and fertility table demonstrated two reproductive patterns within the same population, but when biological parameters were evaluated for gregarious and solitary population in separate, no significant differences were found. At last, the evaluation of the reproductive rate and the growth potential of *Muscidifurax* sp. population showed that this species has a good potential to be a biological control agent for *C. putoria* flies. The evaluation of several morphological characteristics of these parasitoids suggests the occurrence of a likely speciation.

1. INTRODUÇÃO

O elevado consumo de ovos tem promovido o crescimento das granjas de aves poedeiras. Nestas granjas, um grande número de animais confinados são criados em gaiolas suspensas visando uma melhor condição sanitária dos animais ao impedir que estes fiquem diretamente em contato com as fezes, diminuindo assim, o índice de infestação por vários parasitas de aves. Apesar disso, neste sistema é observado o acúmulo de excrementos nas porções inferiores à criação (Figura 1). O acúmulo destes excrementos junto com penas, ovos quebrados, carcaça de animais, restos de ração e excesso de água, que permanecem estocados nas porções localizadas abaixo dos galpões, determinam ecótopos favoráveis à proliferação de várias espécies de insetos, entre eles, espécies das Famílias Muscidae e Calliphoridae, de grande interesse médico e sanitário, responsáveis pela veiculação mecânica de vários microorganismos patogênicos (GREENBERG & POLVONY, 1971).

A valorização das implicações nocivas que estes insetos podem trazer à saúde humana e animal, além do prejuízo econômico causado nas granjas devido ao estresse determinado pelas altas populações de moscas, tem estimulado estudos com o intuito de amenizar o crescimento demasiado destes insetos nestes ambientes.

Várias medidas para controle são propostas, entre elas a utilização de inseticidas, o manejo adequado das fezes acumuladas, medidas de sanidade, além de métodos de controle natural com manutenção das populações autóctones de microhimenópteros parasitóides, ácaros e coleópteros predadores. Entretanto, devido aos vários problemas causados pelo uso indiscriminado e efeito cumulativo dos inseticidas químicos, atualmente tem sido sugerido o manejo integrado de pragas com uso de microorganismos, predadores, e parasitóides (FLINT & van den BOSH, 1983). Para otimizar o uso potencial de parasitóides na supressão de moscas sinantrópicas, é necessária a integração com outras estratégias de manejo (RUTZ & AXTELL, 1979; AXTELL & RUTZ, 1986).

Embora o manejo dos excrementos e o uso adequado de inseticidas sejam a chave para preservar e aumentar a população de inimigos naturais em aviários, as liberações em massa também são uma alternativa que, frequentemente, têm sucesso (AXTELL, 1986).

Nestes ambientes, uma rica fauna de microhimenópteros é encontrada, e a diversidade de espécies e abundância, muitas vezes é capaz de reduzir efetivamente estas populações. Com relação ao controle biológico, os parasitóides e predadores que ocorrem

em esterco são responsáveis por mais de 95% de redução na população de dípteros nocivos (LEGNER & OLTON, 1968), sendo que, os parasitóides pteromalídeos são os principais organismos benéficos atuando no controle de dípteros, na fase pupal (AXTELL & ARENDS, 1990).

Estes inimigos naturais podem ser preservados e sua população aumentada pelo manejo dos excrementos. Nesse manejo, removendo-os parceladamente e deixando uma camada seca para absorver o excesso de umidade das fezes excretadas e servir de fonte de inimigos naturais (AXTELL, 1986). Além disso, com o manejo, as pupas ficam mais expostas à ação dos parasitóides (AXTELL & ARENDS, 1990).

Dentre as espécies de pteromalídeos que são encontradas em pupas de dípteros sinantrópicos em aviários, as mais comuns são *Muscidifurax raptor* Girault & Sanders, *Spalangia cameroni* Perkins, *Spalangia endius* Walker, *Spalangia nigroaenea* Curtis, *Spalangia. nigra* Latreille, *Pachycrepoideus vindemiae* Rondani (todos parasitóides solitários) e *Nasonia vitripennis* (parasitóide gregário) (AXTELL & RUTZ, 1986).

No Brasil, são relatados os seguintes parasitóides: *P. vindemiae*, *N. vitripennis*, *S. endius*, *S. cameroni*, *Spalangia gemina*, *S. nigroaenea*, três espécies de *Muscidifurax*, *M. raptorellus*, *M. uniraptor*, e *M. raptoroides*, além de representantes de outras famílias como *Tachinaephagus zealandicus* Ashmead (Encyrtidae) que é um parasitóide larval-pupal e gregário (SILVEIRA *et al.* 1989; BERTI FILHO *et al.* 1996).

Estes himenópteros parasitóides são um efetivo complemento nas técnicas de manejo e várias espécies de pteromalídeos são produzidos e liberados em insetários comerciais (SMITH & RUTZ, 1991; GEDEN, *et al.* 1992; PETERSEN & CURREY, 1996). Entretanto, o aprendizado sobre a ecologia e comportamento destas espécies antes de liberações é necessário para predizer sua efetividade.

Diferenças na fauna de parasitóides e nas espécies predominantes podem ocorrer conforme a região, época do ano, tipo de aviário e teor de umidade dos excrementos. COSTA (1989) e MONTEIRO (1995) em levantamentos no Estado de São Paulo, encontraram principalmente a espécie *T. zealandicus*, enquanto que no estudo realizado por BRUNO (1991) predominaram *Muscidifurax raptoroides* Kogan & Legner, *P. vindemiae*, *S. cameroni* e *S. endius*. Em Minas Gerais, PINHEIRO *et al.* (1989) encontraram

principalmente *T. zealandicus* enquanto que SERENO & NEVES (1993) observaram na mesma região maior quantidade de *S. endius*.

No Brasil, estudos realizados com parasitóides enfocam, em sua maioria, levantamento, distribuição sazonal e abundância das espécies. Estudos sobre a biologia de microhimenópteros têm relatado as diferenças frente algumas variáveis como densidade e temperatura (THOMAZINI, 1998; BERTI FILHO, *et al.* 1996; MONTEIRO, 1995, COSTA, 1995, MADEIRA, 1992, ALMEIDA, 2000). Mesmo assim, ainda são escassas as informações biológicas básicas. Neste contexto encontra-se o gênero *Muscidifurax* do qual algumas espécies têm sido verificadas estabelecendo-se em granjas aviárias.

Os parasitóides deste gênero estão entre os agentes de controle biológico mais promissores para ambientes de confinamento de animais (MILLER & RUTZ, 1990; PETERSEN *et al.* 1990), sendo descritas cinco espécies (KOGAN & LEGNER, 1970). *Muscidifurax uniraptor* Kogan & Legner é uma espécie uniparental proveniente de Porto Rico que carrega uma espécie de riquetsia simbiote, *Wohlbachia* sp., responsável pela característica uniparental, na qual fêmeas não fecundadas originam apenas fêmeas e os machos são raramente produzidos e não são férteis (STOUHAMMER *et al.* 1993). *Muscidifurax raptoroides* Kogan & Legner é restrito a América Central e do Sul e tem sido pouco estudado. Até agora, somente duas espécies foram encontradas na América do Norte, *Muscidifurax raptor* Girault & Sanders, 1910 e *Muscidifurax zaraptor* Kogan & Legner. Estas espécies são hospedeiras do microsporídio *Nosema* (ZCHORI-FEIN *et al.* 1992; GEDEN, *et al.* 1995) e parecem ocorrer simpatricamente em algumas áreas (MANDEVILLE & MULLENS, 1990; JONES & WEINZIERL, 1997). *Muscidifurax raptorellus*, de origem da América do Sul, é observado em duas formas, uma gregária no Chile e outra solitária no Peru (KOGAN & LEGNER, 1970). Uma população de comportamento gregário de *M. raptorellus* foi descoberta em Nebraska em 1990 (PETERSEN & CAWTHRA, 1995) e tem sido liberada de forma adicional em fazendas do mesmo local (PETERSEN & CURREY, 1996 ^{a,b}), Georgia e Flórida (GEDEN *et al.* 1998).

Como estes parasitóides tem um tamanho reduzido, diferenciar estas espécies é bastante difícil. Embora morfologicamente similares, as espécies de *Muscidifurax* tem características comportamentais muito peculiares a cada uma o que permite a identificação (KOGAN & LEGNER, 1970; TAYLOR & SZALANSKI, 1999). No entanto, a maioria das

informações obtidas nos estudos de laboratório demonstram resultados das interações com o hospedeiro *Musca domestica* L. (Diptera: Muscidae), sendo vasta a literatura avaliando aspectos biológicos com este hospedeiro (ABLES *et al.* 1976; BERTI FILHO *et al.* 1989; COATS, 1976; GEDEN, 1996; LEGNER & GERLING, 1967; LEGNER, 1979^{a,b} entre vários outros) e escassos os estudos com outros hospedeiros (PECK, 1974; PODOLER & MENDEL, 1979; MANDEVILLE *et al.* 1988; HARVEY & GOLS, 1998).

Devido à importância do hospedeiro na reprodução do parasitóide, estudos que revelem o padrão comportamental destes em diferentes dinâmicas populacionais são de extremo valor na medida em que já foram constatadas que interações com outras espécies parasitóides, pupas de diferentes tamanhos e idades podem influenciar no desempenho do parasitóide no campo (WEINZIERL, *et al.* 1998).

Todas estas informações são úteis para o planejamento do uso de um agente de controle, contribuindo para desenvolver uma recomendação apropriada ao manejo de moscas em uma determinada localidade (LEGNER & GERLING, 1967, PATTERSON & MORGAN, 1986).

No presente estudo, é analisada a interação entre o parasitóide *Muscidifurax* sp. e o hospedeiro *Chrysomya putoria* (Wiedemann) (Diptera: Calliphoridae). Este é um hospedeiro potencial deste parasitóide cuja relação ainda não foi estudada. Nas coletas realizadas à campo em uma granja de aves poedeiras localizada na região de Santa Cruz da Conceição - SP., foi verificada a ocorrência natural deste parasitóide em *C. putoria*, além de *M. domestica*.

Devido ao restrito conhecimento da biologia envolvida na associação *Muscidifurax* e *C. putoria*, a proposta deste trabalho foi caracterizar aspectos do desenvolvimento das fases imaturas deste parasitóide e avaliar, por meio de uma tabela de vida, a sua capacidade reprodutiva nesta interação.

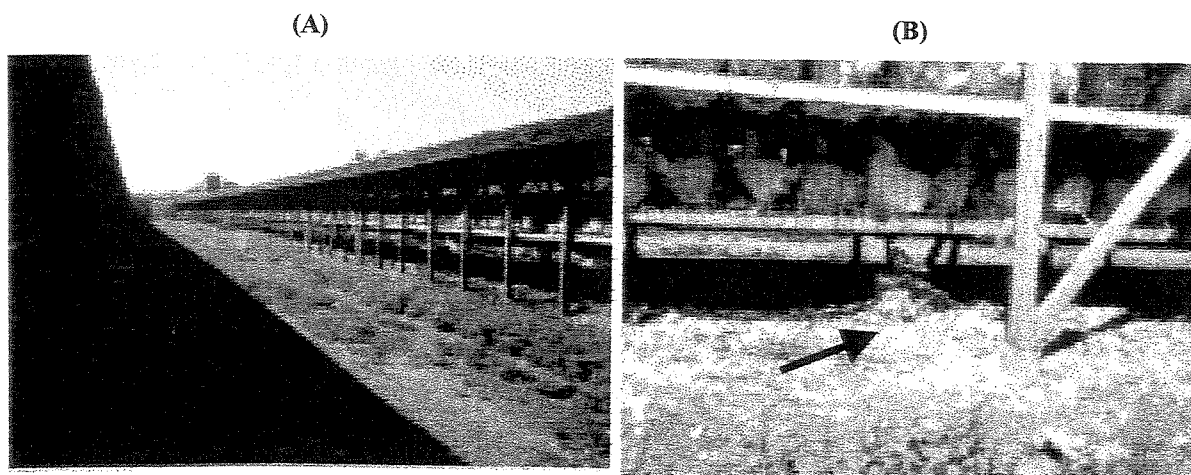


Figura 1: A) Galpões da Granja Piva, local da coleta dos parasitóides, Município de Santa Cruz da Conceição- SP; B) Gaiolas suspensas e acúmulo de excrementos onde foram coletados os pupários atacados pelos parasitóides (seta).

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1 - Aspectos gerais do gênero *Chrysomya*

O gênero *Chrysomya* (Robineau-Desvoidy) pertence a família Calliphoridae, subfamília Chrysomyinae. As moscas deste gênero são robustas, com aproximadamente 8mm de comprimento, de cor metálica, variando desde o verde brilhante com tons cúpricos até o azulado. As cerdas mesonotais são pouco desenvolvidas, apresentando ainda duas faixas transversais escuras no mesonoto e três no dorso do abdome.

As espécies de *Chrysomya* eram restritas em sua distribuição ao Velho Mundo, principalmente nas regiões etíopes e orientais. Fezes humanas e de outros animais, cadáveres e outros tipos de matéria orgânica de origem animal em putrefação, tais como alimentos lácteos e ovos, são os criadouros preferenciais das espécies desse gênero (GUIMARÃES *et al.* 1978; MARCHENKO, 1985; CARDOSO & AZEVEDO, 1996).

No Brasil, GUIMARÃES *et al.* 1978, relataram a ocorrência de três espécies de *Chrysomya*: *C. chloropyga* (forma *putoria*), *C. albiceps* e *C. megacephala*, encontradas em áreas metropolitanas de São Paulo e Campinas - SP. Em Curitiba - PR, apenas *C. chloropyga* foi encontrada e, em Santos - SP, *C. megacephala* foi encontrada em grande número principalmente sobre peixe e aves negociados ao ar livre. A atual distribuição

destas moscas no Brasil não é conhecida, e supõem-se que *C. putoria* foi provavelmente introduzida pelos portos, provenientes de embarcações procedentes do Sul da África. Inquestionavelmente, a presença destas espécies no Novo Mundo representa uma séria ameaça com particular consideração ao fato de veicular patógenos fecais, poliovírus, helmintos, e protozoários.

Nesse sentido, são pertinentes estudos que estabeleçam as associações entre as espécies de *Chrysomya* e suas inter-relações com parasitóides encontrados em granjas aviárias, analisando um potencial para controle destes hospedeiros (CARDOSO & AZEVEDO, 1996).

2.2 - Aspectos biológicos de parasitóides pupais com ênfase no gênero *Muscidifurax*

Os parasitóides podem ser solitários (somente um parasitóide adulto se desenvolve por hospedeiro), ou gregários (vários parasitóides adultos se desenvolvem em um mesmo hospedeiro) (CLAUSEN, 1972). Eles geralmente destroem mais hospedeiros que efetivamente utilizam para sua reprodução. Fazem isto através do reconhecimento e prova do hospedeiro, alimentando-se ou mesmo parasitando-o (De BACH, 1943).

No gênero *Muscidifurax* a alimentação no hospedeiro pode ser destrutiva, excluindo assim a possibilidade do uso do mesmo hospedeiro para oviposição (LEGNER & GERLING, 1967). Esta informação poderá ser rediscutida com base no desenvolvimento cenobionte e observações de pontos de melanização causados por alimentação e posterior parasitismo.

Muitos pteromalídeos são idiobiontes, podendo se alimentar de fluidos exsudados do corpo do hospedeiro, por ocasião da inserção do ovipositor para maximizar a produção de ovos. Estes parasitóides são sinovigênicos (necessitam de proteínas para finalizar a maturação dos ovos) produzindo ovos durante toda a vida (LEGNER & GERLING, 1967; JERVIS & KIDD, 1986). Esses insetos também podem reabsorver ovos maduros ou oócitos quando não se alimentam e/ou ovipositam (ANTOLIN & WILLIAMS, 1989).

As espécies de *Muscidifurax* atuam mais na superfície dos excrementos acumulados e são competitivamente superiores e mais adaptadas a períodos mais frios do que outras espécies de pteromalídeos. Estas diferenças nas características comportamentais reduzem a

competição com outros gêneros pelo mesmo hospedeiro (LEGNER, 1977). Entretanto, no Brasil, SILVEIRA *et al.* (1989) em coletas realizadas em acúmulos de esterco bovino na região de Barbacena, MG encontraram *M. raptorellus* em pupas localizadas a cerca de 5 cm de profundidade no esterco evidenciando variações no comportamento de procura por hospedeiros.

2.3 - Aspectos taxonômicos e comportamentais de *Muscidifurax*

O gênero *Muscidifurax* Girault & Sanders foi criado em 1910 e permaneceu monotípico até 1970 quando estudos morfológicos proporcionaram a evidência necessária para dividir o complexo dentro de 5 componentes possíveis, quatro dos quais foram descritos como novas espécies por KOGAN & LEGNER. Experimentos averiguando cruzamentos e diferenças biológicas indicam que um complexo de espécies com mesma origem está envolvido. Revisando o gênero, estes pesquisadores verificaram a existência de populações reprodutivamente isoladas e intimamente relacionadas. Com base nos experimentos com cruzamentos recíprocos e diferenças morfológicas e biológicas, redescreveram a espécie *M. raptor* Girault & Sanders, 1910 (biparental e solitária) e descreveram quatro novas espécies: *M. zaraptor* e *M. raptoroides* (biparentais e solitárias), *M. raptorellus* (biparental e frequentemente gregária) e *M. uniraptor* (uniparental e solitária). Segundo eles, este gênero está sofrendo um processo de especiação e outras espécies podem existir.

O gênero *Muscidifurax* se estabeleceu no Novo Mundo concomitantemente ao, ou logo após os dípteros muscóideos, tendo provavelmente origem etiópica.

Quanto às diferenças morfológicas é muito difícil distinguir *M. uniraptor* de *M. raptor* e também *M. uniraptor* de *M. raptoroides*, embora algumas diferenças crípticas possam ser notadas com um exame cuidadoso do propódeo. A presença de franjas marginais nas asas anteriores distingue facilmente *M. uniraptor* de *M. zaraptor* e *M. raptorellus* (KOGAN & LEGNER, 1970). A ausência ou rara ocorrência de machos nas populações naturais de *M. uniraptor* ajuda na definição final da espécie, sendo os machos desta espécie os menores do gênero (LEGNER & GERLING, 1976).

Outras semelhanças são enumeradas, como nos estudos da corte do macho e sinais de receptividade das fêmeas, realizados por ASSEM & POVEL (1973) e ASSEM (1974), onde verificaram que machos de *M. raptorellus* podem cortejar fêmeas de *M. uniraptor*. Também TAYLOR *et al.* 1997, por meio de reações de restrição com polimerase (PCR-RFLP) caracterizaram seqüências idênticas entre *M. uniraptor* e *M. raptorellus*. Com estas observações os autores questionam o *status* específico de *M. uniraptor*.

2.4 - Fases imaturas e o desenvolvimento pós embrionário dos parasitóides

As fases imaturas dos parasitóides são constituídas por ovo, larva e pupa, com número de ínstaes larvais variando de três a cinco (GAULD & HANSON, 1995). Já o desenvolvimento pós embrionário é medido a partir da eclosão da larva até a emergência do adulto.

A maioria dos pteromalídeos possui ovos de formato alongado ou elipsoidal, com um córion fino e praticamente liso. O primeiro ínstar larval é geralmente himenopteriforme, com 13 segmentos, sendo que os sucessivos ínstaes, na maior parte da família, são do mesmo formato (GAULD & BOLTON, 1988).

Com relação ao gênero *Muscidifurax*, KOGAN & LEGNER (1970) descreveram o desenvolvimento das cinco espécies da seguinte forma:

- 1) Dimensões de comprimento e largura do ovo para as 5 espécies: *Muscidifurax raptor* - 0,40 X 0,12 (mm); *M. zaraptor* - 0,56 X 0,18 (mm); *M. raptorellus* - 0,39 X 0,14; *M. raptoroides* - 0,33 X 0,11 (mm); *M. uniraptor* - 0,31 X 0,10 (mm). Entre estas espécies, apenas *M. raptorellus* é citado como usualmente gregário, e foi descrito com base em amostras provenientes do Chile (amostra tipicamente gregária) e Uruguai (amostra parcialmente gregária).
- 2) O número total de estádios larvais geralmente é caracterizado com base no formato e tamanho da mandíbula ou da cápsula cefálica. No entanto, os resultados muitas vezes são divergentes.

Na chave de KOGAN & LEGNER (1970) os estádios larvais com base no formato e tamanho das mandíbulas são apresentados seguinte forma:

- *M. raptor* - 3 instares larvais; a forma de foice das mandíbulas caracteriza o primeiro instar larval; mandíbulas da L2 e L3 com um dente apical reto, mais fortemente esclerotizado do que a base da mandíbula, a qual é membranosa com um côndilo conspícuo na porção média da mandíbula (Figura 15 – página 33). Tempo de desenvolvimento: L1 = 3-4 dias; L2 = 2-3 dias; L3 = 5-6 dias.
- *M. zaraptor* - é simpátrico com *M. raptor*, porém é consideravelmente maior que as outras espécies. A larva tem o gancho da mandíbula menos curvado que o observado em *M. raptor*. Mandíbulas da L2 e L3 com um dente apical reto (Figura 15).
- *M. raptorellus*, *M. raptoroides* e *M. uniraptor* - mandíbulas dos 3 estádios larvais como na Figura 15.

THOMAZINI (1998) através da distribuição de frequências das medidas da cápsula cefálica das fases larvais de *M. uniraptor* determinou como sendo quatro o número de estádios. COATS (1976), pesquisando *M. zaraptor*, também observou quatro instares larvais através das medidas das cápsulas cefálicas evidenciando quatro diferentes classes na distribuição de frequências. Desta forma ambos os autores, observaram um estágio larval a mais do que o descrito para tais espécies na chave de KOGAN & LEGNER (1970).

- 3) Com relação ao estágio de pupa a mesma chave relata tempo de desenvolvimento na fase de pupa variando entre todas as espécies de 10 a 12 dias.
- 4) O tempo de emergência dos adultos na temperatura de 26 ± 2 ° C e umidade relativa de 55%, fotoperíodo de 13 horas varia pouco entre as espécies. *M. raptor*, *M. zaraptor* – 22 a 24 dias; *M. raptorellus* – 17 a 21 dias; *M. raptoroides* – 22 a 25 dias; *M. uniraptor* 22 a 25 dias.

CAPÍTULO I

DESCRIÇÃO DO DESENVOLVIMENTO DE *Muscidifurax* sp. (HYMENOPTERA: PTEROMALIDAE) EM PUPAS DE *Chrysomya putoria* (DIPTERA: CALLIPHORIDAE).

I.1 - Resumo

As fases de desenvolvimento do ciclo de vida do parasitóide *Muscidifurax* sp. no hospedeiro *Chrysomya putoria* (Wiedemann) são aqui apresentadas. Estudos de sua biologia foram conduzidos à $25 \pm 1^\circ$ C em laboratório. Aspectos detalhados do desenvolvimento das fases imaturas e caracterizações morfométricas são descritas. Alterações no comportamento reprodutivo das fêmeas foram constatadas, sendo analisados separadamente as características da progênie emergida gregária e solitária.

A análise de vários caracteres observados nestes espécimes levam-nos a propor a possível ocorrência de uma nova espécie no estado de São Paulo.

I.2 - Introdução

O gênero *Muscidifurax* Girault & Sanders permaneceu monotípico até 1970 quando Kogan & Legner descreveram novas espécies. Estudos morfológicos proporcionaram evidências necessárias para dividir o complexo em 5 espécies distintas, sendo verificada a existência de populações reprodutivamente isoladas e intimamente relacionadas.

Segundo classificação do comportamento reprodutivo (CLAUSEN, 1972), os parasitóides podem ser solitários, quando produzem somente um adulto por hospedeiro, ou podem ser gregários, quando vários adultos se desenvolvem em um mesmo hospedeiro.

Por meio de experimentos com cruzamentos recíprocos e devido às diferenças morfológicas e biológicas, Kogan & Legner redescreveram a espécie *M. raptor* como biparental e solitária, e descreveram quatro novas espécies: *M. zaraptor* e *M. raptoroides* (biparentais e solitárias), *M. raptorellus* (biparental e frequentemente gregária) e *M. uniraptor* (uniparental e solitária). Segundo os autores, este gênero está sofrendo um processo de especiação e outras espécies podem existir.

Estudos realizados com estes espécimes no Departamento de Parasitologia, (Laboratório de Entomologia, IB - UNICAMP), demonstraram que tais parasitóides têm comportamento gregário facultativo e desenvolvimento continuado do hospedeiro por aproximadamente 15 dias após o parasitismo. O ponto fundamental é que descrições detalhadas do desenvolvimento do hospedeiro dentro do pupário não tem sido muito estudadas, e ainda, a continuidade do desenvolvimento do hospedeiro é um grande diferencial de comportamento. Tais características não são descritas em nenhuma das espécies incluídas no gênero *Muscidifurax* (Kogan & Legner, 1970).

A proposta deste trabalho foi apresentar uma descrição morfológica e biológica dos espécimes encontrados em Santa Cruz da Conceição, SP comparativamente às outras espécies descritas neste gênero. Os estágios imaturos, e comportamento reprodutivo em hospedeiro *Chrysomya putoria* Wiedemann (Diptera: Calliphoridae) são ilustrados afim de suportarem futuras decisões taxonômicas e acrescentando informações da biologia desta espécie. Também é demonstrado o progresso dos eventos morfológicos macroscópicos do hospedeiro dentro do pupário.

I.3 - Material e métodos

Todos os experimentos foram realizados no Laboratório de Entomologia, do Departamento de Parasitologia da Universidade Estadual de Campinas - UNICAMP.

Procedimentos gerais para a criação dos parasitóides e hospedeiros

Cultura da fase adulta do hospedeiro Chrysomya putoria.

Adultos de *Chrysomya putoria* foram coletados com puçá na granja Piva (município de Santa Cruz da Conceição, SP; 21° 59'S e 47° 21'O e altitude 597m), mantidos em gaiolas de 50 cm de comprimento X 20 cm de largura X 20 cm de altura e alimentados com uma mistura de partes iguais de, açúcar, leite em pó, e levedo de cerveja. Água oferecida *ad libitum* e açúcar oferecido como fonte energética, contribuíram para a longevidade das moscas.

Para estimular o processo de oogênese foram usadas porções de fígado bovino (aproximadamente 10 g/dia colocadas em placas de Petri).

As gaiolas foram mantidas em sala climatizada com temperatura de $25 \pm 1^\circ \text{C}$ e umidade relativa de $70 \pm 10\%$, fotoperíodo 12:12h.

Cultura da fase larval do hospedeiro Chrysomya putoria.

Os ovos foram obtidos com o oferecimento de uma porção de aproximadamente 20 g de carne bovina moída no interior das gaiolas de moscas, em placas de Petri. A carne permaneceu no interior da gaiola por 4 horas, tempo suficiente para colher os ovos, considerando-se que as fêmeas das moscas já haviam sido alimentadas com o sangue do fígado durante os 3 dias anteriores. Os ovos depositados sobre a carne bovina moída foram retirados com pincel fino e levados a potes de vidro (diâmetro menor 6 cm X diâmetro maior 7,5 cm X profundidade 8,0 cm) contendo meio de cultura. O meio de cultura utilizado para o desenvolvimento das larvas, foi preparado com 100 g de leite em pó, 100 g de levedura, 2 g de Nipagin, 5 g de caseína, 20 g de ágar e 1000 ml de água destilada (LEAL *et al.* 1982). A dieta foi oferecida na proporção de um grama de meio de cultura para cada larva colocada no pote.

Os potes com meio de cultura e larvas permaneceram fechados com organza de náilon (malha 0,1 mm) e elástico sendo armazenados na câmara de germinação à temperatura de $25 \pm 1^\circ \text{C}$, umidade relativa controlada em $70 \pm 10\%$, e fotoperíodo 12:12 h.

Após 5 dias de desenvolvimento, a organza foi retirada e os potes deixados sobre uma bandeja contendo serragem peneirada. As larvas antes da pupariação migram em busca de um local seco e, neste caso, instalavam-se sobre a serragem facilitando a separação dos pupários. Após este processo, os pupários com 24 horas contados a partir da pupariação foram oferecidos aos parasitóides.

Coleta do parasitóide *Muscidifurax* sp.

As coletas dos parasitóides também foram realizadas na granja Piva sendo trazidos do campo os pupários parasitados pelos microhimenópteros.

A metodologia empregada foi recolhimento de pupários juntamente com porções de esterco das aves poedeiras (Figura 1). Este material foi coletado por meio de catação manual, sendo colocado em potes de aproximadamente 1 kg. No laboratório, estes potes ficaram acondicionados em sala climatizada a temperatura de 25 ± 1 ° C e umidade relativa de $70 \pm 10\%$ e fotoperíodo 12:12 h.

Obtenção dos parasitóides parentais e formação da colônia (gaiolas de manutenção).

Os parasitóides emergidos nos potes trazidos da granja foram retirados com auxílio de aspirador entomológico e colocados em gaiolas plásticas de 26 cm de comprimento X 15,5 cm de largura X 8 cm de profundidade.

As gaiolas foram deixadas na câmara de germinação com temperatura, umidade e fotoperíodo controlados como citado acima, sendo oferecido à eles para ovipostura somente pupas frescas de *C. putoria* com 24 horas de idade (contados a partir da pupariação).

A densidade das pupas colocadas em cada gaiola de manutenção foi aproximadamente 20 pupas para cada fêmea presente. Importa ressaltar que nas gaiolas de manutenção as fêmeas foram expostas às pupas na presença da mesma quantidade de machos parasitóides.

Após 24 horas de exposição, as pupas foram retiradas das gaiolas e individualizadas em cápsulas de gelatina nº 00, para separação das espécies. Conforme emergiam, os

parasitóides eram identificados com base nas descrições propostas por KOGAN & LEGNER (1970).

Os parasitóides identificados como *Muscidifurax* foram colocados em novas gaiolas dando origem a geração F1.

Montagem do experimento.

Potes plásticos de 4 cm de altura e 2,5 cm de diâmetro fechados com organza, foram usados para colocar um casal de parasitóides *Muscidifurax* sp. e 10 pupários de *Chrysomya putoria* todas com a mesma idade, ou seja, 24 horas contados após a formação do pupário. Estes potes foram mantidos durante todo o experimento em câmara de germinação à temperatura de $25 \pm 1^\circ \text{C}$, umidade relativa de $70 \pm 10 \%$ e fotoperíodo 12:12 horas. Os pupários permaneceram expostos aos casais por 24 horas sendo então recolhidos e colocados em cápsulas de gelatina nº 00. As cápsulas foram colocadas em copos plásticos tampados permanecendo na câmara de germinação sob as mesmas condições até o momento da dissecação.

Dissecação dos pupários

As observações foram realizadas utilizando microscópio estereoscópico em aumento de 40 vezes. As dissecações foram efetuadas em intervalos de 24 horas em placa de Petri com solução AGA (solução aquosa de álcool etílico à 70%, glicerina e ácido acético). Cinquenta dissecações foram executadas diariamente do segundo até o 23º dia contados a partir da exposição do pupário à fêmea.

A camada externa do pupário foi retirada com auxílio de estilete entomológico. A pupa da mosca foi exposta para avaliação de seu desenvolvimento bem como dos estágios imaturos do parasitóide.

Os ovos dos parasitóides foram preparados em lâminas com solução Hoyer. Os estádios larvais foram clarificados usando solução aquosa de KOH à 10% por 24 horas e posteriormente preparados à quente com água oxigenada de 20 volumes. As pupas e adultos dos parasitóides seguiram o mesmo processo sendo posteriormente colocados em fenol por 2 horas, e preparados em óleo de cravo.

A montagem do experimento e as dissecações foram realizadas repetidas vezes até se completar o ciclo do parasitóide até a fase adulta com repetição de $n=30$ observações para cada estágio de desenvolvimento.

As asas dos parasitóides fêmeas e machos foram preparadas com solução Hoyer, para comparações métricas realizadas com retículo micrométrico.

As análises do número de estádios larvais do parasitóide *Muscidifurax* sp. foram realizadas com o preparo de 62 lâminas com larvas do parasitóide em solução Hoyer, das quais foram medidos os tempos de observação, o comprimento e a largura das mandíbulas direita e esquerda (Figura 13 e 14).

Essas medidas foram realizadas ao longo do período de desenvolvimento do estágio larval, isto é, iniciando em 72 horas e terminando em 456 horas.

Na avaliação estatística, foram realizadas a análise exploratória de dados e análise multivariada para a verificação dos grupos de medidas que identificaram o número de estádios larvais.

I.4 - Resultados e discussão

Os pupários de *C. putoria* oferecidos aos parasitóides apresentaram tamanho médio e desvio padrão respectivamente : $8,05 \pm 0,54$ mm de comprimento X $2,79 \pm 0,20$ mm de largura.

Ciclo de vida

I. 4.1 - Fase adulta

Foi verificado que os parasitóides adultos (Figura 2) deixam o pupário geralmente forçando a abertura que foi feita pela mãe no momento da ovipostura, ou pela porção anterior do pupário. No interior do pupário resta apenas uma massa amorfa muito destruída

principalmente nas regiões da cabeça e abdome, regiões que tiveram seus fluídos consumidos durante as fases larvais.

Após a saída, o parasitóide inicia rapidamente a movimentação das antenas. As asas, ainda úmidas, vão aos poucos secando e sendo distendidas.

A duração do período de desenvolvimento ovo-adulto dos parasitóides emergidos solitários foi em média de 22,1 dias e dos parasitóides emergidos gregários de 29,6 dias. Estas médias não diferem estatisticamente ($F= 0,05$; $p<0,05$). Esse aumento no tempo de desenvolvimento dos parasitóides emergidos gregários pode ter ocorrido devido a divisão de recursos.

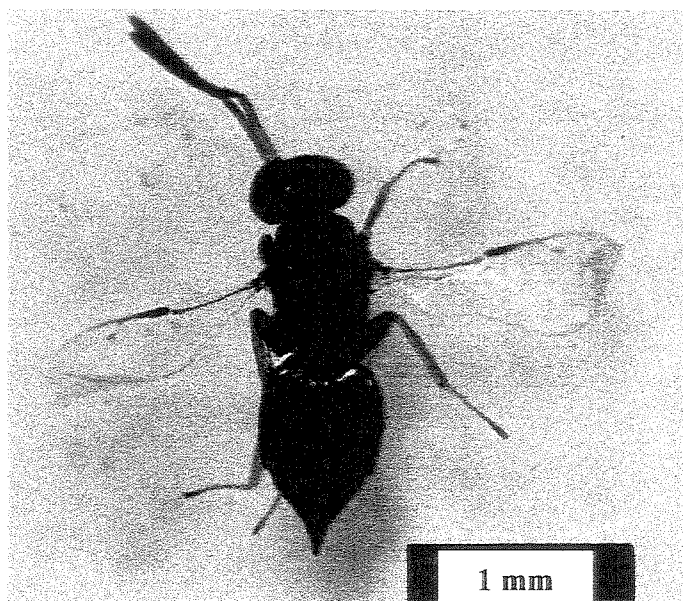


Figura 2: Vista dorsal de um parasitóide fêmea de *Muscidifurax* sp.

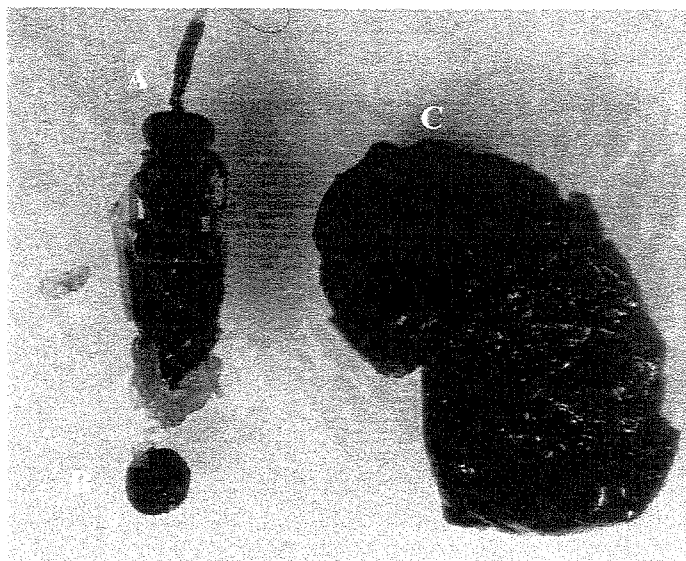


Figura 3: (A) Parasitóide deixando a exúvia (19 dias de desenvolvimento). (B) Mecônio. (C) Hospedeiro *C. putoria* morto após a alimentação e desenvolvimento do parasitóide. Foto original aumento 12 vezes.

Hipóteses para explicar a existência de um intervalo de emergência de adultos, geralmente com os machos precedendo as fêmeas em pelo menos um dia, variam desde o desenvolvimento embrionário, larval ou pupal, atraso na emergência, superparasitismo, diapausa e até combinação destas variáveis LEGNER (1969). O autor verificou que, para *M. raptor*, a causa foi o desenvolvimento diferenciado nas fases imaturas.

Características como o comprimento do corpo e das nervuras das asas foram distintas entre os grupos de fêmeas emergidas solitárias e gregárias. No entanto, a média de comprimento do corpo dos parasitóides adultos (Tabela 1) não foi estatisticamente diferente quando comparados entre machos e fêmeas de ambos os grupos ($F = 2,38$ e $1,10$; $p < 0,05$ respectivamente).

Tabela 1: Média e desvio padrão do comprimento do corpo dos parasitóides adultos solitários e gregários de *Muscidifurax* sp.

Parasitóides emergidos solitários		Parasitóides emergidos gregários	
Machos (n=30)	Fêmeas (n=30)	Machos (n=30)	Fêmeas (n=30)
$1,39 \pm 0,05$	$1,82 \pm 0,10$	$1,36 \pm 0,04$	$1,80 \pm 0,02$

O comprimento total do corpo das espécies descritas do gênero *Muscidifurax*, são respectivamente para fêmea e macho: *Muscidifurax raptor* Girault & Sanders, 1910: 2,33 e 1,73 mm; *Muscidifurax zaraptor**: 2,84 e 2,18; *Muscidifurax raptorellus**: população do Chile - 2,11 e 1,82, e população do Uruguai - 2,29 e 1,85; *Muscidifurax raptoroides**: população da Costa Rica - 2,31 e 1,78, e população do México - 2,39 e 1,98; *Muscidifurax uniraptor**: 2,15 e ausência de machos em população natural (GIRAULT & SANDERS, 1910; *KOGAN & LEGNER, 1970). De acordo com estas medidas, fica evidente que tanto as fêmeas quanto os machos do parasitóide *Muscidifurax* sp. aqui analisado são menores que os descritos até agora e se considerarmos ainda, o comportamento gregário que é observado apenas em *M. raptorellus*, a diferença no tamanho é ainda maior principalmente nos machos. No entanto, as dimensões descritas por KOGAN & LEGNER foram realizadas em parasitóides criados em hospedeiro *Musca domestica*, enquanto que o presente estudo utilizou-se de *Chrysomya putoria* o que pode ter influenciado no tamanho.

Também a idade do hospedeiro oferecido pode afetar o tamanho dos adultos emergidos. COATS (1976) verificou que usando pupas de 3 dias de idade ocorria uma leve diminuição no tamanho do adulto. Esta redução foi ainda mais drástica em pupas com 4 e 5 dias de idade, atribuindo isto a um possível decréscimo no valor nutricional da pupa que sofre um processo de esclerotização com o tempo.

A espécie parasitóide por nós observada provavelmente é menor que as já descritas no gênero, uma vez que foram oferecidos somente pupas de *Chrysomya putoria* com 24 horas durante todo o experimento, descartando a hipótese de interferência da idade do hospedeiro.

Os pupários que tiveram duas larvas de *Muscidifurax* sp. se desenvolvendo sobre o mesmo substrato e disputando espaço apresentaram indivíduos pouco menores em relação aqueles de desenvolvimento solitário, porém não houve diferença estatística entre os grupos (Tabela 1). Isto também foi observado em experimentos com *Muscidifurax raptorellus* por HARVEY *et al.* 1988 .

As médias do comprimento das nervuras das asas dos parasitóides (em milímetros) emergidos solitário e gregário (Figura 4) são demonstradas na Tabela 2. Foi verificado que ocorre uma variação entre os tamanhos para a população de comportamento solitário e gregário, sendo menores nos últimos.

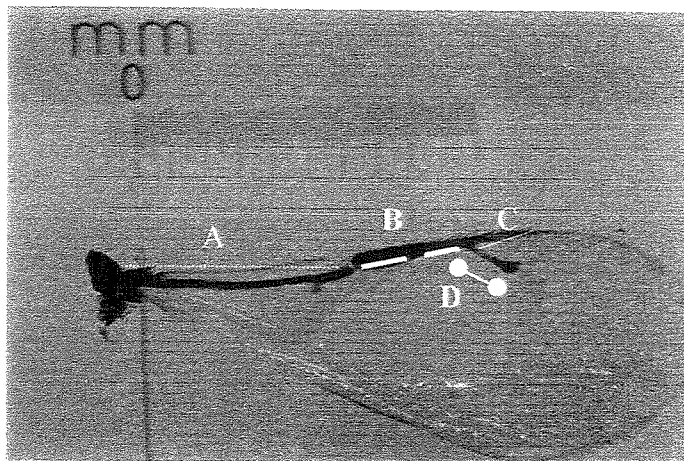


Figura 4: Asa anterior direita de fêmea *Muscidifurax* sp.: (A) veia submarginal, (B) veia marginal, (C) veia pós-marginal e (D) veia estigmal.

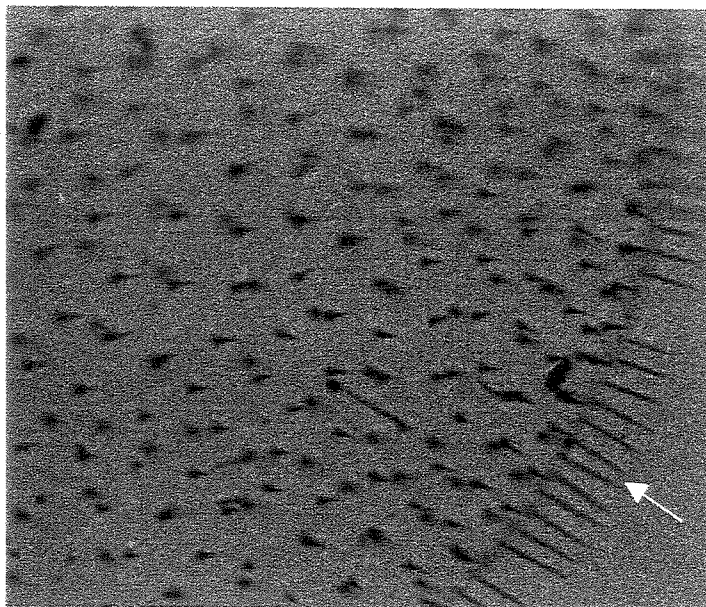


Figura 5: A seta indica a franja da asa do parasitóide *Muscidifurax* sp.

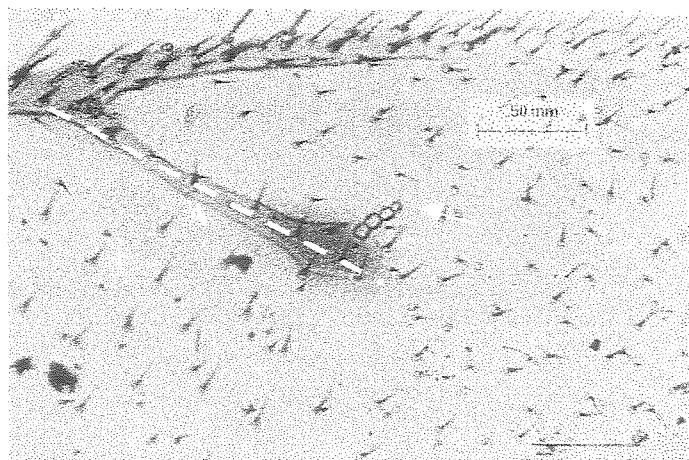


Figura 6: (A) Veia estigmal; seta indica o estigma.

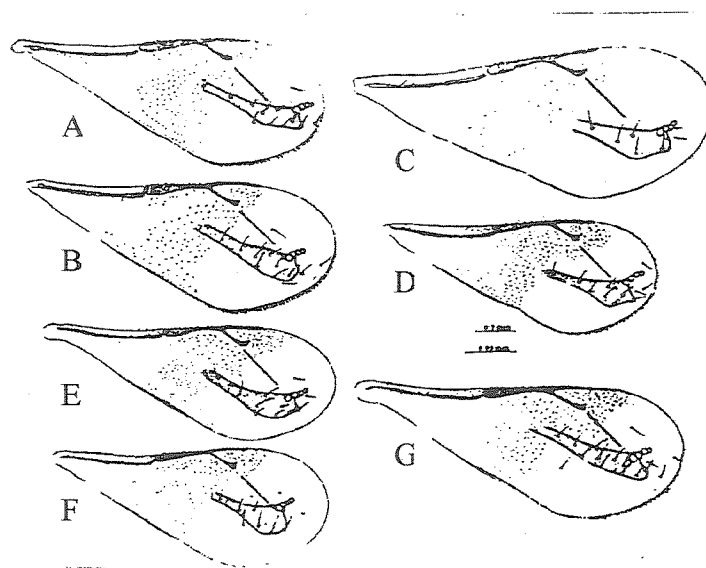


Figura 7: Prancha do estudo de Kogan & Legner (1970)- figura 9. Asa direita *Muscidifurax* spp. (A) *M. raptoroides*, México; (B) idem, Costa Rica; (C) *M. zaraptor*, (D) *M. raptor*; (E) *M. raptorellus*, Uruguai; (F) idem, Chile; (G) *M. uniraptor*.

Tabela 2: Valores médios e desvio padrão do comprimento (em milímetros) das nervuras submarginal, marginal, posmarginal e estigmal de fêmeas adultas de comportamento gregário e solitário.

Parâmetros	Veia sub-marginal	Veia marginal	Veia pós-marginal	Veia estigmal
Fêmea de comportamento solitário	0,43 ± 0,01	0,24 ± 0,00	0,11 ± 0,01	0,11 ± 0,01
Fêmea de comportamento gregário	0,40 ± 0,05	0,21 ± 0,01	0,10 ± 0,01	0,09 ± 0,01
p=2,66	F = 0,07	0,15	0,55	0,78

Características como a franja ao redor da asa (Figura 5) e ainda o estigma (porção final da veia estigmal) (Figura 6) chamam a atenção, pois não correspondem aos demonstrados para *M. raptorellus* a única espécie de comportamento facultativamente gregário ilustrada na chave de descrição de Kogan & Legner (1970). A franja foi a característica usada na chave de Kogan & Legner para dividir dois grupos; cuja a presença indica a classificação para *M. raptor* e a ausência para *M. zaraptor* ou *M. raptorellus*. No entanto, o estigma presente em *Muscidifurax* sp. o diferencia de qualquer uma das espécies descritas por Kogan & Legner. Portanto, a união de todos estes caracteres contribuem para evidenciar a ocorrência de uma especiação do parasitóide *Muscidifurax* aqui na região tropical.

I.4.1.1 -A oviposição

O procedimento de oviposição das fêmeas adultas de *Muscidifurax* sp. foi observado para descrição. A fêmea parasitóide usualmente posicionava-se superiormente ao hospedeiro no sentido póstero-dorsal e o inspecionava tateando-o com a antena e o ovipositor. Se o hospedeiro fosse aceito pelo parasitóide, usando o ovipositor, a fêmea

perfurava o pupário, colocando em seguida seus ovos sobre a superfície do hospedeiro. Os ovos recentemente colocados permaneceram aderidos sobre o integumento do hospedeiro, entre a casca do pupário e a pupa ainda em formação .

I. 4.2 - Fases imaturas

I. 4.2.1 - Ovo

O estágio de ovo foi observado logo após as 24 horas da exposição aos parasitóides adultos até 48 horas depois da ovipostura da fêmea. As médias de comprimento e largura destes ovos ($n=53$) foram respectivamente: $0,34 \pm 0,01$ e $0,09 \pm 0,02$ (milímetros - mm).

A morfologia do ovo é tipicamente himenopteriforme, sendo o córion rugoso, com exceção da porção cefálica que é lisa. (Figuras 8, 9).

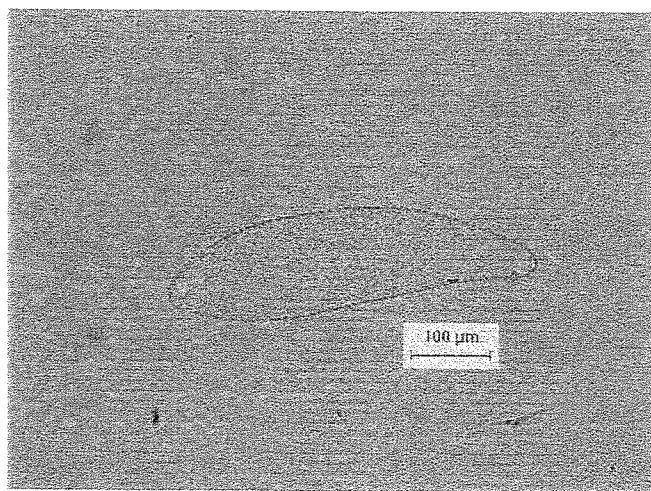


Figura 8: Ovo de *Muscidifurax* sp. procedente da região de Santa Cruz da Conceição.

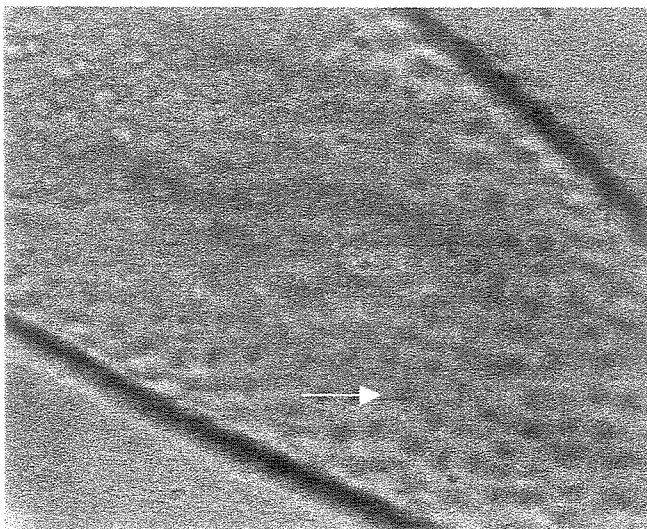


Figura 9: Superfície do ovo de *Muscidifurax* sp. preparado em lâmina. Aumento de 40 vezes em microscópio binocular. Seta indica o córion coberto por rugosidades.

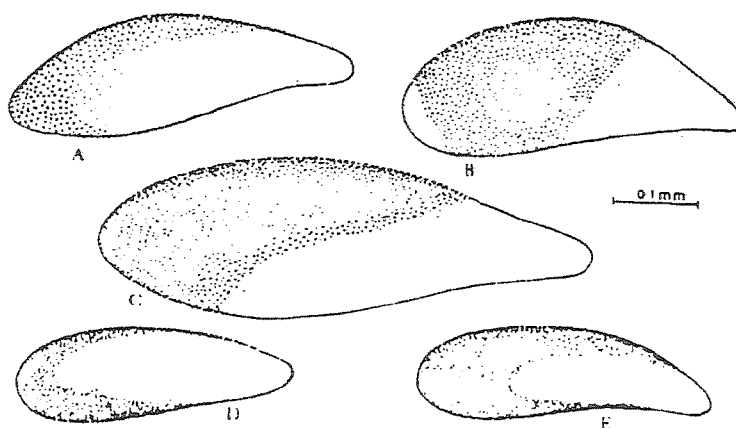


Figura 10: Prancha do estudo de Kogan & Legner (1970) - figura 15. Ovos de *Muscidifurax* spp. (A) *M. raptor*; (B) *M. raptorellus*; (C) *M. zaraptor*; (D) *M. uniraptor*; (E) *M. raptoroides*.

No interior do pupário, logo nos primeiros instantes após a ovipostura, o ovo é bastante visível por apresentar perante a luz do microscópio uma nuance esbranquiçada difusa que contrasta com o fundo amarelo-castanho do hospedeiro.

A porção translúcida do pólo cefálico é bastante visível. Esta região fica ainda mais nítida devido a uma aglomeração esbranquiçada na seção central do ovo onde se inicia a organização larval.

Com o avanço da organização da larva (aproximadamente 44 horas após a ovipostura) foi observado por transparência um arranjo irregular, branco, através do córion. O córion perde lentamente seu aspecto esbranquiçado e vai se tornando mais transparente. Isto facilitou a visualização do aglomerado que posteriormente originou a larva de primeiro estágio.

Quarenta e oito horas após a ovipostura foi observada a eclosão das larvas. A saída da larva ocorre pela região anterior do ovo, a qual permanece translúcida durante todo o desenvolvimento embrionário. A larva de primeiro estágio fica com o primeiro segmento ereto e este vai forçando a porção anterior. Enquanto isso, os outros segmentos larvais vão se movimentando até que é rompido o pólo cefálico do ovo e ocorre a saída da larva.

A descrição morfológica deste ovo está de acordo com a mencionada para ovos de pteromalídeos em geral (GAULD & BOLTON, 1988), entretanto, algumas diferenças morfológicas e biológicas foram observadas quando comparadas com descrição do gênero *Muscidifurax* proposta por KOGAN & LEGNER (1970). Estes pesquisadores relatam as seguintes dimensões dos ovos: *Muscidifurax raptor* - 0,40 X 0,12 (mm); *M. zaraptor* - 0,56 X 0,18 (mm); *M. raptorellus* - 0,39 X 0,14; *M. raptoroides* - 0,33 X 0,11 (mm); *M. uniraptor* - 0,31 X 0,10 (mm). Entre estas espécies, apenas *M. raptorellus* é descrito como usualmente gregário, e foi descrito com base em amostras provenientes do Chile (amostra tipicamente gregária) e Uruguai (amostra parcialmente gregária).

Comparando a morfologia da superfície do ovo apresentada na Figuras 10 fica evidente que em nenhum dos casos há correspondência com a superfície totalmente verrucosa por nós observada (Figuras 8 e 9). Além disso, as dimensões de comprimento e largura do ovo, se comparadas com *M. raptorellus* que é a única espécie mencionada de comportamento parcialmente gregário, percebemos que são bem diferentes, apresentando dimensões menores que este.

Em relação as demais espécies que apresentam comportamento solitário, notamos que, ou é maior ou é menor em relação às dimensões das espécies descritas neste gênero.

I.4.2.2 - Larvas

Eclosão e alimentação das larvas

A ruptura do córion com posterior saída do primeiro estágio larval (L1) ocorreu a partir do 2º dia (48 h) após a ovipostura das fêmeas. O período total de duração do estágio de larvas variou entre 15 e 18 dias.

Com 50 horas após a ovipostura a larva recém eclodida se movimenta na superfície do hospedeiro, e inicia a alimentação. As larvas foram mais comumente encontradas neste período sobre as porções do tórax ou na cabeça do hospedeiro ainda em formação (Figura 14).

A alimentação é realizada puncionando com as mandíbulas a superfície do hospedeiro. Firmemente presas a ele, as larvas extraem fluidos corpóreos. No caso de ocorrência de parasitismo gregário, as larvas permantecem em locais de alimentação distanciados entre uma e outra, não competindo diretamente pelo alimento.

I. 4.2.2.1 - Aspectos gerais da larva

A larva de primeiro estágio (L1) tem 13 segmentos e formato himenopteriforme (Figura 11).

A cutícula é transparente. O conteúdo intestinal é branco opaco antes da eclosão do ovo e permanece assim somente por um pequeno período. Após a alimentação, o conteúdo intestinal vai se tornando gradativamente amarelado, marron-claro, marron escurecido e preto.

Acúmulos periféricos de corpos gordurosos foram observados por transparência. A partir de 10 dias após a ovipostura foram notados sobre o hospedeiro estruturas esféricas escurecidas (mecônio) provenientes do esvaziamento do intestino da larva.

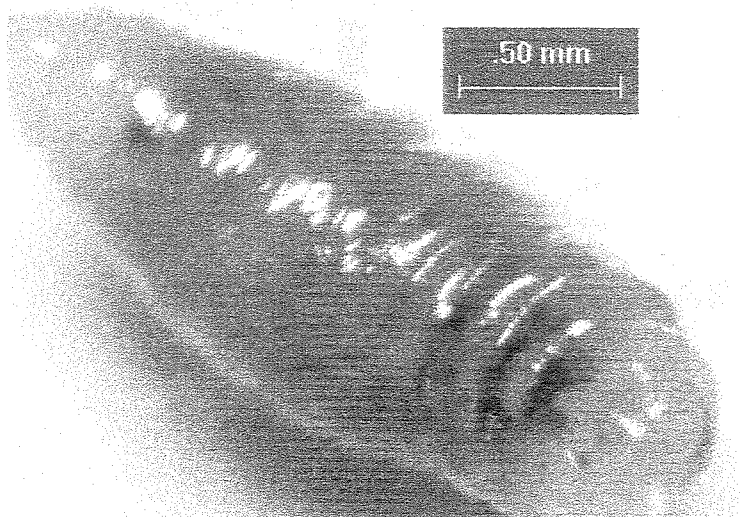


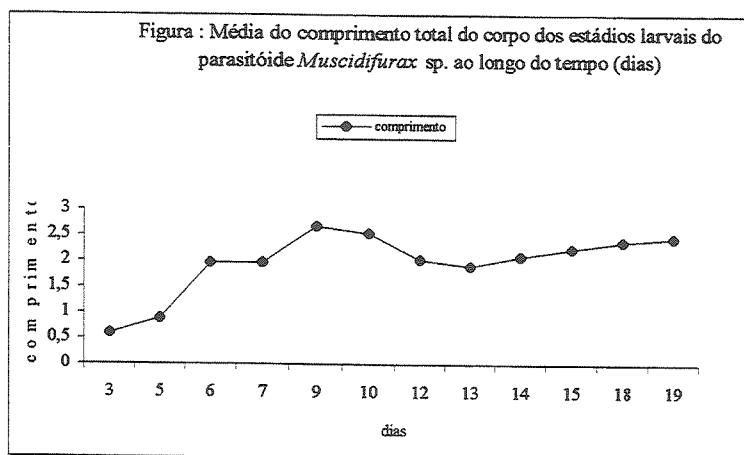
Figura 11: Estágio larval do parasitóide *Muscidifurax* sp. Vista ventral.

Como citado por THOMAZINI (1998), foi observado que os distintos estádios larvais são muito semelhantes à forma geral e também nos movimentos de LL. Também ocorre um aumento gradativo de tamanho e volume, além da cutícula ir perdendo a transparência, tornando-se opaca de um estágio a outro. COATS (1976) observando *M. zaraptor* também fez referência a estas semelhanças morfológicas das larvas.

As médias de comprimento do corpo das larvas em intervalos de 24 horas até o último estágio (Figura 12) evidenciaram que ocorre um crescimento gradativo das larvas nos primeiros períodos, porém, próximo à fase de transição larva-pupa (10 a 19 dias) há um declínio na média de crescimento, provavelmente porque nesta fase são iniciadas alterações fisio-morfológicas essenciais para o início do processo de pupação e pupariação. Uma curva semelhante foi observada pela média do peso seco de pupários de *M. domestica* parasitados com 1 ou 2 larvas de *M. raptorellus* (HARVEY& GOLS, 1998).

As larvas com 48 horas apresentaram medidas de comprimento muito variáveis, possivelmente por serem muito pequenas e devido a dificuldade de distendê-las de forma satisfatória para realização das medições. Estas acabavam curvando-se na preparação das lâminas e portanto preferimos ignorar este resultado a incorrer em erros.

Figura 12: Média das medidas de comprimento dos estádios larvais do parasitóide *Muscidifurax* ao longo do tempo (horas).



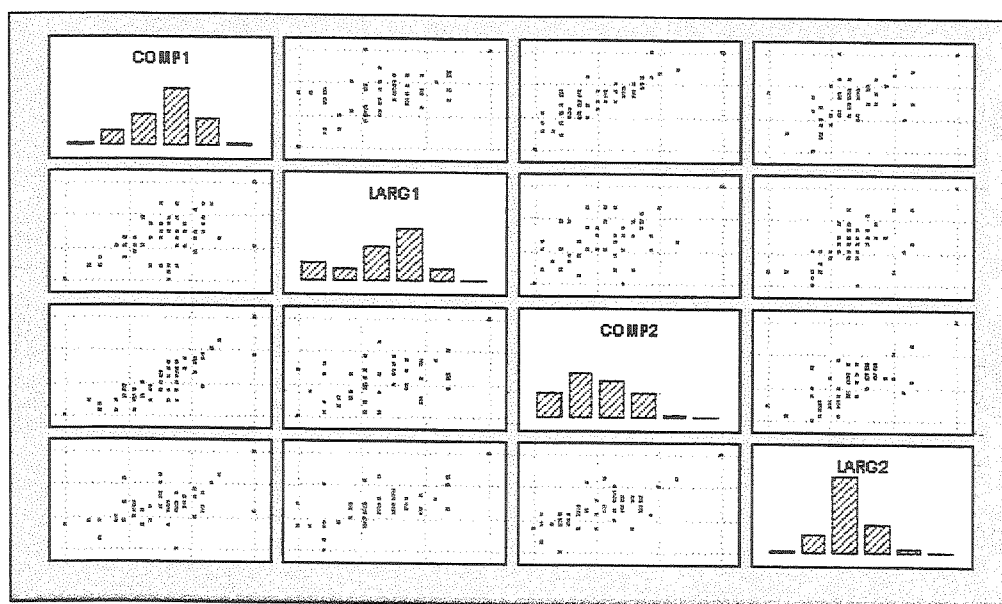
I. 4.2.2.2 - Número de estádios larvais

O número de estádios larvais foi determinado com base nas medidas mandibulares das larvas.

As medidas de comprimento e largura das mandíbulas das larvas de *Muscidifurax* sp. (Tabela 3) apresentaram simetria das variáveis com variâncias e covariâncias bastante pequenas entre todas as variáveis. As variâncias para os comprimentos foram semelhantes e praticamente o dobro das variâncias das larguras mandibulares (Figura 20).

As medidas de comprimento das mandíbulas direita e esquerda (comp 1 e comp 2, respectivamente) mostraram-se bastante correlacionadas positivamente, enquanto que as medidas da largura da mandíbula direita (Larg 1) e comprimento da mandíbula esquerda (Comp 2) e ainda, a largura da mandíbula esquerda (Larg2) e comprimento da mandíbula direita (Comp1) mostraram-se pouco correlacionadas. A segunda maior correlação encontrada foi entre as variáveis comprimento e largura da mandíbula esquerda (Comp2 X Larg 2) (Figura 13).

Figura 13. Correlações e distribuições das variáveis de comprimento e largura das mandíbulas do parasitóide *Muscidifurax* sp.



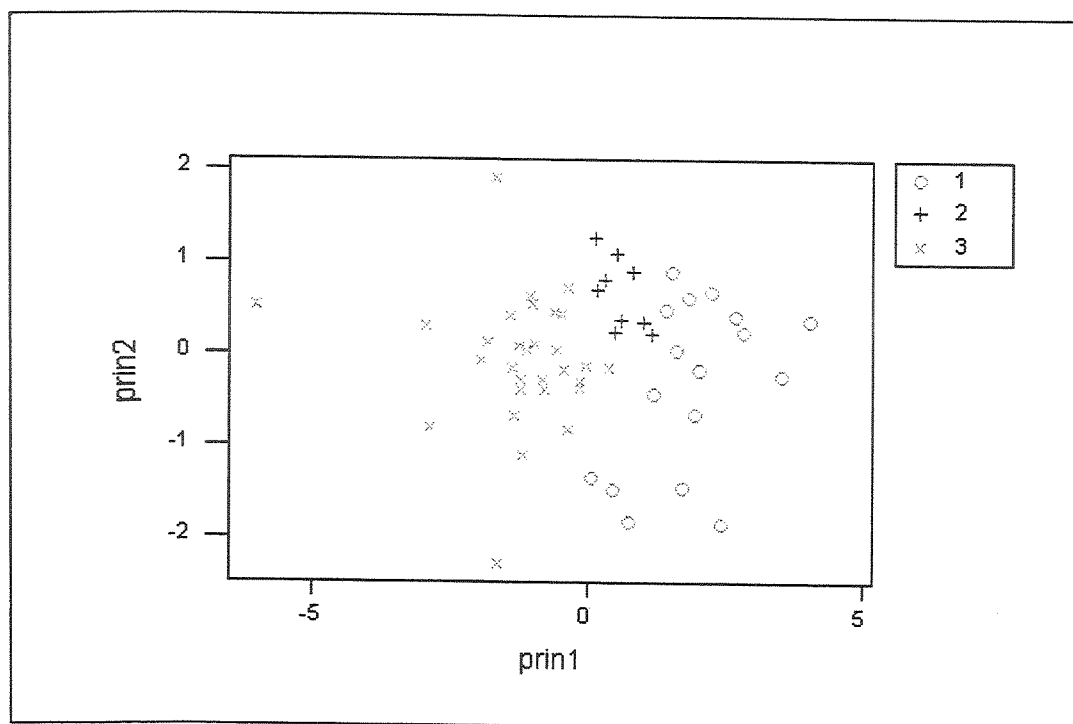
O comprimento da mandíbula direita e largura da mandíbula esquerda apresentaram-se simétricas, enquanto que, comprimento da mandíbula esquerda e largura da mandíbula direita tenderam a ter uma certa assimetria.

O número de estágio larvais de *Muscidifurax* sp. foi determinado por meio de análise estatística, pelo método de procedimento hierárquico de agrupamento que não exige um conhecimento prévio do número de grupos, e o método Ward (JOHNSON & WICHERN, 1992; SHARMA, 1996), que consiste em minimizar a soma de quadrados dentro dos grupos.

Dados da literatura demonstram que de acordo com as medidas mandibulares ou das cápsulas cefálicas as larvas das espécies de *Muscidifurax* podem apresentar três ou quatro estádios larvais. THOMAZINI (1998) pela distribuição de frequências das medidas da cápsula cefálica das fases larvais de *M. uniraptor* determinou como sendo quatro o número de estágios. COATS (1976), pesquisando *M. zaraptor*, também observou quatro instares larvais através das medidas das cápsulas cefálicas evidenciando quatro diferentes classes na distribuição de frequências. Com este procedimento ambos os autores, observaram um estágio larval a mais que o descrito para as espécies da chave de KOGAN & LEGNER (1970) (Figura 15) e também que a espécie por nós estudada (Figura 16). No entanto, a

distribuição de frequência das medidas de comprimento das mandíbulas de *Muscidifurax* sp. também determinaram 3 estágios larvais.

Figura 14: Análise de agrupamento e distribuição das larvas em grupos de acordo com as medidas mandibulares.



Os três grupos demonstrados na figura 14 classificam as larvas pelo tamanho e forma das mandíbulas. Os pontos em vermelho representam as larvas que possuem as menores mandíbulas, os pontos em azul designam as larvas que possuem mandíbulas mais largas e menos compridas e os pontos representados em verde representam as larvas que possuem as maiores mandíbulas.

Teoricamente, o grupo 1 representaria os parasitóides em desenvolvimento que se encontram no primeiro estágio larval, o grupo 2 representa o segundo estágio e, o grupo 3, o terceiro estágio.

Usando o pacote estatístico MINITAB para realização dos cálculos, foi suposta a homocedastecia para o uso da função linear, obtendo a Tabela 4.

Tabela 3. Resumo da classificação em grupos de acordo com os ínstaes larvais.

Colocado no grupo:	Grupo verdadeiro:		
	1	2	3
1	15	0	0
2	2	13	3
3	0	0	29
N Total	17	13	32
N Correto	15	13	29
Proporção	0,882	1,000	0,906

Assim, foi verificado que existem dentro da amostra analisada, 15 larvas no primeiro grupo, 13 no grupo 2 e 29 no grupo 3. E também que das 62 observações, apenas 5 estavam mal classificadas, ou seja, aproximadamente 8% das medidas mandibulares.

Das larvas distribuídas dentro do primeiro grupo, 88,2% foram classificados corretamente, pois 2 das observações pertenciam realmente ao grupo 2.

No grupo 2 houve 100% de classificação correta. E no grupo 3 houve um acerto de 90,6%, pois 3 das observações classificadas neste grupo pertenciam realmente ao grupo 2.

Assim fica caracterizado que *Muscidifurax* sp. em hospedeiro *C. putoria* tem 3 estádios larvais de desenvolvimento, e apresenta formato da mandíbula e gancho diferente das espécies descritas neste gênero.

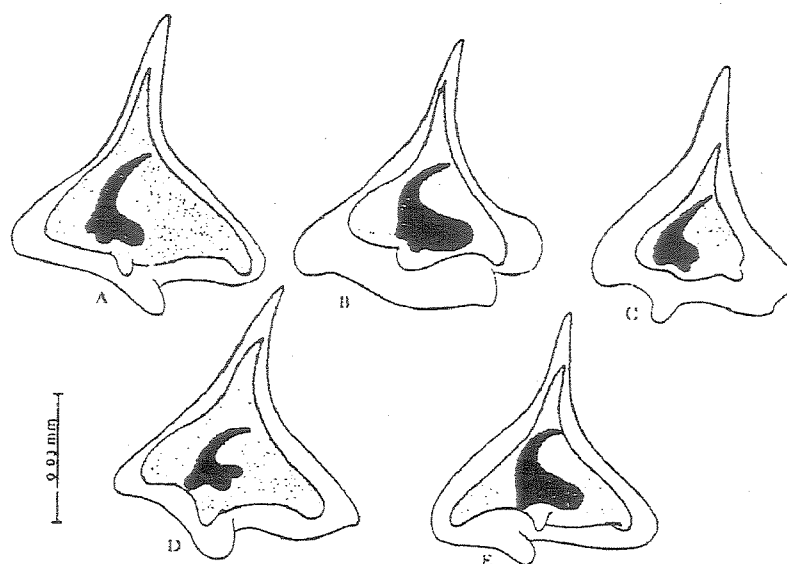


Figura 18: Prancha do estudo de Kogan & Legner (1970) – figura 16. Mandíbulas das larvas. 1(preto), 2(cinza), 3(branco) de *Muscidifurax* spp. (mandíbulas dos 3 instares superpostos). (A) *M. zaraptor*; (B) *M. raptor*; (C) *M. uniraptor*; (D) *M. raptorellus*; (E) *M. raptoroides*.

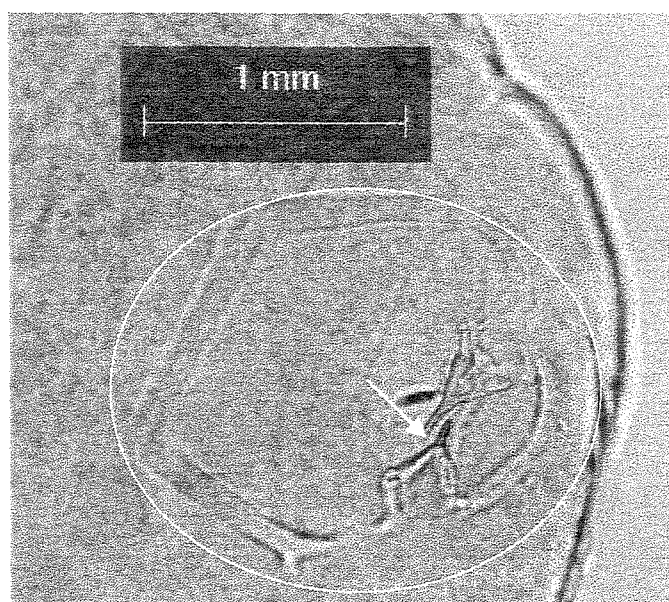


Figura 16: O círculo indica o vestíbulo oral de uma larva de *Muscidifurax* sp. com 8 dias de desenvolvimento. Seta: Gancho da mandíbula (pontos extremos mais escurecidos- início da esclerotização).

I. 4.2.3 - Pupa

A duração do estágio de pupa foi em média de 9 a 13 dias.

Os parasitóides começaram a serem encontrados no estágio de pupa a partir do 10º dia contado a partir da exposição dos pupários às fêmeas.

O início da fase de pupa é caracterizada pela ausência de movimentos, coloração de tom claro de branco-amarelado, com visualização bem delimitada da cabeça, antenas, mandíbulas, pernas e abdome segmentado (Figura 17).

Nesta fase, o mecônio já foi eliminado e o intestino está limpo e portanto não é visível. Após entrarem na fase de pupa os espécimes permanecem com esta aparência por aproximadamente 72 horas.

Com 13 a 15 dias de desenvolvimento é observado o início de pigmentação nos olhos e mandíbulas (tom avermelhado) (Figura 17). Estas características permanecem até o 17º dia de desenvolvimento, quando se soma o escurecimento da cabeça e tórax (Figura 18).

Na face ventral do abdome nota-se que uma porção intermediária (entre o término do tórax e a região final do abdome que se encontra escurecida) adquire uma coloração marrom-amarelada a qual persistirá na fase adulta.

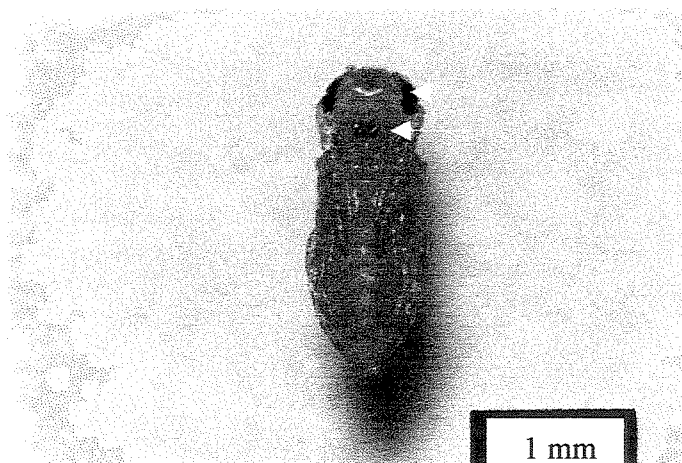


Figura 17: Pupa parasitóide *Muscidifurax* sp. em posição ventral com 14 dias de desenvolvimento. Setas: Acúmulo de pigmentação entre as mandíbulas e nos olhos.

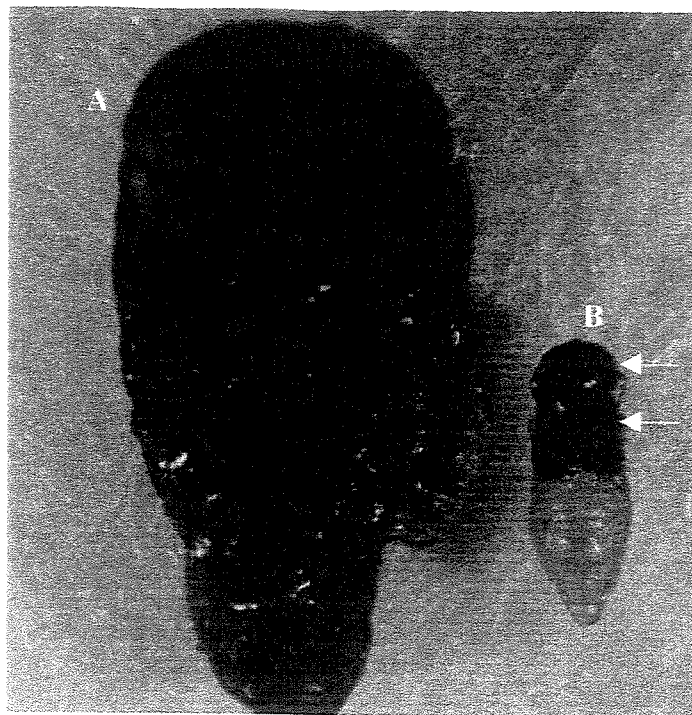


Figura 18: (A) Hospedeiro *C. putoria* ; (B) Pupa do parasitóide *Muscidifurax* sp. em estágio de pupa com 18 dias de desenvolvimento. Seta: estágio avançado da pigmentação com escurecimento da cabeça e tórax do parasitóide. Foto original aumento 12 vezes.

Segundo KOGAN & LEGNER (1970), o tempo de desenvolvimento na fase de pupa para as espécies de *Muscidifurax* varia entre 10 e 12 dias.

GERLING & LEGNER (1968) constataram em *Spalangia cameroni* que podem haver diferenças de duração no tempo de desenvolvimento para machos e fêmeas. Estas, podem ocorrer durante os períodos iniciais dos ínstaros larvais mas, nesta fase, ainda não são distinguidos os sexos.

Em *Muscidifurax* sp. acreditamos que o mesmo aconteça uma vez que a emergência dos machos antecedeu em 3 dias a emergência das fêmeas.

CAPÍTULO II

TABELA DE VIDA E DE FERTILIDADE DE *Muscidifurax* sp . (HYMENOPTERA: PTEROMALIDAE) EM HOSPEDEIRO *Chrysomya putoria* (DIPTERA: CALLIPHORIDAE).

II.1 - Resumo

Uma tabela de vida e de fertilidade foi construída com dados obtidos em laboratório pelo acompanhamento do comportamento reprodutivo de fêmeas parasitóides *Muscidifurax* Girault & Sanders em hospedeiro *Chrysomya putoria* (Wiedemann). Entre as fêmeas de uma mesma população simpátrica, dois padrões de comportamento reprodutivo, unicamente solitário e ocasionalmente gregário, foram observados. Todos os parâmetros biológicos foram avaliados separadamente para cada grupo de fêmeas (solitárias e gregárias). A avaliação da taxa reprodutiva e potencial de crescimento populacional destes parasitóides demonstrou que esta espécie apresenta um bom potencial reprodutivo para o controle desta mosca em aviários.

II. 2 -Introdução

O conhecimento do número de filhos que um inseto parasitóide é capaz de produzir ao longo da sua vida constitui um importante dado na avaliação do comportamento biológico da espécie, pois quanto maior o número de filhos produzidos maior será a chance de eliminar hospedeiros. Dentro deste contexto, as tabelas de vida e de fertilidade são de grande valia, porque permitem compreender a dinâmica populacional de uma espécie (CAREY, 1993). Elas constam de uma tabela preparada para condensar os dados essenciais de uma população com relação à taxa de mortalidade, sobrevivência e esperança de vida (longevidade) da espécie. De maneira prática, tais tabelas podem contribuir na avaliação prévia de uma espécie designada ao uso como agente de controle biológico por estimarem

os valores das taxas intrínsecas de crescimento (r_m) deste organismo em uma determinada condição ambiental (BIRCH, 1948). Como o controle biológico tem por meta regular o tamanho da população dos hospedeiros ou pragas, a compreensão das relações entre hospedeiros e parasitóides através do conhecimento da biologia reprodutiva das espécies envolvidas é de fundamental importância (De BACH, 1943). A taxa de sobrevivência e de reprodução de um ser vivo são analisados no acompanhamento do ciclo de vida da espécie. A fertilidade, longevidade e o tempo de desenvolvimento constituem a taxa intrínseca de crescimento e são estes os parâmetros analisados em uma tabela de vida.

O estudo do parasitóide *Muscidifurax* sp. (Hymenoptera: Pteromalidae), usando como hospedeiro o díptero sinantrópico *Chrysomya putoria* (Diptera: Calliphoridae) na avaliação das etapas do ciclo de vida e comportamento deste parasitóide, foi realizado em condições de laboratório, permitindo a construção da tabela de vida e de fertilidade para esta população de parasitóides proveniente da região de Santa Cruz da Conceição (21° 59'S e 47° 21'O e 597m) - SP. As vespas do gênero *Muscidifurax* são parasitóides pupais de vários dípteros e atuam como importantes agentes de controle de moscas que se criam em matéria orgânica em decomposição (KOGAN & LEGNER, 1970; AXTELL & ARENDS, 1990).

Este gênero de parasitóides foi descrito por GIRAULT & SANDERS (1910) de espécimes obtidos em Champaign-Urbana, Illinois sendo apenas descrita a espécie *Muscidifurax raptor*. KOGAN & LEGNER (1970), revisaram o gênero e incluíram uma nova descrição para *M. raptor* e ainda adicionaram mais 4 espécies: *M. zaraptor*, *M. uniraptor*, *M. raptorellus*, *M. raptoroides*. Atualmente têm sido realizados estudos para caracterizar melhor este gênero, porém algumas controvérsias no comportamento reprodutivo destes parasitóides têm sido diagnosticadas (LEGNER, 1987). Neste sentido, a realização de estudos aprofundados do comportamento reprodutivo podem contribuir para um melhor entendimento da sua biologia.

II. 3 - Material e métodos

Coleta dos dados e organização

A colônia de parasitóides *Muscidifurax* sp. e hospedeiros *C. putoria* utilizados neste estudo foi estabelecida e mantida da maneira descrita no capítulo I.

Vinte e sete fêmeas do parasitóide *Muscidifurax* sp. com 24 horas de idade, geração F1, foram coletadas aleatoriamente e acompanhadas durante todo o período de vida.

As fêmeas foram colocadas juntamente com um macho de mesma idade e geração, dentro de tubos plásticos com 3 cm de altura e 1 cm de raio vedados com tampa de rosquear. Foram oferecidos diariamente 10 pupários de *Chrysomya putoria* (hospedeiro) com 24 ± 1 hora, contados a partir da pupariação, e estes ficaram expostos aos parasitóides por 24 horas. Este procedimento foi realizado até a morte das fêmeas. Os machos foram retirados no 2º dia.

Diariamente, os hospedeiros foram removidos e colocados, individualmente, em cápsulas nº 00 sendo deixados em copos plásticos tampados com algodão. Todo o experimento foi realizado em câmara de germinação à temperatura de 25 ± 1 ° C e umidade relativa controlada em $70 \pm 10\%$, e fotoperíodo 12:12 horas.

A partir do 10º dia após a exposição, os pupários foram checados com anotação dos seguintes parâmetros: comportamento reprodutivo da fêmea maternal (se gregário ou solitário), longevidade, taxa de sobrevivência e mortalidade das fêmeas-mães, progênie (número de indivíduos emergidos), razão sexual, número de hospedeiros abortados, total de hospedeiros nascidos e distinção das fêmeas maternais em grupos de fecundadas ou não fecundadas de acordo com a progênie produzida ao longo de sua vida.

Os adultos de *C. putoria* emergidos (hospedeiros não parasitados) e os pupários vazios (hospedeiros abortados), após contabilizados, foram descartados.

A porcentagem de sobrevivência dos parasitóides no estágio imaturo foi calculada expondo-se lotes de pupários de *C. putoria*, nas mesmas condições especificadas acima, a fêmeas do parasitóide *Muscidifurax* sp. Após o contato de 24 horas, os pupários foram removidos e, diariamente, 20 destes foram dissecados sob microscópio estereoscópico, com aumento de 30-40 vezes, para verificação da sobrevivência das formas imaturas.

A viabilidade dos hospedeiros *C. putoria* oferecidos aos parasitóides foi avaliada através da montagem de um pote controle contendo unicamente 50 pupários, retirados da mesma amostra oferecida diariamente, e anotando a emergência das moscas adultas.

Construção da tabela de vida:

A tabela de vida foi construída separando as fêmeas parasitóides em dois grupos distintos de acordo com comportamento reprodutivo: um grupo de fêmeas de comportamento ocasionalmente gregário (n=14) e um grupo de fêmeas de comportamento solitário (n=13).

Os parâmetros da tabela de vida definidos por BIRCH (1948) foram calculados usando o programa LIFE 48 BASIC de ABOU-SETTA *et al.* (1986), onde mx (número de progênes fêmeas por fêmea-mãe) e lx (proporção de fêmeas-mães sobreviventes na idade x) foram previamente calculados e inseridos no programa. De acordo com BIRCH (1948) a taxa reprodutiva (R_0) é calculada através da somatória de $l_x m_x$; a taxa máxima de crescimento (r_m) é dada pela fórmula: $\sum e^{-rx} l_x m_x = 1$. O tempo de geração (T) é calculado por $T = \log^e (R_0) / r_m$.

A taxa de crescimento (r_m) é dependente da fertilidade, longevidade e tempo de desenvolvimento do inseto. Sabendo-se que estas características são afetadas pelo ambiente, vale ressaltar que variações de temperatura, umidade, idade, espécie do hospedeiro entre outros fatores, podem moderadamente modificar os resultados. Por isso, procurando-se evitar ao máximo situações adversas, os experimentos foram realizados em condições controladas e de poucas variações.

Para obter a taxa de crescimento (r_m) é necessário o conhecimento da proporção de indivíduos vivos (l) em uma determinada idade (x), ou seja lx. Por meio da progênie de fêmeas (m) produzidas em cada idade (x) da mãe, obtém-se a taxa de fecundidade (mx). Com os resultados de lx e mx é possível calcular a taxa reprodutiva (R_0) sabendo-se através desta o aumento da população em cada geração. A taxa intrínseca de crescimento natural (r_m) foi determinada por $\sum e^{-rx} l_x m_x = 1$. A razão finita de aumento (λ) é o número de vezes em que a população multiplica em uma unidade de tempo (e^m).

Além destes parâmetros, foram determinados também, o TD (tempo que a população leva para duplicar em número ($TD = \ln(2)/r_m$)); o DH (taxa de destruição de hospedeiros) obtido por $\sum e^{-Tx} l_x dx = 1$, onde dx é porcentagem de hospedeiros destruídos (sem emergência de parasitóide ou mosca) por fêmea viva por dia de oferecimento (LEGNER, 1979). A destruição dos pupários hospedeiros foi estimada por comparação com o grupo controle de pupários (pupários sem contato com parasitóide) usando a fórmula de ABBOTT'S (1925). Também foi determinada a entropia (H), medida da heterogeneidade gerada através da observação da distribuição de mortes dos parasitóides por período de tempo (idade), dada pela fórmula:

$$H = \sum_{x=0}^w e_x d_x / e_o, \text{ onde } e_o \text{ é calculado por } \sum_{x=0}^w l_x; \text{ e o valor de } dx \text{ é calculado por:}$$

$dx = l_x - l_{x+1}$ (diferença do número de sobreviventes em cada idade) (CAREY, 1993).

Tratamento estatístico:

MAIA (1997) chama a atenção que tais parâmetros populacionais, estimados a partir de uma amostra aleatória da população, têm um certo grau de incerteza, o qual é expresso através da variância da estimativa e que o conhecimento desta variância é essencial para comparação dos resultados com outros trabalhos. No entanto, como não existem valores dos parâmetros observados para cada inseto, a análise de variância simples, através do quadrado médio do resíduo, não pode ser feita. Desse modo, as variâncias dos valores dos parâmetros da tabela de vida foi obtida através da estimativa "jackknife".

Em alguns casos quando os resultados do modelo experimental impossibilitam uma aproximação para cálculo do erro padrão, para as bases desta estimativa é sugerido o uso do método "Jackknife" (HINKLEY, 1983). Este método foi primeiro proposto por QUENOUILLE (1956) e modificado posteriormente por TUKEY (1958), sendo mais usado para estimativa de variância e tendência da estimativa.

MEYER *et al.* (1986) aplicou este método para estimar a variância para o parâmetro r_m (taxa de crescimento da população), e MAIA *et al.* (2000) sugere sua aplicação em inferências estatísticas para todos os parâmetros da tabela de vida.

O procedimento para a análise é baseado em recalculando os parâmetros das amostras retirando um estimador de cada vez e em seguida retornando-o, e assim sucessivamente. Este é usado para quantificar a incerteza associada com o parâmetro estimado, como uma alternativa para procedimentos analíticos de casos nos quais haveria a necessidade de uma derivação matemática muito complicada.

Os cálculos para estimativa "jackknife" seguiram as fórmulas descritas em MAIA *et al.* (2000).

Inicialmente, a estimativa de R_o , r_m , T , e λ foi obtida para cada grupo (gregário ou solitário), com n_g = número de fêmeas total de cada grupo, usando o programa LIFE 48 BASIC de ABOU-SETTA *et al.* (1986) sem o procedimento "jackknife". Estes serão descritos como $R_{og}^{(o)}$, $r_{mg}^{(o)}$, $T_g^{(o)}$, e $\lambda_g^{(o)}$. Em seguida, o mesmo procedimento foi repetido, porém agora inserindo os valores obtidos com a exclusão uma fêmea de cada vez ($n_g - 1$ fêmea) e recalculando os parâmetros. Estes serão nomeados $R_{og}^{(i)}$, $r_{mg}^{(i)}$, $T_g^{(i)}$, e $\lambda_g^{(i)}$, sendo i = identificação de cada fêmea excluída.

Importa salientar que a fêmea excluída dos cálculos em seguida retornava a amostra com posterior exclusão de outra, e assim sucessivamente até obtermos tabelas com a exclusão e retorno de todas as fêmeas.

Para cada parâmetro i , pseudo-valores foram calculados para cada parâmetro, subtraindo da estimativa obtida no passo zero ($R_{og}^{(o)}$, $r_{mg}^{(o)}$, $T_g^{(o)}$, e $\lambda_g^{(o)}$) da estimativa obtida no passo i ($R_o^{(i)}$, $r_m^{(i)}$, $T^{(i)}$, e $\lambda^{(i)}$), sendo definido do seguinte modo:

$$PSV R_{og}^{(i)} = n_g \times R_{og}^{(o)} - (n_g - 1) \times R_{og}^{(i)}$$

Depois de calcular todos os n_g pseudo-valores para R_{og} , para os dois grupos (solitário e gregário), estimativas "jackknife" da média ($Ro'g$), variância [$VAR(Ro'g)$] e erro padrão [$EP(Ro'g)$] foram obtidos respectivamente pelas seguintes equações:

$$Ro'g = \sum_{i=1}^{n_g} \frac{PSVRO_g^{(i)}}{n_g}$$

$$EP(Ro'g) = \sqrt{\frac{VAR(Ro'g)}{n_g}}$$

$$VAR(Ro'g) = \frac{\sum_{i=1}^{n_g} (PSVRO_g^{(i)} - Ro'g)^2}{(n_g - 1)}$$

$$Ro'g \pm t_{v, \alpha/2} \times EP(Ro'g)$$

Onde $v = ng - 1$ e $t_{v, \alpha/2}$ é o percentil de 100 ($\alpha/2$) da distribuição t de Student com v graus de liberdade.

A construção dos intervalos de confiança são descritos somente para R_{og} , no entanto, procedimentos similares foram seguidos para o cálculo de todos os outros parâmetros.

A comparação dos parâmetros entre os grupos solitário e gregário foi obtida por meio do Teste T de Student para amostras independentes com diferentes variâncias, como demonstrado em MAIA *et al.* (2000) através da fórmula:

$$t_{ab} = \frac{Ro'a - Ro'b}{\sqrt{\frac{Var(Ro'a)}{na} + \frac{Var(Ro'b)}{nb}}}$$

Onde a e b correspondem aos valores encontrados para os parâmetros dos grupos de fêmeas de comportamento solitário ou gregário, estabelecidos conforme o padrão de ovipostura das fêmeas maternas.

II. 4 - Resultados

II. 4. 1 - Taxa de emergência dos adultos *C. putoria*.

O controle dos hospedeiros, realizado diariamente e mantido nas mesmas condições experimentais, demonstrou um total de 98% de emergência de moscas adultas.

II. 4 .2 -Taxa de destruição de hospedeiros *C. putoria*.

Os insetos parasitóides são conhecidos por destruírem significativamente mais hospedeiros do que eles utilizam efetivamente com o propósito reprodutivo, investigando o hospedeiro de preferência, alimentando-se sobre este hospedeiro, ou devido ao parasitismo abortado (De BACH, 1943). Na natureza, as taxas de parasitismo variam consideravelmente e, em alguns casos, os hospedeiros coletados não produzem nem mosca

e nem parasitóides, e a mortalidade do hospedeiro surge da atividade primeira de provar ou alimentar-se deles (LEGNER & GERLING, 1967). Desta forma, apenas os dados de potencial reprodutivo computados para o parasitóide não promovem adequada informação para julgar uma espécie quanto à efetividade na redução dos hospedeiros.

Os parasitóides *Muscidifurax* sp. apresentaram a taxa de destruição de hospedeiros (DH) de 0,05 no grupo de fêmeas solitárias e 0,03 no grupo de fêmeas gregárias, sendo significativamente diferentes entre os grupos ($t = -4,62$; $p < 0,001$; $\alpha = 0,05$). Estes valores acentuam as diferenças de comportamento entre os dois grupos de fêmeas, uma vez que deixa claro que as fêmeas de comportamento solitário apesar de terem um padrão de ovipostura mais reduzido possuem um maior impacto de exploração e conseqüente destruição de hospedeiros.

II. 4.3 - Sobrevivência e mortalidade dos parasitóides

A porcentagem de sobrevivência dos parasitóides nos estágios imaturos foi de aproximadamente 97%, no entanto, fazemos uma ressalva a este resultado devido à dificuldade de determinação na prática, de indícios de mortalidade nas fases de ovo e larva jovem.

A longevidade média dos adultos foi respectivamente, para fêmeas fecundadas solitárias e gregárias, 10,5 e 9,4 dias e, para as não fecundadas, 9,5 e 10,5 dias. Não houve diferença significativa nestas médias de longevidade ($T = 1,29$; $gl = 26$; $p = 0,207$). O maior tempo de sobrevivência ocorreu no grupo de fêmeas de comportamento solitário, chegando alguns indivíduos a viverem até 19 dias, fazendo com que a média de sobrevivência fosse de 10,5 dias para as fêmeas fecundadas e 9,5 para as não fecundadas.

A taxa de mortalidade aumenta consideravelmente 14 dias após a emergência, no grupo de fêmeas de comportamento solitário, e após o 7º dia nas de comportamento gregário. A mortalidade de 50% das mães-parasitóides foi atingida aos 11 dias no grupo de fêmeas gregárias e 10,3 dias no grupo de fêmeas de comportamento solitário.

Houve pequena diferença nas taxas de sobrevivência dos dois grupos. O grupo de fêmeas solitárias teve alguns indivíduos chegando a viver até 19 dias, enquanto as gregárias

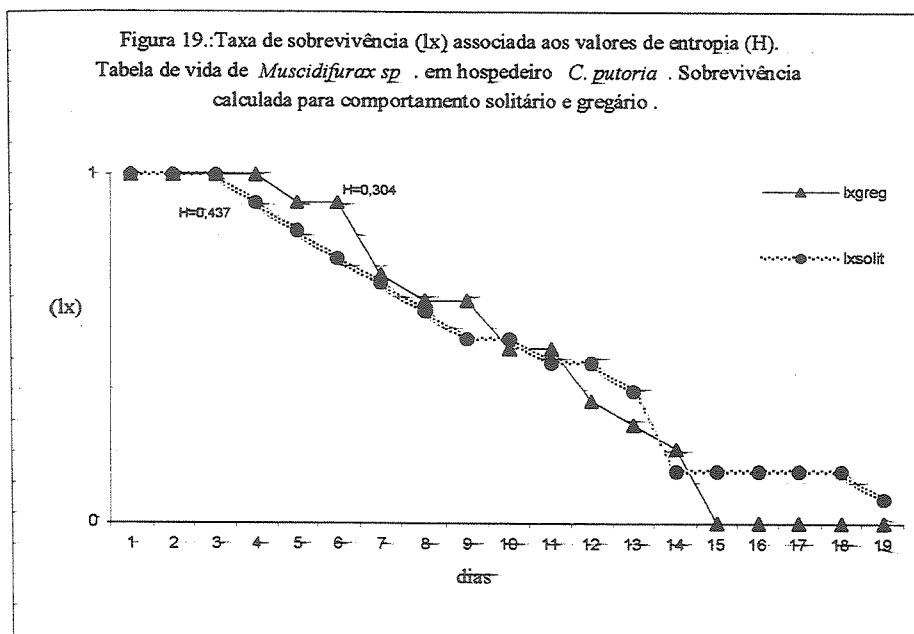
sobreviveram no máximo 14 dias. A razão da mortalidade de fêmeas, em intervalos de 24 horas, foi maior no grupo de fêmeas gregárias.

II. 4.4 - Entropia (H)

Em geral, o cálculo da entropia (H) serve como uma caracterização do padrão de sobrevivência. Ela mede a variabilidade da distribuição de mortalidade dentro de uma população. Um tipo geral de curva de sobrevivência é fixo de cada espécie, entretanto, a convexidade da curva é bastante sensível às condições de ambiente e à constituição genética da população (DEMETRIUS, 1978). Este fato sugere que um tipo geral de tabela de vida pode providenciar informações sobre a variabilidade genética da população, a variação de fatores ambientais infringidos sobre esta população e a incidência de eventos randômicos durante o tempo de vida de diferentes indivíduos.

Três padrões básicos de curvas de sobrevivência foram propostos por DEMETRIUS: Tipo I: onde todos os indivíduos da população atingem o máximo de longevidade fisiológica. Tipo II: a taxa de mortalidade dos indivíduos é independente da idade, e Tipo III: onde ocorre alta mortalidade nos períodos precoces da vida, porém a esperança de vida aumenta com a idade dos sobreviventes.

O cálculo da entropia dos parasitóides *Muscidifurax* sp. resultou em $H = 0,43$ no grupo de fêmeas solitárias e $H = 0,30$ no grupo de fêmeas gregárias, mostrando que existe uma pequena diferença nos padrões de distribuição de mortalidade destes espécimes. Estes valores produzem uma curva semelhante a do tipo II (Figura 19), descrevendo uma grande variação interindividual na idade de morte dos parasitóides, provavelmente devido à variabilidade genética individual.



II. 4.5 - Produtividade nas fêmeas parasitóides fecundadas e não fecundadas

Não houve período de pré-oviposição. Todas as fêmeas iniciaram a ovipostura logo no primeiro dia de vida.

As fêmeas utilizadas neste estudo alcançaram sua máxima produtividade em períodos distintos. As fêmeas maternas fecundadas e não fecundadas de comportamento solitário, e as não fecundadas de comportamento gregário tiveram produtividade máxima entre o 8º e 9º dia de vida, enquanto as gregárias fecundadas o fizeram no 3º dia (Figuras 20 a 23).

Até o 5º dia de vida já havia sido produzido pelas fêmeas de comportamento solitário e gregário, pelo menos 50% do total de descendentes, exceto pelas fêmeas não fecundadas gregárias que atingiram esta produtividade somente no 7º dia.

O número médio de parasitóides produzidos, após 24 horas, por fêmea solitária fecundada foi 1,14 e não fecundada 1,50. Enquanto que as fêmeas gregárias fecundadas foi 3,53 e não fecundadas, 4,52.

O tempo médio de emergência dos adultos foi no grupo emergido solitário de 22,1 dias e, no grupo emergido gregário de 29,6 dias. Não houve diferença significativa entre os grupos ($F=0,05$ $p < 0,05$).

Figura 20 : Progênie produzida por fêmeas de *Muscidifurax* sp.
de comportamento solitário (fecundadas)
(n=7 fêmeas)

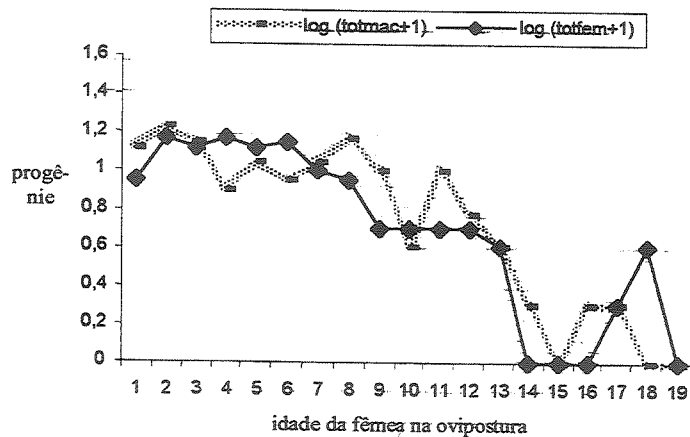


Figura 21 : Progênie produzida por fêmeas de *Muscidifurax* sp.
de comportamento reprodutivo gregário (fecundadas)
(n=10 fêmeas)

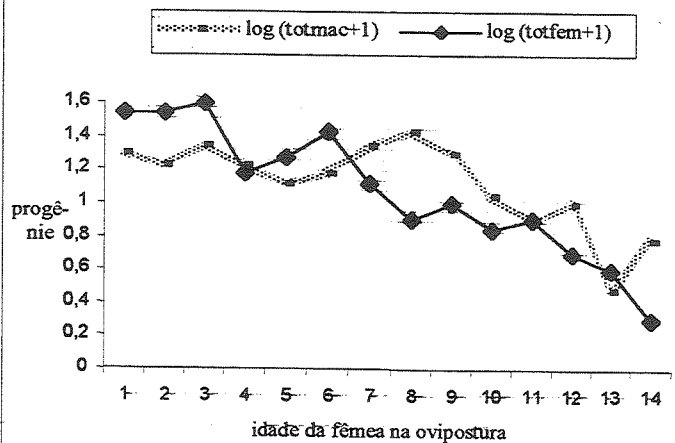


Figura 22 : Progenie produzida por fêmeas de *Muscidifurax* sp.
de comportamento solitário
(não fecundadas) (n = 6 fêmeas)

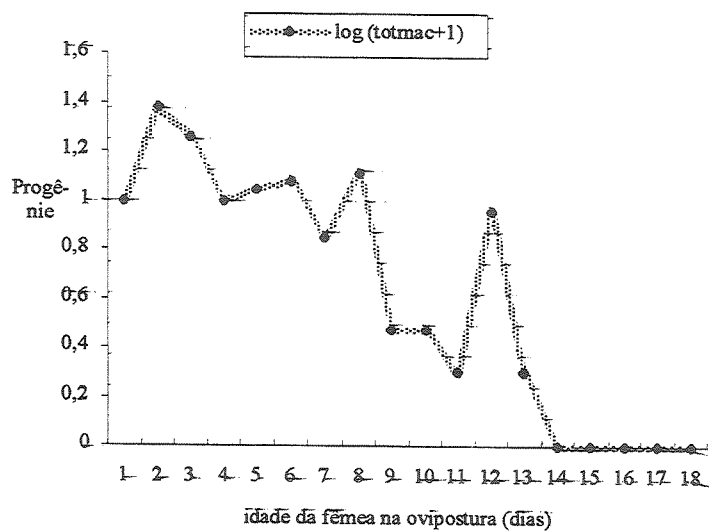
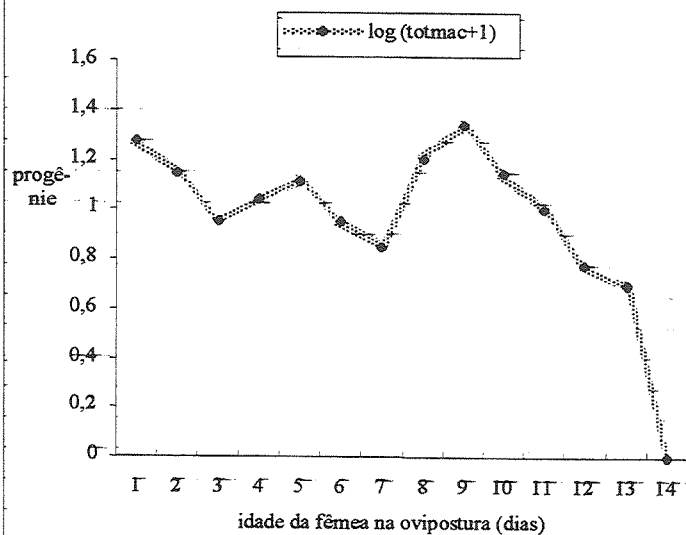


Figura 23 : Progenie produzida por fêmeas de *Muscidifurax* sp.
de comportamento gregário
(não fecundadas) (n = 4 fêmeas)



II. 4. 6 - Fecundidade

A taxa de fecundidade diária é calculada pelo número de filhas nascidas no dia x dividido número de mães vivas nesse dia.

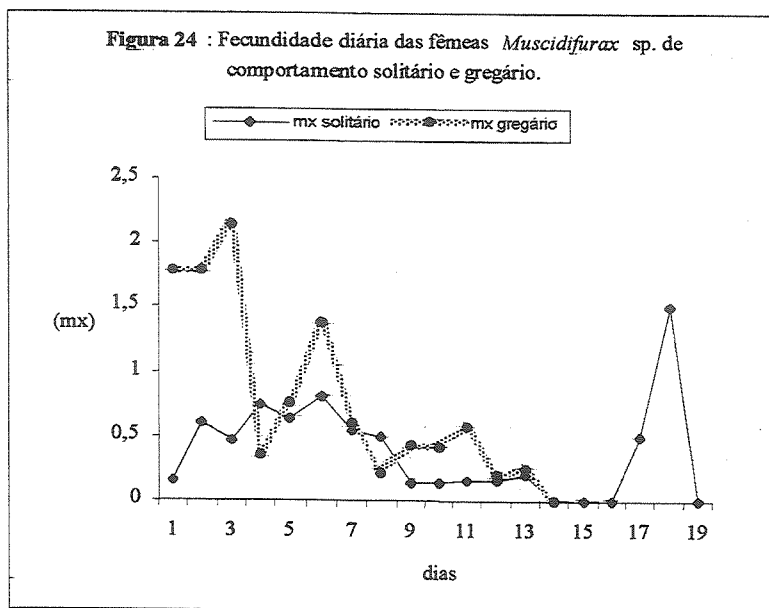
~~As fêmeas maternais solitárias tiveram taxa de fecundidade variando de forma crescente do 1º ao 6º dia de ovipostura, decaindo em seguida, e com pico máximo de produção atípico no 18º dia, quando a maioria das fêmeas maternais já estavam na fase final de sua longevidade.~~

~~Com as fêmeas de comportamento gregário da mesma forma que para as fêmeas solitárias as taxas de fecundidade variaram ao longo da vida da fêmea, porém o pico máximo de produção se concentrou no período inicial de sua vida e estas, diferente das fêmeas solitárias, produziram pelo menos um descendente fêmea todos os dias (Figuras 21 a 24).~~

Durante todo o período de produção de descendentes estas fêmeas produziram maior número de descendentes machos que fêmeas, havendo grande instabilidade na distribuição da razão sexual diária. Ainda com relação a razão sexual, não foi possível avaliar entre as fêmeas estudadas a ocorrência de um período mais favorável a oviposição de ovos não fecundados (haplóides = machos) pois cada fêmea teve uma distribuição distinta com relação a ovipostura e momentos de depleção de espermatozóides.

Não houve relação significativa entre as médias de fecundidade e longevidade das fêmeas maternais dos dois grupos, o que significa que as fêmeas que viveram mais não necessariamente colocaram mais ovos.

A comparação pelo teste do X^2 , entre as proporções de descendentes produzidos pelas fêmeas de comportamento solitário e gregário, demonstrou diferença significativa entre os grupos ($X^2 = 10,94$; gl = 1; $X^2_{0.05,1} = 3,841$), sendo o grupo de fêmeas de comportamento gregário, responsáveis pela produção de mais descendentes porém com menor longevidade das fêmeas-mães.



II. 4.7 - Tabela de vida

Os resultados obtidos para os parâmetros R_0 , r_m , T , λ , TD nos cálculos das estimativas pelo método Jackknife com 95% de nível de confiança são demonstrados na Tabela 4.

Tabela 4 : Parâmetros de crescimento populacional de *Muscidifurax* sp. em hospedeiro *C. putoria*, calculados a partir de 27 fêmeas de comportamento solitário e gregário e estimados pelo método "Jackknife". Temperatura de $25 \pm 1^\circ \text{C}$, umidade relativa de $70 \pm 10 \%$ e fotofase/escotofase 12 h.

(média $\pm$ erro padrão)

Parâmetros	Taxa reprodutiva líquida (R_0) (fêmea/fêmea)	Taxa intrínseca de aumento (r_m) (fêmea/fêmea/dia)	Taxa finita de aumento (λ) (fêmea/fêmea/dia)	Tempo médio de geração (T) (dia)	Tempo de duplicação (TD) (dia)
Fêmeas solitárias	$85,11 \pm 20,82$	$0,25 \pm 0,03$	$1,21 \pm 0,03$	$25,94 \pm 0,89$	$2,83 \pm 0,55$
Fêmeas gregárias	$215,22 \pm 40,35$	$0,22 \pm 0,02$	$1,23 \pm 0,02$	$31,52 \pm 1,04$	$3,46 \pm 0,06$

Nas condições experimentais deste estudo, o número de vezes que a população de *Muscidifurax* sp. multiplicou-se por geração, no hospedeiro *C. putoria*, é R_0 85,11 para o grupo de fêmeas de comportamento solitário e, 215,22 vezes no grupo de comportamento gregário. Assim, de cada fêmea solitária são geradas 85,11 novas fêmeas, e 215,22 novas fêmeas de cada uma com comportamento gregário.

A taxa intrínseca de aumento (parâmetro r_m) é o valor estimado para uma população em condições ótimas de desenvolvimento. O valor médio obtido foi 0,25 para fêmeas solitárias e, 0,22 para fêmeas gregárias, não sendo significativamente diferentes entre os dois grupos ($t = -1,37$; $p = 0,182$).

O número de vezes que a população se multiplica em uma unidade de tempo (λ) foi de 1,21 para o grupo de fêmeas solitárias e 1,23 no grupo das gregárias, não sendo significativamente diferentes entre os dois grupos ($t = 0,62$; $p = 0,54$). Desta forma, os potenciais de crescimento para ambos os grupos foram semelhantes.

O tempo médio entre gerações (T) e o tempo de duplicação (TD) foram respectivamente de 25,94 dias, e 2,83 dias para o grupo de fêmeas solitárias e, 31,52 dias com tempo de duplicação de 3,46 dias para o grupo de fêmeas gregárias.

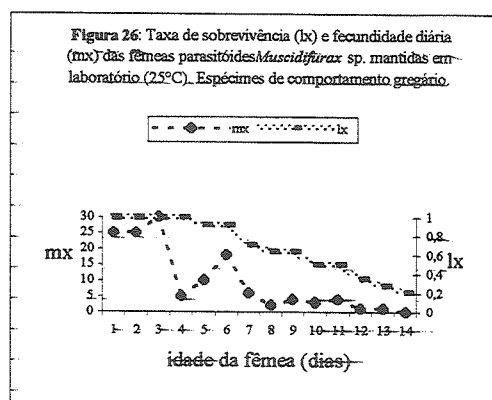
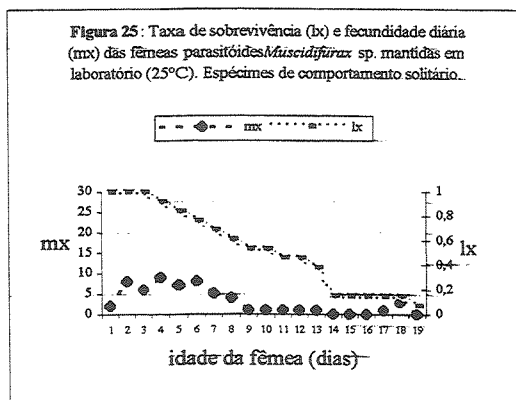
II. 4.7.1 -Taxa reprodutiva

A taxa reprodutiva mais elevada ocorreu no grupo de fêmeas de comportamento gregário, com 215,22 vezes por geração (Tabela 5). Entretanto, o tempo de geração é menor no grupo de fêmeas de comportamento solitário fazendo com que não haja diferenças entre os grupos.

A menor longevidade do grupo de fêmeas gregárias, foi superada devido a alta taxa de descendentes fêmeas produzida por este grupo durante todo o período de vida, ao contrário das fêmeas solitárias, que mesmo tendo maior tempo de vida, em alguns períodos não produziram nenhum descendente fêmea.

A fecundidade das fêmeas gregárias foi expressiva logo nos primeiros dias de vida, enquanto na população de fêmeas de comportamento solitário isto só ocorreu quando havia apenas 15% das fêmeas da coorte estavam vivas (Figuras 25 e 26).

Assim, o impacto inicial na população hospedeira foi maior pelo grupo de fêmeas gregárias, entretanto ao longo do tempo a taxa de emergência de parasitóides emergidos solitários foi mais constante.



II. 4.7.2 - Taxa intrínseca de crescimento natural (Taxa máxima de crescimento - r_m):

A consideração das taxas intrínsecas de aumento da população em termos de distribuição da idade dos indivíduos foi um dos mais importantes avanços na estatística vital. Em qualquer espécie, a taxa de aumento varia com o tempo até que uma distribuição estável em relação às idades é assumida. Esta taxa é portanto a verdadeira capacidade intrínseca de um organismo aumentar sua população levando em conta seu regime de fecundidade e mortalidade.

Em populações de insetos o valor máximo de taxa intrínseca de aumento assume considerável importância teórico e prática. COATS (1976) ressalta sua importância pois através deste parâmetro é possível a comparação de aumento das espécies, facilitando a avaliação do papel desta espécie dentro de uma comunidade e ainda permitindo verificar se esta espécie será bem sucedida como agente de controle biológico. Isto está baseado na idéia de que para uma espécie sobreviver em um ambiente particular, ela necessita ter um certo valor mínimo de aumento intrínseco e, se esta espécie assumir um valor inferior ao mínimo, ela poderá sucumbir na luta pela sobrevivência. Mas, vale ressaltar que um alto

valor de aumento intrínseco em uma população não garante um maior sucesso para esta, uma vez que outros fatores ecológicos interativos também devem ser considerados.

Na espécie *Muscidifurax* sp., por nós estudada, as fêmeas apresentaram taxa intrínseca de aumento maior no grupo de fêmeas solitárias ($0,25 \pm 0,003$ contra $0,22 \pm 0,002$) no grupo de fêmeas gregárias. Neste caso, visto que para o cálculo de "r" (parâmetro de crescimento intrínseco) é usado um número de componentes variáveis como: o tempo total do desenvolvimento dos estágios imaturos, a taxa de sobreviventes destes estágios imaturos, a tabela de vida do adulto e a relação de fecundidade em idades específicas, e que todos estes componentes entram no cálculo do valor de "r" tendo diferentes pesos, cada um deles deixa um indício no padrão de vida característicos das espécies. Então temos que considerar que as fêmeas gregárias, apesar de terem uma taxa reprodutiva maior, tiveram um padrão de distribuição de ovipostura diferente das fêmeas solitárias, o que gerou esta pequena diferença na taxa intrínseca de aumento neste grupo.

BIRCH (1948) exemplifica que um inseto maior em tamanho provavelmente requereria um tempo maior para completar o desenvolvimento (isto foi avaliado comparativamente usando linhagens pequenas e grandes) e isto operaria reduzindo o valor de "r". O tempo de desenvolvimento da fase larval foi maior nos casos onde ocorreram mais de uma larva por pupário e, neste caso, o tempo médio de emergência de adultos gregários também foi ampliado. Além disso, a razão da mortalidade diária de fêmeas foi maior no grupo de fêmeas gregárias, e como a adição de novos indivíduos no grupo de fêmeas gregárias é um pouco mais demorado, a reposição nem sempre foi acima da taxa de perda.

II. 4.7.3 - Razão finita de aumento (λ):

A razão finita de aumento é o número de vezes em que a população se multiplica em uma unidade de tempo.

No grupo de fêmeas solitárias esta taxa de aumento foi de 1,21 e, no grupo das gregárias 1,23 não havendo significativa diferença entre as médias dos dois grupos ($t = 0,62$; $p = 0,54$). Este resultado está associado ao padrão de sobrevivência (isto é, a forma da curva lx) dos grupos, com a variável distribuição de oviposição diferindo nos grupos, com o

tempo (dias) em que geraram filhas e também a quantidade de filhas geradas. Todas estas variáveis atuam distintamente levando a esta semelhança entre os grupos.

Dentro de tais características evidenciamos que as fêmeas de comportamento gregário não demonstraram o padrão de ovipostura unicamente gregário durante todo o período de sua vida, e sim, esporadicamente. Neste caso, a distribuição do número de eventos de crescimento gregário, por indivíduo e por dia dentro desta população, ficou bastante mesclado junto às ocorrências do padrão de ovipostura solitário, e portanto tal característica influenciou no cálculo do crescimento potencial deste grupo deixando-o quase no mesmo nível do crescimento da população de fêmeas solitárias.

II. 4.7.4 - Tempo médio entre gerações e tempo de duplicação das populações:

O tempo médio entre gerações (T) é a média de tempo entre o nascimento de indivíduos de uma geração e daqueles indivíduos da próxima geração. Este valor é estimado calculando a média ponderada de idade das fêmeas em cada período da idade pivotal x_i pela taxa líquida de prole proveniente dos ovos colocados naquela idade (ABOSETTA *et al.* 1986; MAIA *et al.* 2000).

No grupo de fêmeas solitárias o tempo médio entre gerações foi 25,94 dias e no grupo de fêmeas gregárias de 31,52 dias. Este tempo maior de geração observado no grupo de fêmeas de comportamento gregário reflete a taxa média de intervalo de emergência da progênie deste grupo, no qual foram observados indivíduos emergindo com até 3 dias de diferença dos irmãos que foram gerados num mesmo pupário. Isto contribuiu tornando o tempo final de geração um pouco mais longo. Já para o grupo solitário esta defasagem quando ocorria era de apenas 1 dia.

O tempo de duplicação das populações (TD) é o tempo necessário para duplicar a população inicial. O valor encontrado foi de 2,83 dias para o grupo de fêmeas solitárias e 3,46 dias para o grupo de fêmeas gregárias, sendo este último mais demorado devido as fêmeas gregárias terem uma taxa intrínseca de aumento um pouco menor que as solitárias.

II. 5 - Discussão

Na população de fêmeas parasitóides *Muscidifurax* sp. utilizada em nossos estudos, o ponto importante a se discutir é que utilizando os parâmetros da tabela de vida foi possível evidenciar que dentro desta população existem duas formas de comportamento distintas: um grupo que tem ovipostura unicamente solitária e outro que oscila entre os comportamentos gregário e solitário. Também, os padrões de fertilidade e longevidade foram distintos entre as fêmeas utilizadas.

A taxa reprodutiva verificada no grupo de fêmeas gregárias infere que este grupo produz um maior número de progênie e com isso poderia garantir um maior controle dos hospedeiros. No entanto, este aspecto biológico não deve ser analisado isoladamente.

A fertilidade, longevidade e o tempo de desenvolvimento constituem a taxa intrínseca de crescimento (r_m) e neste aspecto as fêmeas também se comportaram distintamente, de forma que, se levarmos em conta apenas a taxa reprodutiva, temos que as fêmeas de comportamento gregário teriam um maior sucesso se utilizadas no campo para controle biológico, porém, ao analisarmos as taxas de crescimento verificamos que ambas têm o crescimento muito próximo, porém este crescimento ocorria em fases distintas em relação a idade da fêmea pertencente a cada grupo.

Espécies colonizadoras são aquelas que necessitam ocupar rapidamente um ambiente e, desta forma, precisam aumentar a reprodução, desenvolvendo esta capacidade de reproduzir mais cedo (LEWONTIN, 1965). Entretanto, esta reprodução precoce causa consequências ao indivíduo, podendo ocorrer redução do tempo de sobrevivência ou diminuição no número de filhos gerados (GADGIL & BOSSERT, 1970). No caso de indivíduos viverem em um ambiente instável, as características reprodutivas poderão ser do tipo polimórfico (SCHAFFER, 1974). Em nosso estudo, possivelmente as fêmeas que apresentaram a característica de comportamento ocasionalmente gregário são parte da população proveniente do campo que estavam tendo um comportamento de colonizador, mas o diagnóstico preciso desta característica, nesta população, só poderá ser mais profundamente argumentado através de estudos genéticos futuros.

LEGNER (1987,1988) argumenta que a ocorrência de comportamentos reprodutivos distintos, gerando progênes gregárias ou solitárias, pode estar associada a várias

influências extracelulares que envolvem fatores citoplasmáticos e que, ainda, a herança de oviposição está diretamente relacionada ao genoma do macho (LEGNER, 1988, 1989, 1991).

Ainda avaliando os parâmetros obtidos na tabela de vida, COATS (1976) diz que o valor de r_m é o parâmetro mais importante obtido, pois permite avaliar o papel de um parasitóide em uma comunidade e seu desempenho como controlador biológico.

THOMAZINI (1998) em estudo de *Muscidifurax uniraptor*, encontrou para este parâmetro, o valor de 0,22 nos parasitóides coletados em uma granja de aves localizada em Sorocaba- SP, expostos às mesmas condições físicas em que foram realizados nossos experimentos. LEGNER (1988), para quatro linhagens de *M. uniraptor* de Porto Rico que diferiam entre si, principalmente pelo fato das fêmeas estarem ou não saindo de diapausa, encontrou valores de r_m variando de 0,12 a 0,16. As fêmeas saindo de diapausa apresentaram valores menores de r_m . Já COATS (1976), para *M. zaraptor*, obteve um r_m de 0,195, em condições ambientais um pouco diferentes, com umidade relativa em torno de 50%, temperatura igual a 28° C e fotoperíodo 14:12 h.

A idéia de calcular o parâmetro r_m como uma medida verdadeira da taxa na qual a população de um organismo aumenta em número, quando considerada nas bases experimentais, requer cautelosa consideração. Primeiro, porque as especificações desta realização são rigorosas e podem muitas vezes excluir situações naturais. Tais especificações como espaço limitado, alimento *ad libitum*, ocorrerá em bem poucos ambientes. Além disso, a influência da densidade populacional, o impacto desta sobre quantidade e a qualidade no local do suprimento alimentar, e o mais importante e sempre presente, as alterações dos fatores ambientais como temperatura e umidade, influenciam concomitantemente sobre as populações agindo de forma a variar o padrão exponencial teórico do cálculo de r_m .

Outro ponto a ser considerado é a variação na razão sexual da progênie. Dentre as fêmeas que foram fecundadas e que tiveram ambos os comportamentos reprodutivos, foi observada uma produção diária maior de machos parasitóides; esta embora causando mudanças proporcionais na fecundidade real (fêmea por fêmea), não exerceu alterações consideráveis nos valores de r_m de ambos os grupos, que, se comparados aos valores de

outras espécies do mesmo gênero, demonstra um potencial bastante satisfatório para uso como controlador biológico.

CAPÍTULO III

ALTERAÇÕES NA RAZÃO SEXUAL DA PROGÊNIE DE *Muscidifurax* sp. (HYMENOPTERA: PTEROMALIDAE) EM PUPAS DE *Chrysomya putoria* (DIPTERA: CALLIPHORIDAE).

III.1 - Resumo

Variações no comportamento reprodutivo de parasitóides da espécie *Muscidifurax* sp., geração F1, foram observadas por meio do acompanhamento da emergência da prole obtida pelas oviposturas diárias, estabelecida no laboratório com oferecimento de pupas hospedeiras de *Chrysomya putoria* com 24 horas de desenvolvimento. As fêmeas-mães produziram proles solitárias (um único parasitóide por hospedeiro) e proles gregárias (mais que um parasitóide por hospedeiro) concomitantemente. No entanto, tais comportamentos não ocorreram de modo uniforme e contínuo. Também a proporção sexual de machos e fêmeas produzidos pelas fêmeas-mães, em alguns casos, foi deslocado com produção de mais machos. Os resultados obtidos são discutidos com base em teorias químico-genéticas, influência da dinâmica populacional e possível envolvimento de parasitismo por microorganismos.

III.2 - Introdução

Microhimenópteros do gênero *Muscidifurax* Girault & Sanders, 1910 (Hymenoptera: Pteromalidae) são parasitóides pupais de vários dípteros e importantes agentes de controle biológico de moscas que se criam em matéria orgânica em

decomposição (KOGAN & LEGNER, 1970). São conhecidas cinco espécies neste gênero sendo que *M. raptor* Girault & Sanders, (1910), *M. zaraptor*, *M. raptoroides*, *M. uniraptor* descritas por Kogan & Legner, (1970) tem comportamento de oviposição solitário, isto é, depositam um ovo sobre cada hospedeiro, e a espécie *M. raptorellus* é encontrada tendo duas formas de oviposição, a solitária (descrita numa linhagem proveniente do Peru) e a gregária (com ovipostura de 2 ou mais ovos por hospedeiro) encontrada em populações provenientes do Chile.

Populações da região central dos Estados Unidos também revelaram comportamento de oviposição gregária. Este comportamento era conhecido apenas em *M. raptorellus* Kogan & Legner (1970) da América do Sul. Foi concluído através de estudos, que o surgimento de oviposição gregária na parte central da América do Norte resultou mais da introdução de *M. raptorellus* gregário do que do desenvolvimento de gregariedade entre as populações *M. raptor* e *M. zaraptor* lá existentes (LEGNER, 1987).

A ocorrência de comportamentos reprodutivos distintos, gerando progênes gregárias ou solitárias, pode estar associada a várias influências extracelulares que envolvem fatores citoplasmáticos (LEGNER, 1987; 1988). Segundo os estudos de LEGNER (1988, 1989, 1991) a herança de oviposição está diretamente relacionada ao genoma do macho (LEGNER, 1988).

No presente estudo, avaliamos o comportamento da população de *Muscidifurax* sp. encontrada na região de Santa Cruz da Conceição - São Paulo, Brasil (21° 59'S e 47° 21'O a 597 metros de altitude) - São Paulo, Brasil. Pupas de diversas espécies sinantrópicas foram coletadas junto aos excrementos de aves em uma granja localizada nesta região. A colônia de parasitóides *Muscidifurax*, geração F1 estabelecida no laboratório, revelou proles emergidas de forma solitária e gregária. Estas foram verificadas em oviposturas diárias, ao longo do tempo de vida das fêmeas parasitóides (mães). Porém, tal comportamento não foi uniforme e contínuo. Também a proporção sexual de machos e fêmeas produzidos pelas fêmeas-mães, em alguns casos, foi deslocado com produção de maior quantidade de machos.

O sistema de reprodução das vespas parasitóides tem sido foco de vários estudos. Este sistema de determinação sexual haplo-diplóide segue um preciso controle da razão sexual (GRENN *et al.* 1982). Fêmeas na prole são desenvolvidas de ovos fertilizados

(diplóides) e machos desenvolvem-se de ovos não fertilizados (haplóides), e a decisão para fertilizar um ovo é subordinada ao controle da fêmea (FLANDERS, 1965; GERBER & KLOSTERMEYER, 1970). A razão sexual varia muito entre as espécies, mas também pode variar com as diferenças ambientais as quais atuam sobre os mecanismos seguidos na variabilidade da razão sexual (CHARNOV, 1982; WAAGE, 1986; KING, 1987, GRIFFITHS & GODFRAY, 1988).

As modificações de comportamento reprodutivo das fêmeas-mães por nós estudadas são discutidas com base em teorias químico-genéticas, influência da dinâmica populacional e envolvimento de parasitismo por microorganismos.

O relato destes diferentes comportamentos em determinada população pode ajudar a esclarecer o complexo sistema reprodutivo dos parasitóides, principalmente visando alertar sobre os diversos processos comportamentais envolvidos nas espécies que podem vir a ser utilizadas no controle biológico.

III.3 - Material e métodos

Para o estudo do comportamento reprodutivo e produção de machos e fêmeas na progênie foram usadas 27 fêmeas e 27 machos parasitóides da espécie *Muscidifurax* sp. Estes emergiram todos no mesmo dia, pertenciam a geração F1 de uma população trazida da Granja Piva localizada em Santa Cruz da Conceição - SP mantida em pupas de *Chrysomya putoria* (Wiedemann, 1830) (Diptera: Calliphoridae).

Os casais foram deixados em gaiola plástica de dimensões 25,0 X 12,5 cm, por 24 horas, em câmara de germinação à temperatura de $25 \pm 1^\circ \text{C}$, fotoperíodo 12:12 horas e umidade relativa $70 \pm 10\%$. Após este período apenas as fêmeas foram utilizadas no experimento. Apenas uma fêmea e 10 pupas de *C. putoria* com 24 ± 1 horas contados após o início da pupariação. Foram colocados em cada tubo plástico de 3 cm de altura e 1 cm de raio vedado com tampa de rosquear.

Depois de 24 horas de exposição às fêmeas parasitóides, as pupas foram recolhidas e individualizadas em cápsulas de gelatina nº 00 e outras pupas foram oferecidas dando continuação ao processo até a morte da fêmea-mãe.

A emergência dos parasitóides no interior das cápsulas foi anotado com relação a idade da fêmea na oviposição, e o sexo do parasitóide emergido.

Um grupo de 10 pupas de *C. putoria* foi colocado sem parasitóide nas mesmas condições, diariamente, funcionando como controle.

Os resultados obtidos foram analisados pelos testes estatísticos X^2 e teste T.

III. 4 - Resultados

Na amostra de 27 fêmeas parasitóides submetidas ao oferecimento diário de pupas hospedeiras, foi observado que 13 apresentaram emergência de progênie unicamente solitária (Grupo I) e, 14 fêmeas tiveram emergência de progênie gregária e solitária ocorrendo concomitantemente (Grupo II).

Em 38% das fêmeas de comportamento solitário, e 85% das de comportamento gregário, a primeira ovipostura ocorreu logo no primeiro dia vida, porém em algumas fêmeas ocorreu entre o 2º e 4º dia de vida.

A transformação $\log(n+1)$ da prole emergida diariamente das oviposturas das fêmeas do Grupo I e II e que produziram apenas machos ou, machos e fêmeas, é demonstrada na Figura 27.

Sete fêmeas do Grupo I e 10 do Grupo II apresentaram progênie de ambos os sexos. A primeira ovipostura das fêmeas pertencentes ao Grupo I não apresentou uma razão sexual equilibrada, podendo tanto ser colocado um ovo fecundado (origem a fêmea) ou um ovo não fecundado (origem a macho). Por outro lado, no Grupo II, 60% das fêmeas colocaram na primeira ovipostura mais ovos fecundados (fêmeas) e 20% colocaram em iguais proporções entre fecundados ou não. Somente as fêmeas que iniciaram a ovipostura no 3º dia de vida colocaram maioria de ovos não fecundados (machos) na primeira ovipostura, as outras tiveram apenas machos na progênie.

A longevidade média das fêmeas não difere significativamente entre as fêmeas pertencentes aos Grupos I ou II ($T = 1,29$; $gl = 26$; $p = 0,20$).

A comparação pelo teste do X^2 entre as proporções de machos e fêmeas emergidos das pupas submetidas às fêmeas dos Grupos I e II demonstrou diferença significativa entre

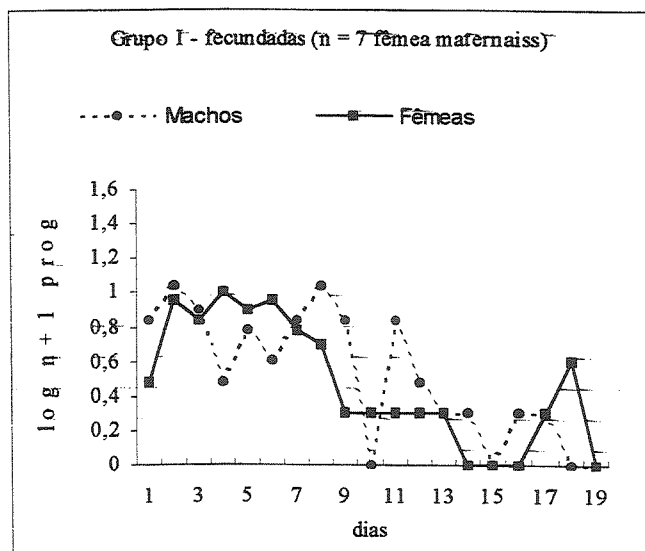
os Grupos ($X^2 = 10,94$; $gl = 1$; $X^2_{0.05, 1} = 3,841$), onde no Grupo I a razão sexual foi favorável a produção de machos.

Considerando todas as fêmeas pertencentes ao Grupo I observamos que estas produziram mais machos ao longo de suas vidas, excetuando apenas o 4º dia.

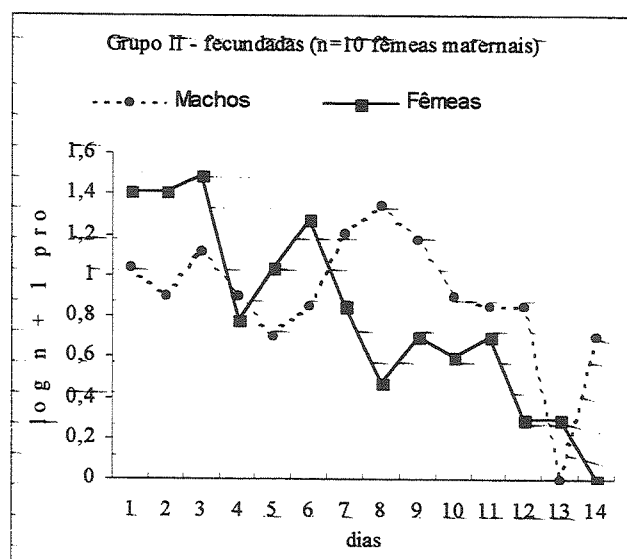
Na progênie do Grupo II, logo nos primeiros dias de ovipostura, estas fêmeas produziram mais filhas (2º, 3º, e 6º dias). No 8º dia ocorreu a maior produção de machos, sendo observado nos dias posteriores, um afastamento entre as proporções de machos e fêmeas, com maior produção de machos até a morte das fêmeas-mães.

Figura. 27: Progênie total, por dia, produzida pelas fêmeas pertencentes aos Grupos I e II. Cada ponto representa o valor de transformação logarítmica de $(n+1)$ machos ou fêmeas emergidos.

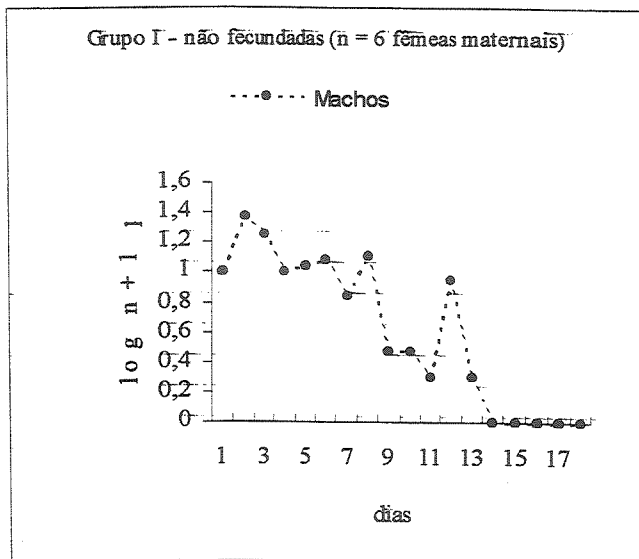
Fêmeas de comportamento solitário



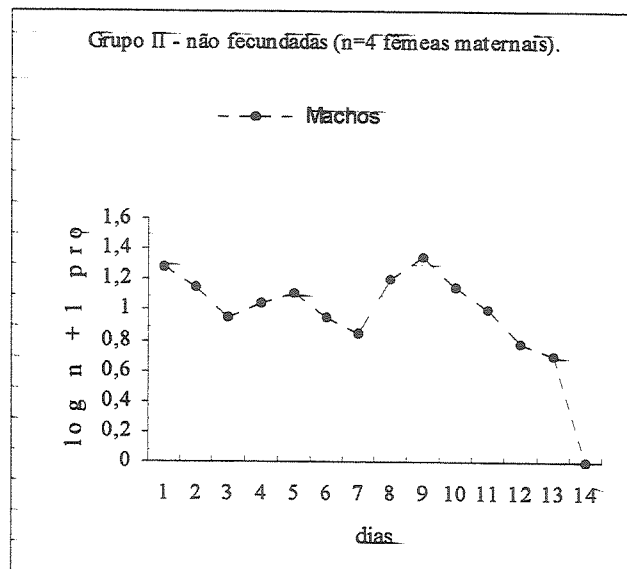
Fêmeas de comportamento gregário



Fêmeas de comportamento solitário



Fêmeas de comportamento gregário



Durante a emergência de parasitóides adultos (n= 1295 pupários) foram observados casos de um mesmo pupário com emergência de dois parasitóides machos (2%), ou duas fêmeas (4%), ou ainda um macho e uma fêmea (2%).

A avaliação das proporções de machos e fêmeas obtidos entre as fêmeas-mães do Grupo I mostrou que 57,16% destas fêmeas, apresentaram mais fêmeas na progênie, sendo o número de fêmeas produzido superior em duas ou mais vezes o número de machos. O mesmo ocorreu com 70% das fêmeas-mães do Grupo II.

Desta forma temos que em 43% das fêmeas do Grupo I e 30 % do Grupo II a progênie observada foi maior no número de machos.

Observando o comportamento de cada fêmea maternal individualmente, notamos que aquelas que tiveram maior longevidade tiveram a razão sexual favorável à produção de filhas, enquanto, aquelas com menor longevidade, apresentaram maior produção machos.

Com relação as oviposturas gregárias, representadas pelo Grupo II, não foi observada uma uniformidade entre o comportamento das mães. Considerando as oviposturas ao longo do tempo de vida destas fêmeas, nota-se que em 36 % das fêmeas a ovipostura gregária ocorreu do início da vida (primeiro dia de vida) até a metade do ciclo de vida e em 64% as oviposturas gregárias ocorreram mais no final do ciclo de vida.

III. 5 - Discussão

A diversidade de comportamentos apresentado pelas fêmeas-mães com relação a ovipostura e a produção de machos ou fêmeas na prole é um assunto bastante instigante. O presente estudo parece envolver em uma mesma amostra fêmeas parentais com "históricos" distintos, adquiridos da geração estabelecida no campo (população parental).

As fêmeas utilizadas neste estudo pertenciam a geração F1 estabelecida no laboratório., no entanto, não nos é possível saber quantas gerações tais fêmeas parentais já haviam tido no campo. A influência do número de gerações na razão sexual é um assunto bastante controverso (ORZACK & PARKER, 1986; ORZACK, 1990; PARKER & ORZACK, 1985).

Considerando as estruturas populacionais no campo, HAMILTON (1967) observou que acasalamientos aleatórios alteram os resultados da razão sexual. Muitas espécies tem populações que se dividem dentro de um grupo local onde acasalamientos ocorrem entre a progênie de poucos parentais, e posteriormente as fêmeas dispersam em cada geração formando novos grupos. Assim, a evolução de diferentes proporções sexuais na estrutura de uma população pode ser interpretada em termos de atuação da seleção sobre cada indivíduo ou seleção sobre o grupo (COLWELL, 1981).

KING (1993) realizou estudo da resposta da razão sexual do parasitóide *Muscidifurax raptor* de fêmeas conspecíficas e confamiliares em relação a dois grupos funcionais de modelos de competição por acasalamento local (LMC) e qualidade do hospedeiro. Em alguns, mas não em todos os experimentos, ela observou que as fêmeas de *M. raptor* produziram uma grande proporção de filhos na presença de uma fêmea conspecífica, e o efeito na razão sexual era observado um dia após as fêmeas terem sido isoladas das outras.

Tal padrão também foi encontrado em outras 5 linhagens geográficas de *M. raptor* (ANTOLIN, 1992) e em oito de nove outras espécies solitárias examinadas e comparadas com *M. raptor*, incluindo um parasitóide do mesmo gênero, *M. zaraptor* e um parasitóide da mesma família, *S. cameroni* Perkins (Pteromalidae) (SCHWARTZ & GERLING,

1974; KUMAR & TRIPATHI, 1987; STRAND, 1988; WYLIE, 1979; KING, 1989; DIJKEN, 1989).

A produção de grande proporção de filhos ainda depois de subsequente isolamento de outras fêmeas foi encontrada também nas vespas parasitóides *Trissolcus grandis* Ashmead (Scelionidae) e *Telenomus heliothidis* (Scelionidae) (STRAND, 1988). Na espécie *Nasonia vitripennis* Walker (Pteromalidae), as fêmeas aumentam a proporção de filhos que eles ovipositam em resposta a hospedeiros conspecificamente parasitados e hospedeiros parasitados por espécies da mesma família (WYLIE, 1973).

Também os modelos de LMC indicam que o aumento da proporção de filhos na presença de outras mães é possível mesmo que nem todos os acasalamentos sejam no sítio de emergência. Isto suportaria a ocorrência de apenas algumas das fêmeas-mães por nós observadas terem demonstrado um ajuste com produção de mais machos que fêmeas na progênie. Outros fatores devem ser considerados, pois as variações de comportamento observados diariamente entre as 27 fêmeas foram muito particulares a cada uma.

Em *Muscidifurax raptorellus*, um sistema poligênico governa a frequência de oviposição gregária e a fecundidade, entre outros comportamentos reprodutivos. Nossos resultados demonstram uma grande variabilidade de comportamentos levando nos a questionar um possível surgimento de híbridos. CARSON (1959) argumenta que na natureza o processo de hibridização intraespecífico e heteroses possivelmente ocorrem porque os híbridos são mais vigorosos, mais resistentes ao ambiente e possibilitam uma maior ampliação dos nichos.

As variações ocorridas não podem ser fundamentadas unicamente em alterações genéticas ocorridas com os parasitóides, mas devem ser considerados ainda, influências do hospedeiro e atuação de outros fatores presentes no ambiente.

Relacionando a influência da qualidade do hospedeiro na razão sexual, alguns modelos predizem que uma grande proporção de machos é produzida quando a qualidade do hospedeiro é mais baixa e isto também resulta em redução do tamanho dos parasitóides (CHARNOV, 1979; CHARNOV *et al.* 1981). A suposição é que parasitóides menores seriam menos desvantajosos para o sucesso reprodutivo dos machos que das fêmeas. Em muitas fêmeas parasitóides o tamanho tem maior efeito sobre o desempenho da fêmea porque fêmeas grandes podem produzir mais ovos durante sua vida (CHARNOV *et al.*

1981). Entretanto, isto não é assim tão simples e pode depender da complexa maneira de distribuição dos tamanhos dos hospedeiros. Estudos teóricos têm investigado em maiores detalhes como uma vespa parental poderia ajustar sua razão sexual aos recursos de qualidade em vista do tamanho do hospedeiro (CHARNOV, 1979; CHARNOV *et al.* 1981; WERREN, 1984). Estes modelos chamam a atenção para a relatividade do tamanho (o que pode ser um hospedeiro grande em uma situação hospedeiro-parasitóide pode não ser em outra) e também para a frequência de algum tamanho de hospedeiro dentro da população de hospedeiros. Assim, quando hospedeiros pequenos são pouco encontrados por uma população de vespas, elas podem colocar mais machos neles, mas, quando estes mesmos hospedeiros pequenos são comuns de serem encontrados, as vespas poderiam ovipor grandes quantidades de fêmeas neles. Vespas poderiam alterar sua razão sexual sobre algum tamanho de hospedeiro baseadas na identificação prévia da distribuição da população de hospedeiros, no entanto, poucas espécies foram estudadas sobre este detalhe e apresentaram resultados bastante conflitantes (CHARNOV *et al.* 1981). Existem boas evidências que indivíduos de certas espécies alteram a razão sexual baseados em experiência prévia (van den ASSEM & WERREN, 1984). Assim, considerando que todas as pupas hospedeiras oferecidas diariamente neste experimento pertenciam ao mesmo lote de oviposição (mesma gaiola de *Chrysomya putoria* e mesmo dia de ovipostura), tinham tamanhos com pouca variação ($X = 8,04 \pm 1,79$ mm) e em nenhum dos dias de oferecimento foi notado um mesmo padrão de comportamento entre as fêmeas, a experiência prévia seria uma boa argumentação para as diferentes oviposturas.

Contudo não podem ser descartados ainda a influência dos fatores genéticos, os padrões de herança genética, e/ou atuação de microorganismos (CHARNOV, 1982; WAAGE, 1986; KING, 1987, GRIFITHS & GODFRAY, 1988), atuando sobre a razão sexual.

A influência fenotípica e genética sobre a distribuição sexual (ORZACK & PARKER, 1986; ORZACK, 1990) é complexa, e depende não somente da variabilidade, mas sobretudo do número relativo de machos e fêmeas produzidos pela mãe, e também do número total de machos e fêmeas na progênie (FRANK, 1987).

A variabilidade da razão sexual é atribuída a ambos, alteração facultativa da vespa normal e na presença de distorções extracromossomais da razão sexual via população natural (WERREN *et al.* 1986).

Nossos resultados demonstram que as fêmeas em estudo tiveram divergências de comportamento com relação a ovipostura. Prole solitária e gregária foram observadas, sendo que este comportamento pode estar associado a várias influências extracelulares que envolvem fatores citoplasmáticos (LEGNER, 1987, 1988). Segundo este autor (1988, 1989, 1991) a herança de oviposição está diretamente relacionada ao genoma do macho (LEGNER, 1988). Ele sugere que os genes das fêmeas são fenotipicamente plásticos e podem mudar sua expressão por meio da influência de substâncias presentes no líquido seminal do macho que são transferidos durante o acasalamento (LEGNER, 1989).

Neste caso, a ocorrência das 14 fêmeas apresentando prole gregária poderia ser atribuída a estas terem tido um contato com macho que transmitiu estas substâncias a elas. Uma vez que os cruzamentos ocorreram ao acaso na geração F1, é perfeitamente possível que este caráter tenha sido herdado destes cruzamentos. As fêmeas-mães que apresentaram prole gregária, não o fizeram de forma uniforme e contínua, isto é, somente apresentaram ovipostura gregária em períodos ocasionais de seu ciclo de vida, levando nos a questionar uma alteração genética.

Durante inseminação, as fêmeas podem receber "químicos comportamentais" que modificam a oviposição, que podem ser ou não gerados por microorganismos. Esse comportamento é influenciado de certa forma dependendo da natureza do macho, o que poderia ser explicado por um químico modificador do comportamento do macho bem como pela transformação do DNA envolvido. Se este material ou as enzimas indutoras são transferidas do fluido seminal de um macho para dentro do córion (ou outra parte), isto influenciaria respostas químicas sensoriais da próxima geração, e as fêmeas poderiam responder modificando a ovipostura do padrão solitário para o padrão gregário. Uma geração pode então transmitir um legado químico para sua progênie (LEGNER, 1987).

Parasitóides solitários podem injetar uma substância química com o primeiro ovo posto que sinalize para as fêmeas que tenham uma próxima oviposição; parasitóides gregários podem injetar um outro produto químico que iniba a expressão da substância química anteriormente citada. Se numa linhagem solitária ambos os sexos possuem

marcadores químicos enzimáticos, isto poderia ser transferido do macho para a fêmea durante o acasalamento, com a fêmea então transferindo isto para o seu ovo. Do ovo (ou córion) este poderia ser passado para a larva eclodida, e esta substância química persistiria sendo passado a outras gerações. Tais substâncias químicas podem conferir a tendência de ovipostura gregária ou solitária e seria possível considerar uma variação quantitativa destas substâncias (LEGNER, 1987).

Uma explicação mais plausível envolve substâncias químicas comportamentais (e microorganismos) na primeira fase posterior ao acasalamento seguido por uma transformação na molécula de DNA da progênie (isto é, transformação genômica).

Várias influências extracelulares sobre o comportamento envolvem entidades citoplasmáticas e são bem conhecidas em eucariotos e procariotos (BEALE & KNOWLES, 1978), mas a incorporação da expressão extracelular dentro do genoma nuclear aparentemente não tem sido encontrada.

Microorganismos simbiotes de ação entomopatogênica tem sido demonstrados causando alterações no comportamento reprodutivo, na fertilidade, na fecundidade e na longevidade de vários insetos (BECNEL, 1994; GARCIA & BECNEL, 1994; BECNEL & GEDEN, 1994). A dinâmica destas relações entre microorganismos e insetos bem como as taxas de infecção não são ainda bem conhecidas nas populações do campo e as consequências evolucionárias sobre a atuação de microorganismos necessita ser mais estudada. São de grande importância estes estudos com relação a alterações de comportamento dos insetos, principalmente daqueles utilizados no controle biológico.

O modo de ação destes microorganismos é específico na relação de cada grupo com seu respectivo hospedeiro. As formas de transmissão descritas são: horizontal (hospedeiro infectado para o hospedeiro susceptível), transmissão vertical (transovariana - fêmea infectada transmite aos seus ovos) e até mesmo transmissão oral (vespa se contamina ao ir se alimentar sobre hospedeiro contaminado).

Em geral, vírus, bactérias e protozoários podem alterar a razão sexual dos parasitóides por seletivamente inibir o desenvolvimento de machos ou fêmeas (SKINNER, 1982; 1985; WERREN *et al.* 1981, 1986) conferindo resistência à encapsulação do hospedeiro (KRELL & STOLTZ, 1979; STOLTZ & VISON, 1977; VISON & STOLTZ, 1986). Também pode afetar a razão sexual em *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae) sendo

transmitidos para a geração seguinte (POULSON & SAKAGUCHI, 1961; MILLER *et al.* 1995).

Microsporídios transmitidos citoplasmaticamente matam também machos em várias espécies de mosquitos (BECNEL *et al.* 1995; GARCIA & BECNEL, 1994; BECNEL, 1994). *Nosema muscidifurax* Becnel & Geden, um microsporídio parasita, tem sido encontrado em *Muscidifurax raptor*. Esporos foram detectados entre os ovos depositados nos hospedeiros (BECNEL & GEDEN, 1994). Este e outros estudos, têm indicado uma íntima relação entre *N. muscidifurax* e *M. raptor* (GEDEN *et al.* 1992). Infecção sistêmica na larva, pupa e adultos parasitóides produzem um grande número de esporos e apesar disso os adultos sobrevivem para reproduzir. Existem efeitos profundos sobre fecundidade e longevidade dos adultos *M. raptor* e isto afeta adversamente o sucesso reprodutivo dos parasitóides infectados (GEDEN *et al.* 1992; ZCHORI-FEIN *et al.* 1992). Altas prevalências de *N. muscidifurax* foram encontradas em populações naturais de *M. raptor* que podem ser somente explicadas pelos eficientes mecanismos de transmissão. A transmissão transovariana é 100% eficiente e é o principal mecanismo para a manutenção deste patógeno entre as populações de *M. raptor* (ZCHORI-FEIN *et al.* 1992). Periódicas transmissões horizontais ocorrem com *N. muscidifurax* entrando em indivíduos sadios de *M. raptor*. A transmissão pelo hospedeiro não é possível porque este é refratário a infecção por *N. muscidifurax*. O canibalismo de *M. raptor* infectado parece ser o principal modo de transmissão horizontal em larvas e adultos (BECNEL and GEDEN, 1994). Superparasitismo também ocorre no campo e aumenta a taxa de parasitismo (PETERSEN, 1986; PROPP and MORGAN, 1985), além de canibalismo de ovos e ou larvas resultando no recebimento de uma dose de esporos infectivos que inicia uma nova linhagem de *M. raptor* infectados. Presumivelmente, estes adultos infectados podem transmitir o patógeno a progênie e iniciar uma nova geração de indivíduos infectados. Mecanismos alternativos de infecção de adultos parasitóides na natureza são desconhecidos (BECNEL and GEDEN, 1994).

O maior agrupamento de distorções sexuais descoberta até agora, foi descrito em *Nasonia vitripennis*. Neste parasitóide foi detectada a infecção com bactéria do gênero *Wolbachia*, uma riquetsia herdada citoplasmaticamente, altera a reprodução do hospedeiro por meio de três meios possíveis: incompatibilidade reprodutiva, ação sobre a

partenogênese ou através da feminilização genética de machos (PERROT-MINNOT *et al.* 1996). Outra bactéria isolada do tecido de *N. vitripennis*, e ainda da hemolinfa das pupas hospedeiras foi diagnosticada causando a morte dos ovos não fertilizados (ovos que dariam machos na prole).

OYISHI *et al.* 1984 explicaram como dois tipos de microorganismos (espiroplasma e vírus) podem interagir para modificar a expressão da razão sexual em *Drosophila*. STOLTZ & VINSON, 1979 encontraram vírus nas células epiteliais caliciformes dos endoparasitóides. FLEMMING & SUMMERS, 1986 também os encontraram no lúmen do oviduto. Estes vírus foram transmitidos dos pais para os filhos, machos sendo capazes de transmitir o DNA viral para as fêmeas com as quais acasalaram (STOLTZ *et al.* 1986).

Outros estudos revelaram ainda, que 3 fatores extracromossomais podem atuar influenciando na razão sexual dos parasitóides: 1) razão sexual paternal (rsp), paternalmente herdada e causando linhagens só com machos (WERREN *et al.* 1981); 2) razão sexual maternal (rsm), maternalmente herdada e causando a produção de 97% de linhagem só de fêmeas. Porém, a causa de rsp e rsm ainda é desconhecida; e 3) responsáveis por matar apenas filhos ("sons killer" - sk), maternalmente e contagiosamente transmitido e induzindo a morte de ovos não fertilizados (machos) na pupa hospedeira. Vale ressaltar que em um estudo de campo, quarenta por cento das vespas fêmeas transportavam pelo menos uma das distorções sexuais descritas acima (SKINNER, 1982; 1985).

Assim, para um maior entendimento do comportamento de uma espécie, é preciso atentar para as relações genéticas e a dinâmica das populações que se encontram ao mesmo tempo no campo, valorizando esta discussão pois as vespas que são trazidas ao laboratório muitas vezes podem estar respondendo a fatores "pré recebidos" nas gerações parentais e que muitas vezes não são considerados durante a realização dos experimentos.

Com base nestes conhecimentos, acreditamos que as vespas utilizadas no presente estudo, mesmo pertencendo a mesma geração, e terem emergido todas no mesmo dia no laboratório, provavelmente carregavam "histórias" muito particulares, possivelmente trazidas de sua geração no campo. Isto pode ter influenciado na caracterização de comportamentos distintos com relação a ovipostura e produção de machos e fêmeas. Outros fatores associados ao hospedeiro e as interações parasitóide-hospedeiro podem ter

influenciado caracterizando modos específicos de comportamento para cada relação. Estes eventos chamam-nos a atenção para a necessidade de um estudo pormenorizado das dinâmicas populacionais de hospedeiros e parasitóides, bem como suas ações sobre as populações de insetos que são usadas nos experimentos de laboratório.

4- CONCLUSÕES

Muscidifurax sp. apresentou alterações na estratégia de desenvolvimento que indicam a necessidade de uma reavaliação do conceito cenobionte e idiobionte.

Muscidifurax sp. apresenta franja ao redor da asa, estigma (porção final da veia estigmal), mandíbulas e comprimento do corpo do adulto não correspondentes as espécies já descritas no gênero.

As dimensões e morfologia externa do estágio de ovo deste parasitóide diferem das espécies descritas.

Muscidifurax sp. assim como as outras espécies do gênero apresenta 3 estádios larvais.

O tempo de desenvolvimento do estágio larval do parasitóides de comportamento facultativamente gregário é maior do que o observado por Kogan & Legner, 1970.

O tamanho do corpo dos parasitóides adultos, fêmeas e machos, de *Muscidifurax* sp. é menor do que o descrito para as espécies deste gênero.

Todas estas variações nas características morfológicas permitem propor a ocorrência de uma especiação do parasitóide *Muscidifurax* aqui na região tropical.

Os parasitóides estudados têm duas formas de comportamento reprodutivo: unicamente solitário e ocasionalmente gregário, que interferem nas suas respectivas tabelas de vida.

Os parâmetros obtidos na tabela de vida evidenciam que *Muscidifurax* sp. demonstra um potencial bastante satisfatório para uso como controlador biológico de *Chrysomya putoria*.

5 - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABLES, J. R., & SHEPARD, M. 1976. Influence of temperature on oviposition by the parasites *Spalangia endius* and *Muscidifurax raptor*. *Environ. Entomol.* **5**, 3, 511-513.
- ABLES, J. R., SHEPARD, M., & HOLMAN, J. R. 1976. Development of the parasitoids *Spalangia endius* and *Muscidifurax raptor* in relation to constant and variable temperature: simulation and validation. *Environ. Entomol.* **5**, 2, 329-332.
- ABBOTT, W. S. 1925. A method of computing the effectiveness of an insecticide. *J. Econ. Entomol.* **18**, 265-267.
- ABOU-SETTA, M. M. 1986. Life 48: A basic computer program to calculate life table parameters for an insect or mite species. *Fla. Entomol.* **69**, 4, 691-697.
- ANTOLIN, M. F. 1992. Sex ratio variation in a parasitic wasp. I. Reaction norms. *Evolution*. **46**, 1496-1510.
- ANTOLIN, M. F., & WILLIAMS, R. L. 1989. Host-feeding and egg production in *Muscidifurax raptor* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Fla. Entomol.* **72**, 129-134.
- ALMEIDA, M. A. F. 2000. Aspectos da biologia de *Taechinaephagus zealandicus* Ashmed, 1904 (Hymenoptera: Encyrtidae) parasitóide de larvas de dípteros sinantrópicos. Campinas, SP. 99p Tese de doutorado. Universidade Estadual de Campinas, UNICAMP – SP.
- ASKEW, R. R. 1971. *Parasitic Insects*. Ed. American Elsevier Publishing Company, Inc. New York, 316p.

- ASKEW, R. R., & SHAW, M. R. 1986. Parasitoid communities: their size, structure and development. In: WAAGE, J. & GREATHEAD, D. (Eds). *Insect parasitoids*. Chap. 8. p.225-232. Academic Press, harcourt Brace jovanovich. The Royal Entomological Society of London, San Diego.
- ASSEM, J. van de. 1974. Male courtship patterns and female receptivity signal of Pteromalinae (Hymenoptera: Pteromalidae), with a consideration of some evolutionary trends and a comment on the taxonomic position of *Pachycrepoideus vindeamiae*. *Neth. J. Zool.* 24; 3. 253-278.
- ASSEM, J. van den., & POVEL, G. D. E. 1973. Courtship behaviour of some *Muscidifurax* species (Hymenoptera: Pteromalidae): a possible example of a recently envolved ethological isolating mechanism. *Neth. J. Zool.* 23, 465-487.
- ASSEM, J. van den., & WERREN, J. H. 1984. A comparison of the courtship and mating behavior of three species of *Nasonia* (Hymenoptera: Pteromalidae). *J. Ins. Beh.* 7, 53-66.
- AXTELL, R. C. 1986. Fly management in poultry production: cultural, biological and chemical. *Poult. Sci.* 65, 657-667.
- AXTELL, R. C., & ARENDS, J. J. 1990. Ecology and management of arthropod pests of poultry. *Annu. Rev. Entomol.* 35, 101-126.
- AXTELL, R. C. & RUTZ, D. A. 1986. Role of parasites and predator as biological fly control agents in poultry production facilities. In: PATTERSON, R. S.; RUTZ, D. A. (Ed.) *Biological control of muscoid flies*. College Park. Entomological Society of America. p. 88-100. (Miscellaneous Publications, 61).
- BEALE, G., & KNOWLES, J. 1978. *Extranuclear genetics*. Edward Arnold, London. 142 pp.

- BECNEL, J. 1994. Life cycles and host-parasite relationships of *Microsporidia* in culicine mosquitoes. *F. Parasit.* 41, 91-96.
- BECNEL, J. J. & GEDEN, C. J. 1994. Description of a new species of microsporidia from *Muscidifurax raptor* (Hymenoptera: Pteromalidae), a pupal parasitoid of muscoid flies. *J. Euk. Microbiol.* 41, 236-243.
- BERTI FILHO, E., THOMAZINI, M. J. & COSTA, V. A. 1996. Artrópodes benéficos associados ao esterco de galinhas poedeiras no Brasil. *Rev. Agric.* 71, 3, 273-286.
- BIRCH, L. C. 1948. The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *J. Anim. Ecol.* 17, 15-26.
- BOUCEK, Z. & HEYDON, S. L. 1997. Pteromalidae. Chap. 17. In: GIBSON, G. A., HUBER, J. T., and WOOLEY, J. B. (Eds.) Annotated keys to the genera of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera). NRC Research Press, Ottawa, Ontário, Canadá. 794p.
- BRUNO, T. V. 1991. Dípteros sinantrópicos e seus inimigos naturais que se criam em esterco de aves poederias, em granjas do Estado de São Paulo. São Paulo. 106p. Dissertação (M. S.). Instituto de Ciências Biomédicas - Universidade de São Paulo.
- CARDOSO, D., & AZEVEDO, E. M. V. M. 1996. Aspectos da biologia de *Nasonia vitripennis* (Walker), (Hymenoptera: Pteromalidae) em pupas de *Chrysomya megacephala* (Fabricius) e *C. albiceps* (Wiedemann) (Diptera: Calliphoridae), sob condições de laboratório. *Rev. Bras. Entomol.* 40 (2), 143-146.
- CAREY, J. R. 1993. Applied demography for biologists with special emphasis on insects. Life Tables. Chap. 2. p. 11-41; Reproduction. Chap. 3. p. 43-75. New York, Oxford. University Press, 205 p.
- CARSON, H. L. 1959. Genetic conditions which promote or retard the formation of species. *Quant. Biol.* 24, 87-104.

- CHARNOV, E. L. 1979. The genetical evolution of patterns of sexuality; Darwinian fitness. *Am. Nat.* **113**, 465-480.
- CHARNOV, E. L. 1982. The theory of sex allocation. Princeton University Press, Princeton. 355p.
- CHARNOV, E. L., HARTOGH, LOS DEN, IONES, W. T. & ASSEM, I. van den 1981. Sex ratio evolution in a variable environment. *Nature*. **289**, 27-33.
- CLAUSEN, C. 1972. Pteromalidae. In: Entomophagous insects. New York. Hafner Publishing Company. p.120-131.
- COATS, S. A. 1976. Life cycle and behavior of *Muscidifurax zaraptor* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **69**, 722-780.
- COLWELL, R. K. 1981. Group selection is implicated in the evolution of female biased sex ratios. *Nature*. **290**, 401-404.
- COSTA, V. A. 1989. Parasitóides pupais (Hymenoptera: Chalcidoidea) de *Musca domestica* L., 1758, *Stomoxys calcitrans* (L., 1758) e *Muscina stabulans* (Fallen, 1816) (Diptera: Muscidae) em aviários de Echaporã, Piracicaba, S. P. 55 p. Dissertação (M. S) Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo.
- COSTA, V. A. 1995. Efeito da temperatura na biologia de *Spalangia gemina* Boucek, 1963 (Hymenoptera: Pteromalidae), parasitóide pupal de *Musca domestica* L. 1758 (Diptera: Muscidae). Piracicaba, S. P. 83 p. Tese de doutorado. Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo.
- De BACH. 1943. The importance of host-feeding by adult parasites in the reduction of host populations. *Econ. Entomol.* **36**, 647-658.

- DEMETRIUS, L. 1978. Adaptative value, entropy, and survivorship curves. *Nature*. **257**, 213-214.
- DIJEN, M. J. van. 1989. Sex allocation in *Epidinocarsis topezi*: local mate competition. *Entomol. Exp. Appl.* **52**, 249-255.
- FINCHER, G. T., & MORGAN, B. 1990. Flies affecting livestock and poultry. In: HABECK, D. H., BENNETT, F. D., FRANK, J. H. (Ed.) Classical biological control in the southern United States. Gainesville: University of Florida. Chap. 20, p.149-155. (Southern Cooperative Series Bulletin, 355p.
- FLANDERS, S. E. 1965. On the sexuality and sex ratios of hymenopterous populations. *Am. Nat.* **99**, 489-494.
- FLEMMING, J. G. W., & SUMMERS, M. D. 1986. *Campoletis sonorensis* endoparasitic wasps contain forms of *C. sonorensis* virus DNA suggestive of integrated and extrachromosomal polydnavirus DNAs. *J. Virol.* **57**, 552-562.
- FLINT, M. L., & van den BOSH, R. 1983. Introduction to integrated pest management. New York: Plenum Press, 240p.
- FRANK, S. A. 1987. Individual and population sex allocation patterns. *Theor. Popul. Biol.* **31**, 47-74.
- FÜHRTER, E., & KILINCER, N. 1972*. Die motorische Aktivität der endoparasitischen larven von *Pimpla turionellae* L. und *Pimpla flavocoxis* Ths. In der Wirtspuppe. *Entomophaga* **17**, 149-165.
- GADGIL, M., & BOSSERT, W. 1970. Life historical consequences of natural selection. *Amer. Nat.* **104**, 1-24.

* o artigo não foi consultado no original.

- GARCIA, J. J. & BECNEL, J. J. 1994. Eight new species of *Microsporidia* (Microspora) from Argentine mosquitos (Diptera: Culicidae). *J. Invertebr. Pathol.* 64 (3), 243-252.
- GAULD, I. D., & BOLTON, B. 1988. The Hymenoptera. In: The structure of Hymenoptera. Bristish Museum (Natural history). Oxford University Press. Ed. Ian Gauld and Barry Bolton. Chap. 5, p. 58-86.
- GAULD, I. D., & HANSON, E. The biology of Hymenoptera. Important biological features in the evolution of the order. In: HANSON, E., and GAULD, I. D. (Eds.) The Hymenoptera of Costa Rica. Oxford University Press, 1995. Chap. 2-2.2, p. 28-32.
- GEDEN, C.J., 1996. Modeling host attacks and progeny production of *Spalangia gemina*, *Spalangia cameroni*, and *Muscidifurax raptor* (Hymenoptera: Pteromalidae) at constant and variable temperatures. *Biol. Contr.* 7 (2), 172-178.
- GEDEN, C. J., SMITH L., & RUTZ, D. A. 1992. Rapid deterioration of searching behavior, host destruction, and fecundity of the parasitoid *Muscidifurax raptor* (Hymenoptera: Pteromalidae) in culture. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 85, 179-187.
- GEDEN, C.J., BERNIER, U. R., CARLSON D. A., & SUTTON, B. D. 1998. Identification of *Muscidifurax* sp parasitoids of muscoid flies, by composition patterns of cuticular hydrocarbons. *Biol. Contr.* 12, 200-207.
- GEDEN, C. J., LONG, S. J., RUTZ, D. A., & BECNEL, J. J. 1995. *Nosema* disease of the parasitoid *Muscidifurax raptor* (Hymenoptera: Pteromalidae): prevalence, patterns of transmission, management, and impact. *Biol. Contr.* 5, 607-614.
- GEDEN, C. J., RUTZ, D. A., MILLER, R. W., & STEINKRAUS, D. C. 1992. Supression of house flies (Diptera: Muscidae) on New York and Maryland dairies using releases of *Muscidifurax raptor* (Hymenoptera: Pteromalidae) in Integrated Management Program. *Environ. Entomol.* 21(6), 1419-1426.

- GERBER, H. S. & KLOSTERMEYER, E. C. 1970. Sex control by bees: a voluntary act of egg fertilization during oviposition. *Science*. **167**, 82-84.
- GERLING, D., & LEGNER, E. F. 1968. Developmental history and reproduction of *Spalangia cameroni*, parasite of synanthropic flies. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **61**, 1436-1443.
- GIRAULT, A. A., & SANDERS, G. E. 1910. III. Description of a new north American genus and species of the family Pteromalidae from Illinois, parasitic on *Musca domestica* L., with biological notes. *Psyche*, camb. **18**: 145-160.
- GREENBERG, B. & POLVONY, D. Bionomics of flies. In: GREENBERG, B. (Ed). Flies and disease – ecology, classification and biotic association. New Jersey: Princ. Univ. Press., 1971, v. 1. Chap. 3, p. 56-83.
- GRENN, R. F., GORDH, G., & HAWKINS, B. A. 1982. Precise Sex ratios in highly inbred parasitic wasps. *Am. Nat.* **120**, 653-665.
- GRIFFITHS, N. T., & GODFRAY, H. C. J. 1988. Local mate competition, sex ratio, and clutch size in wasps. *Beh. Ecol. Sociobiol.* **22**, 211-217.
- GUIMARÃES, J. H., PRADO, A. P., & LINHARES, A. X. 1978. Three newly introduced blowfly species in Southern Brazil (Diptera: Calliphoridae). *Rev. Bras. Entomol.* **22** (1), 53-60.
- HAESSELBARTH, E. 1979*. Zur parasitierung der puppen von forleule (*Panolis flammea* (Schiff.)), Kiefernspanner (*Bupalus piniarius* (L.)) und Heidelbeerspanner (*Boarmia bistortana* (Goeze)) in bayerischen Kiefernwäldern. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* **87**, 186-202; 311-322.
- HAMILTON, W. D. 1967. Extraordinary sex ratios. *Science*. **156**, 477-488.

* o artigo não foi consultado no original

- HARVEY, J. A. & GOLS, R. 1998. The influence of host quality on progeny and sex allocation in the pupal ectoparasitoid, *Muscidifurax raptorellus* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Bull. Entomol. Res.* 88, 299-304.
- HARVEY, J. A., VET, JIANG, L. E. M., and GOLS, R. 1998. Nutritional ecology of the interaction between larvae of the gregarious ectoparasitoid, *Muscidifurax raptorellus* (Hymenoptera: Pteromalidae), and their pupal host, *Musca domestica* (Diptera; Calliphoridae). *Physiol. Entomol.* 23, 113-120.
- HINKLEY, D. V. 1983. Jackknife methods. *Encycl. Statist. Sci.* 4, 280-287.
- JERVIS, M. A., & KIDD, A. C. 1986. Host-feeding strategies in hymenopteran parasitoids. *Biol. Rev.* 61, 395-434.
- JOHNSON, R. A., & WICHERN, D. W. 1992. Applied Multivariate Statistical Analysis, New Jersey: Prentice Hall, Upper Saddle River. 600p.
- JONES, C. J., & WEINZIERL, R. A. 1997. Geographic and temporal variation in pteromalid (Hymenoptera: Pteromalidae) parasitism of stable fly na house fly (Diptera: Muscidae) collected from Illinois cattle feedlots. *Environ. Entomol.* 26, 421-432.
- KING, B. H. 1987. Offspring sex ratios in parasitoid wasps. *Q. Rev. Biol.* 62, 367-396.
- KING, B. H. 1989. A test of local mate competition theory with a solitary species of parasitoid wasp *Spalangia cameroni*. *Oikos*. 55, 50-54.
- KING, B. H. 1993. Sequence of offspring sex production in the parasitoid wasp *Nasonia vitripennis* in response to unparasitized versus parasitized hosts. *Anim. Behav.* 48, 1236-1238.

- KOGAN, M., & LEGNER, E. F. 1970. A biosystematic revision of the genus *Muscidifurax* (Hymenoptera: Pteromalidae) with descriptions of four new species. *Can. Entomol.* 102, 1268-1290.
- KRELL, P. J., & STOLTZ, D. B. 1979. Unusual baculovirus of the parasitoid wasp, *Apanteles melanoscelus*: isolation and preliminary characterization. *J. Virol.* 29, 1118-1130.
- KUMAR, A., & TRIPATHI, C.P.M. 1987. Parasitoid-host relationship between *Trioxys* (*Binodoxys*) *indicus* Subba Rao and Sharma (Hymenoptera: Aphidae): Effect of host plants on the sex ratio of the parasitoid. *Entomology* 12(2), 95-99.
- LEAL, T.T.S., PRADO, A., & ANTUNES, A. J. 1982. Rearing the larvae of the blowfly *Chrysomya chloropyga* (Wiedemann) (Diptera: Calliphoridae) on oligidic diets. *Rev. Bras. Zool.* 1, 41-44.
- LEGNER, E. F. 1969. Adult emergence interval and reproduction in parasite Hymenoptera influence by host size and density. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 62, 220-226.
- LEGNER, E. F. 1977. Temperature, humidity, and depth of habitat influencing host destruction and fecundity of muscoid fly parasites. *Entomophaga* 22 (2), 199-206.
- LEGNER, E. F. 1979^a. Reproduction of *Spalangia endius*, *Muscidifurax raptor* and *M. zaraptor* on fresh vs. refrigerated fly hosts. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 72, 155-157.
- LEGNER, E. F. 1979^b. The relationship between host destruction and parasitic reproductive potencial in *Muscidifurax raptor*, *Muscidifurax zaraptor*, and *Spalangia endius* (Chalcidoidea: Pteromalidae). *Entomophaga* 24 (2), 145-152.
- LEGNER, E. F. 1981. Improving commercial biological control of filth flies with parasites. In: Status of Biological Control of Filth flies, Gainesville, Proceedings. New Orleans: USDA, p. 5-10.

- LEGNER, E. F. 1987. Inheritance of gregarious and solitary oviposition in *Muscidifurax raptorellus* Kogan & Legner (Hymenoptera: Pteromalidae). *Can. Entomol.* 119, 791-807.
- LEGNER, E. F. 1988. Hybridization in principal parasitoids of synantropic diptera: the genus *Muscidifurax* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Hilgardia*. 56, 1-36.
- LEGNER, E. F. 1989. Paternal influences in males of the parasitic wasp *Muscidifurax raptorellus* Kogan & Legner (Hymenoptera: Pteromalidae). *Entomophaga*. 34, 307-320.
- LEGNER, E. F. 1991. Recombinant males in the parasitic wasp *Muscidifurax raptorellus* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Entomophaga*. 36 (2), 173-181.
- LEGNER, E. F., & GERLING, D. 1967. Host-feeding and oviposition on *Musca domestica* by *Spalangia cameroni*, *Nasonia vitripennis* and *Muscidifurax raptor* (Hymenoptera: Pteromalidae) influences their longevity and fecundity. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 60 (3), 678-691.
- LEGNER, E. F., & GERLING, D. 1976. Host-feeding and oviposition on *Musca domestica* by *Spalangia cameroni*, *Nasonia vitripennis*, and *Muscidifurax raptor* (Hymenoptera: Pteromalidae) influence their longevity and fecundity. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 60, 678-691.
- LEGNER, E. F., & OLTON, G. S. 1968. The biological method and integrated control of house and stable flies in California. *Calif. Agric.* 22 (6), 2-4.
- LEWONTIN, R. C. 1965. Selection for colonizing ability. In: Baker, H. G., Stebbins, G. L. The genetics of colonizing species. New York: Academic Press. p.77-91.

- MADEIRA, N. G. Variação intraespecífica em *Spalangia endius* (Hymenoptera: Pteromalidae): Tabela de vida; efeito da temperatura e idade do hospedeiro influenciando a relação hospedeiro-parasitóide. 1992. 103p. Tese (Doutorado) – Universidade Federal de Minas Gerais - U.F.M.G.
- MAIA, A. de H. 1997. Métodos estatísticos para comparação de parâmetros associados as tabelas de vida de fertilidade. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ENTOMOLOGIA, 16., Salvador, 1997. **Resumos**. Salvador. Sociedade Entomológica do Brasil/ EMBRAPA-CNPMF, p.19.
- MAIA, A. de H., LUIZ, A. J. B., & CAMPANHOLA, C. 2000. Statistical inference on associated fertility life table parameters using jackknife technique: computational aspects. *J. Econ. Entomol.* **93** (2), 511-518.
- MANDEVILLE, J. D., & MULLENS, B. A. 1990. Host species and size as factors in parasitism by *Muscidifurax* sp. and *Spalangia* sp (Hymenoptera: Pteromalidae) in the field. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **83**, 1074-1083.
- MANDEVILLE, J. D., MULLENS, B. A., & MEYER, J. A. 1988. Rearing and host age suitability of *Fannia canicularis* (L.) (Diptera: Muscidae) for parasitization by *Muscidifurax zaraptor* Kogan & Legner (Hymenoptera:Pteromalidae). *Can. Entomol.* **108**, 153-159.
- MARCHENKO, M. I. 1985. Development of fly *Chrysomya albiceps* (Wied.) (Diptera: Calliphoridae). *Ent. Rev.* **64** (3), 79-84.
- MEYER, J. S., IGERSELL, C. G., MACDONALD, L. L., & BOYCE, M. S. 1986. Estimating uncertainty in population growth rates: jackknife vs. bootstrap techniques. *Ecology*. **67**, 1156-1166.

- MILLER, R. W., & RUTZ, D. A. 1990. Survey of house fly pupal parasitoids on dairy farms in Maryland and New York. In: *Biocontrol of Arthropods affecting livestock and poultry* (D. A. Rutz and R. S. Patterson, Eds), p 59-67. Westview, Boulder, CO.
- MINITAB, 1994. Minitab user's guide. Windows microcomputer version, release 10.1. Enterprise Drive. State College. PA.
- MONTEIRO, M. R. 1995. Microhimenópteros (Insecta: Hymenoptera) parasitóides e insetos predadores de moscas sinantrópicas (Insecta: Diptera) na granja Capuavinha, Monte Mor, Campinas. 98p. Dissertação (M. S) – Universidade Estadual de Campinas.
- MORGAN, B., BERTI FILHO, E., & COSTA, V. A. Life history of *Spalangia gemina* Boucek (Hymenoptera: Pteromalidae), a fast breeding microhimenopteran pupal parasitoid of muscoid flies. *Med. Vet. Entomol.* 5, 277-281, 1991.
- ORZACK, S. H. 1990. The comparative biology of second sex ratio evolution within a natural population of a parasitic wasp *Nasonia vitripennis*. *Genetics.* 124, 385-396.
- ORZACK, S. H. & PARKER Jr., E. D. 1986. Sex ratio control in a parasitic wasp, *Nasonia vitripennis*. I. Genetic variation in facultative sex-ratio adjustment. *Evolution.* 40, 331-340.
- OYISHI, K., POULSEN, D. F. & WILLIAMSON, D. L. 1984. Virus mediated change in clumping properties of *Drosophila* SR spiroplasmas. *Curr. Microbiology.* 10, 153-158.
- PARKER Jr., E. D., & ORZACK, S. H. 1985. Genetic variation for the sex ratio in *Nasonia vitripennis*. *Genetics.* 110, 93-105.
- PATTERSON, R. S., & MORGAN, B. Factors affecting the use of an IPM scheme at poultry instalations in a semi-tropical climate. In: (Ed.) *Biological control of muscoid flies* (Patterson, R. S. ; Rutz, D. A. Eds.). College Park: Entomological Society of America, 1986. p.101-107. (Miscellaneous Publications, 61).

- PATTERSON, R. S., & RUTZ, D. A. (Eds). 1986. Biological control of muscoid flies. *Misc. Publ. Entomol. Soc. Am. Lanham, M. D.*
- PECK, O. 1974. Chalcidoid (Hymenoptera) parasites of the horn fly, *Haematobia irritans*, (Diptera: Muscidae) in Alberta and elsewhere in Canada. *Can. Entomol.* **106**, 473-477.
- PERROT-MINNOT, M. J., GUO, L. R. & WERREN, J. H. 1996. Single and double infections with *Wolbachia* in the parasitic wasp *Nasonia vitripennis*: Effect on compatibility. *Genetics*. **143**(2), 961-972.
- PETERSEN, J. J. 1986. Evaluating the impact of pteromalid parasites on filth fly populations associated with confined livestock installations. *Misc. Publ. Entomol. Soc. Am.* **61**, 52-56.
- PETERSEN, J. J., & CAWTHRA, J. K. 1995. Release of a gregarious *Muscidifurax* species (Hymenoptera: Pteromalidae) for the control of filth flies associated with confined beef cattle. *Biol. Contr.* **5**, 279-284.
- PETERSEN J. J., & CURREY, P. 1996 ^a. Timing of release of gregarious *Muscidifurax raptorellus* (Hymenoptera: Pteromalidae) to control flies associated with confined beef cattles. *J. Agr. Entomol.* **13**, 55-63.
- PETERSEN J. J., & CURREY, P. 1996 ^b. Reproduction nad development of *Muscidifurax raptorellus* (Hymenoptera: Pteromalidae), a parasite of filth flies. *J. Agr. Entomol.* **13**, 99-107.
- PETERSEN, J. J., WATSON, D. W., & PAWSON, B.M. 1990. Native biocontrol agents as a component of integrated pest management for confined livestock. In: Biocontrol of Arthropods affecting livestock and poultry (D. A. Rutz and R. S. Patterson, Eds), p. 79-93. Westview, Boulder, CO.

- PINHEIRO J. B., BUENO, V. H. P., & ALVES, D. G. 1989. Ocorrência de parasitóides *Musca domestica* L. 1758 (Diptera: Muscidae) em Lavras, Minas Gerais. *Ann. Soc. Entomol. Bras.* 18(2), 419-421.
- PODOLER, H., & MENDEL, Z. 1979. Analysis of a host-parasite (*Ceratitis-Muscidifurax*) relationship under laboratory conditions. *Ecol. Entomol.* 4, 45-59.
- POULSON, D. F., & SAKAGUCHI, B. 1961. Nature of the "sex ratio" agent in *Drosophila*. *Science*. 133, 1489-1490.
- PROPP, G. D., & MORGAN, P. B. 1985. Effect of host distribution on parasitoidism of house fly (Diptera: Muscidae) pupae by *Spalangia* species and *Muscidifurax raptor* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Can. Entomol.* 117, 515-524.
- QUENOUILLE, M. H. 1956. Notes in bias in estimation. *Biometrika*, 43, 353-360.
- RUTZ, D. A., & AXTELL, R. C. 1979. Sustained releases of *Muscidifurax raptor* (Hymenoptera: Pteromalidae) for house fly (*Musca domestica* L.) control in two types of caged layer houses. *Environ. Entomol.* 4, 1105-1110.
- RUTZ, D. A., & AXTELL, R. C. 1981. House fly (*Musca domestica*) control in broiler-breeder poultry houses by pupal parasites (Hymenoptera: Pteromalidae): Indigenous parasite species and releases of *Muscidifurax raptor*. *Environ. Entomol.* 10 (3), 343-345.
- RUTZ, D. A., & PATTERSON, R. S. 1990. Biocontrol of arthropods affecting livestock and poultry. Westview, Boulder, CO. 360p.
- SALT, G. 1970. The cellular defense reactions of insects. Cambridge University Press. Cambridge. 98p.

- SCHAFFER, W. M. 1974. Optimal reproductive effort in fluctuating environments. *Amer. Nat.* **108**, 783-790.
- SCHWARTZ, A., & GERLING, D. 1974. Adult biology of *Telenomus remus* (Hymenoptera: Scelionidae) under laboratory conditions. *Entomophaga*. **19**, 483-492.
- SERENO, F. T. S., & NEVES, D. 1993. Ocorrência natural de microhimenópteros parasitóides de pupas de moscas em aviários. *Ann. Soc. Entomol. Bras.* **22** (3), 527-533.
- SHARMA, S., 1996. Applied Multivariate Techniques, New York: John Wiley & Sons, Inc. 456p.
- SILVEIRA, G. A. R., MADEIRA, N. G., AZEREDO-ESPIN, A. M. L. DE, PAVAN, C. 1989. Levantamento de microhimenópteros parasitóides de dípteros de importância médico-veterinária no Brasil. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*. **84** (4), 505-510.
- SKINNER, S. W. 1982. Maternally inherited sex ratio in the parasitoid *Nasonia vitripennis*. *Science*. **215**, 1133-1134.
- SKINNER, S. W. 1985. Son-killer: a third extrachromosomal factor affecting the sex ratio. *Genetics*. **109**, 745-759.
- SMITH, L. & RUTZ, D. A. 1991. Seasonal and relative abundance of Hymenopterous parasitoids attacking house fly pupae at dairy farms in Central New York. *Environ. Entomol.* **20** (2), 661-668.
- STOLTZ, D. B., & VISON, S. B. 1977. Baculovirus-like particles in the reproductive tracts of female parasitoid wasp. II: The genus *Apanteles*. *Can. J. Microbiol.* **23**, 28-37.
- STOLTZ, D. B., & VINSON, S. B. 1979. Viruses and parasitism in insects. *Adv. Virus Res.* **24**, 125-171.

- STOLTZ, D. B., GUZO, D., & COOK, D. 1986. Studies on polydnavirus transmission. *Virology*. **155**, 120-131.
- STOUHAMMER, R. S., BREEUWER, J. A. J., LUCK, R. F., & WERREN, J. H. 1993. Molecular identification of microorganisms associated with parthenogenesis. *Nature*. **361**, 66-68.
- STRAND, M. R. 1988 Variable sex ratio strategy of *Telenomus heliothidis* (Hymenoptera: Scelionidae): adaptation to host and conspecific density. *Oecologia*. **77**, 219-224.
- TAYLOR, D. B., & SZALANSKI, A. L. 1999. Identification of *Muscidifurax* sp. by polymerase chain reaction-restriction fragment length polymorphism. *Biol. Contr.* **15**, 270-273.
- TAYLOR, D. B., PETERSON, II, R. D., SZALANSKI, A. L., & PETERSEN, J. J. 1997. Mitochondrial DNA variation among *Muscidifurax* sp (Hymenoptera: Pteromalidae), pupal parasitoides of filth flies (Diptera). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **90** (6), 814-824.
- THOMAZINI, M. J. Tabela de vida biológica, exigências térmicas e caracterização morfológica de *Muscidifurax uniraptor* KOGAN & LEGNER, 1970 (Hymenoptera: Pteromalidae) em pupas de *Musca domestica* L., 1758 (Diptera: Muscidae). 1998. 70p. Tese (Doutorado) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo.
- TUKEY, J. W. 1958. Bias and confidence in not quite large samples. *Ann. Math. Statist.* **29**, 614p.
- VINSON, S. B. 1975. Biochemical coevolution between parasitoids and their hosts. In: Evolutionary strategies of parasitic insects and mites. Price, P. W. (ed), pp. 14-48. Plenum, London.

- VINSON, S. B. 1976. Host selection by insect parasitoids. *Annu. Rev. Entomol.* **21**, 109-133.
- VINSON, S. B. & IWANTSCH, G. F. 1980. Host suitability for insect parasitoids. *Annu. Rev. Entomol.* **25**, 397-419.
- VINSON, S. B. & STOLTZ, D. B. 1986. Cross-protection experiments with two parasitoid (Hymenoptera: Ichneumonidae) viruses. *Ann. Ent. Soc. Am.* **79**, 216-218.
- WAAGE, J. K. 1986. Family planning in parasitoids: adaptative patterns of progeny and Sex allocation. Pp. 63-95. In: WAAGE, K. L. and GREATHEAD, D. (eds), *Insect Parasitoids*, Academic Press, New York.
- WEINZIERL, R. A. & JONES, J. C. 1998. Releases of *Spalangia nigroaenea* and *Muscidifurax zaraptor* (Hymenoptera: Pteromalidae) increase rates of parasitism and total mortality of stable fly and house fly (Diptera: Muscidae) pupae in Illinois cattle feedlots. *J. Econ. Entomol.* **91** (5), 1114-1121.
- WERREN, J. H. 1984. A model for sex ratio selection in parasitic wasps: local mate competition and host quality effects. *Neth. J. Zool.* **34**, 81-96.
- WERREN, J. H. 1987. Labile sex ratios in wasps and bees. *Biosci.* **37**, 498-506.
- WERREN, J. H., & ASSEM, J. van den. 1986. Experimental analysis of a paternally inherited extrachromosomal factor. *Genetics.* **114**, 217-233.
- WERREN, J. H., SKINNER, S. W. & CHARNOV, E. L. 1981. Paternal inheritance of a daughterless sex ratio factor. *Nature.* **293**, 467-468.
- WERREN, J. H., SKINNER, S. W. & HUGER, A. M. 1986. Male-killing bacteria in a parasitic wasp. *Science.* **231**, 990-992.

WYLIE, H. G. 1973. Control of egg fertilization by *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae) when laying on parasitized house fly pupae. *Can. Entomol.* **105**, 709-718.

WYLIE, H. G. 1979. Sex ratio variability of *Muscidifurax zaraptor* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Can Entomol.* **111**, 105-107.

ZCHORI-FEIN, E., GEDEN, C. I., & RUTZ, D. A. 1992. Microsporidiosis of pteromalid parasitoids of muscoid flies. *J. Invertebr. Pathol.* **60**, 292-298.

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE