

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE FILOSOFIA CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

Biologia larval de *Pegoscapus tonduzi* (Chalcidoidea: Agaonidae), polinizador de

Ficus citrifolia (Moraceae)

Sergio Jansen González

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como
parte das exigências para a obtenção do título de
Mestre em Ciências, Área: Entomologia.

RIBEIRÃO PRETO-SP

2009

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Programa de Pós-graduação em Entomologia da Universidade de São Paulo em Ribeirão Preto. A FAPESP (#06/05465-8) e CAPES pela bolsa de mestrado concedida.

A Jovem Pesquisador/Biota/Fapesp (#04/10299-4) e IDEA WILD pelos auxílios dados durante a elaboração do projeto.

A meu orientador, Rodrigo Augusto Santinelo Pereira pela sua orientação, grande aporte e apoio durante o desenvolvimento do trabalho.

Á professora Simone de Pádua Teixeira pela orientação durante o estudo histológico, e ao Laboratório de Botânica da FCFRP-USP onde foram desenvolvidas as análises histológicas.

Ao professor Finn Kjellberg pelo aporte na discussão do manuscrito e facilitação de bibliografia.

Agradeço também a Larissa do Laboratório de Ecologia Vegetal pela guia e sugestões durante o campo; agradeço a Liana, Marina e Viviane do Laboratório de Botânica da FCFRP-USP pela imprescindível ajuda emprestada durante a histologia.

Á usina São Martinho em Pradópolis e o Instituto Agrônomo de Campinas (IAC) em Ribeirão Preto pela ajuda na obtenção dos dados climatológicos.

Um agradecimento especial a Rodrigo e Simone, pela sua acolhida, amizade e generosidade que facilitaram e alegraram minha estância no Brasil durante este tempo. A minha mãe Maria José e minha irmã Juanita pelo imenso apoio e carinho desde a distancia. A Laura pela grande amizade e carinho.

Ao Brasil e a Universidade de São Paulo por me oferecer esta oportunidade e me fazer sentir como em casa mesmo estando a vários milhares de quilômetros dela. A Colômbia onde cresci e me formei.

Á professora Elenice Mouro Varanda pela ajuda emprestada quando mais precisava.

A todos: Fabiana, Luís, Flávia, Vanessa, Luciano, Fernando, Anayra, Monisse, Mariana, Michelle, Larissa, Ludmila, Alison, Pâmela e João Paulo pela amizade e apoio. Aos colombianos Milena, Fredy, Claudia, Lina, Javier, Leonardo, Zioneth, Guillermo e Julian com os quais matei saudades da terra.



© QUINO

RESUMO

JANSEN-GONZALEZ, S. **Biología larval de *Pegoscapus tonduzi* (Chalcidoidea, Agaonidae), polinizador de *Ficus citrifolia* (Moraceae)**. 2009. 41f. Dissertação (Mestrado), Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto. 2009.

A interação mutualística, espécie-específica, vespas de figo-figueiras envolve dois processos antagonísticos, predação de sementes e polinização, realizadas por vespas da família Agaonidae. Sabe-se que a larva da vespa se alimenta de tecido da semente durante seu desenvolvimento, mas o processo pelo qual isto ocorre é pouco conhecido, não se sabendo até que ponto a larva depende do desenvolvimento da semente. Neste trabalho foi estudada a biologia larval de *Pegoscapus tonduzi*, polinizadora de *Ficus citrifolia* (Moraceae). O estudo foi realizado em plantas de *F. citrifolia* presentes no campus da Universidade de São Paulo em Ribeirão Preto/SP, durante o período de julho de 2007 a agosto de 2008. Para tal, quatro coortes de vespas foram estudadas, nas quais cerca de cinco figos foram coletados em intervalos de dois dias, ao longo do ciclo de desenvolvimento larval. Os figos foram dissecados para observação das larvas e para a obtenção de ovários/galhas da planta para o preparo de lâminas histológicas. Os resultados mostraram que o processo de predação de sementes realizado pelas larvas de *P. tonduzi* é elaborado, com o desenvolvimento larval intimamente relacionado aos processos embriogênicos da planta. O desenvolvimento larval apresenta quatro instares, detectados pela mudança de tamanho e formadas larvas. A duração do ciclo de vida de *P. tonduzi* foi de 40 a 70 dias, aproximadamente, correlacionando-se negativamente com a temperatura ambiente no período. O ovo é depositado na região próxima à base do estilete, entre o nucelo e o tegumento interno do ovário da planta. Nessa fase, observa-se o surgimento do embrião vegetal, indicando que o ovário em que larva se desenvolve foi fertilizado. No segundo estágio larval, o inseto migra para a região micropilar e passa a se alimentar oralmente do endosperma da planta. Nesta fase, ainda, nota-se o desaparecimento do embrião vegetal, sugerindo este é consumido pela larva da vespa. Os resultados sugerem a existência de um ajuste evolutivo fino entre inseto-planta, uma vez que o desenvolvimento da larva da vespa de figo parece depender da fertilização e conseqüente formação do endosperma.

Palavras chave: Agaonidae, *Ficus*, biologia larval, mutualismo, interação inseto-planta.

ABSTRACT

JANSEN-GONZALEZ, S. **Larval biology of *Pegoscapus tonduzi* (Chalcidoidea, Agaonidae), polinator of *Ficus citrifolia* (Moraceae).** 2009. 41p. Dissertation (Master), Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto. 2009.

The species-specific mutualistic interaction between fig trees and fig wasps engages two antagonist processes: seed predation and pollination, both achieved by wasps of the Agaonidae family. It is well known that fig wasp larvae feed on seed tissues for their development but the process itself is poorly known. Here is a study on the larval biology of *Pegoscapus tonduzi*, pollinator of *Ficus citrifolia* (Moraceae). The study was carried out between July 2007 and August 2008 at the São Paulo University campus in Ribeirão Preto, São Paulo State. Four cohorts of fig wasps were studied; for each cohort, about five figs were sampled each two days until complete larval cycle. Sampled figs were dissected for larvae observation and measurement, and flower ovaries/galls subsamples destined to histological study. Results showed that seed predation by fig wasps is a complex process, with larval development closely related to plant embryogenesis. Four larval instars were determined by changes on larva size and shape. Larval cycle extended from 40 to 70 days, showing a negative relation with environmental temperature. The egg is laid near the style insertion, between nucleus and inner integument of the flower ovary. Vegetal embryo was observed along with first larval instar, indicating that fertilization took place inside the ovary where larva develops. At second instar, the larva migrates to the micropilar region and begins to feed orally from endosperm. In this phase, the embryo disappears, suggesting that it is consumed by the larva. Our results suggest a fine tune evolutionary insect-plant adjustment, as fig wasp larvae seems to depend on ovary fertilization and endosperm development.

Key words: Agaonidae, *Ficus*, larval biology, mutualism, insect-plant interaction.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 -Curva de crescimento de <i>Pegoscapus tonduzi</i>	18
Figura 2 -Aceleração do crescimento larval de <i>P.tonduzi</i>	19
Figura 3 -Distribuição de freqüência do comprimento do corpo das larvas	20
Figura 4 - Estádios imaturos de <i>Pegoscapus tonduzi</i>	22
Figura 5 - Localização de alguns estádios larvais de <i>Pegoscapus tonduzi</i>	23
Figura 6 - Ovários de <i>Ficus citrifolia</i> em cortes longitudinais.....	25
Figura 7 - Vista longitudinal dos estádios finais de <i>P. tonduzi</i> e tecidos ovarianos.....	27

SUMÁRIO

1 Introdução.....	10
2 Material e Métodos.....	14
2.1 Área de estudo e espécie estudada.....	14
2.2 Obtenção das vespas para estudo.....	14
2.3 Biologia larval.....	15
2.4 Desenvolvimento da galha.....	16
2.5 Análise dos dados.....	16
3 Resultados	27
4 Discussão	29
- Referências Bibliográficas.....	35
- Anexos.....	39

1 INTRODUÇÃO

As plantas do gênero *Ficus* apresentam uma relação mutualística, espécie-específica, com pequenas vespas polinizadoras da família Agaonidae. Esta relação abrange dois processos antagônicos: polinização, realizada pelas fêmeas adultas, que utilizam uma porção dos ovários de flores pistiladas da planta para depositar seus ovos (Weiblen 2002), e predação de sementes, realizada pelas larvas durante seu desenvolvimento (Ramirez 1976).

O gênero *Ficus* é caracterizado por uma inflorescência globosa denominada sicônio, no interior da qual as flores estão inseridas (Verkerke 1989). As flores pistiladas se desenvolvem em frutos do tipo aquênio, que apresentam pericarpo duro envolvendo uma única semente (Verkerke 1989).

O ciclo de desenvolvimento do sicônio e das vespas de figo pode ser dividido em cinco fases (Galil & Eisikowitch 1968b – Tabela 1). Nas espécies monóicas, esse ciclo pode ser resumido da seguinte forma: as fêmeas de vespas polinizadoras, fecundadas e carregadas de pólen, são atraídas por substâncias voláteis liberadas pelos sicônios receptivos (Hossaert-McKey *et al.* 1994). As vespas fêmeas (fundadoras) adentram a inflorescência através de uma abertura denominada ostíolo, geralmente perdendo as antenas e asas nesse processo, e realizam a polinização das flores pistiladas, ainda utilizando os ovários de algumas dessas flores para depositar seus ovos. As flores que recebem ovos desenvolvem-se em galhas, onde a prole de vespas se desenvolve no lugar dos frutos. Durante a fase de desenvolvimento da prole de vespas, as larvas se alimentam do endosperma formado pela fertilização (Condit 1932; Verkerke 1989). Algumas semanas mais tarde (aproximadamente quatro a seis semanas), próximas ao final do ciclo de desenvolvimento do sicônio, as flores estaminadas amadurecem e a prole de vespas completa seu desenvolvimento. Os primeiros a emergir são os machos, que, localizam e copulam as fêmeas, que ainda estão em suas galhas. Então, com suas mandíbulas, os machos de algumas

espécies abrem um pequeno orifício na parede da inflorescência, por onde as vespas sairão. Logo após, as fêmeas fecundadas emergem, carregam o pólen passiva ou ativamente, segundo a espécie, e abandonam o sicônio em busca de uma árvore com inflorescências receptivas (Bronstein 1992). Logo depois, os sicônios completam seu amadurecimento, tornando-se atrativos para várias espécies de vertebrados frugívoros que atuam como dispersores (Shanahan 2001).

Aproximadamente um terço das espécies de *Ficus* é polinizado passivamente pelas vespas, enquanto nas demais espécies as polinizadoras coletam o pólen de um sicônio e polinizam ativamente as flores de outro (Jousselin *et al.* 2003). Nos casos de polinização ativa, as vespas coletam o pólen ativamente, utilizando as pernas anteriores (Kjellberg *et al.* 2001), e o depositam e transportam em estruturas especializadas, depressões mesotorácicas denominadas bolsos de pólen, até um figo receptivo. No figo receptivo, as vespas retiram o pólen dos bolsos com as pernas anteriores e polinizam as flores (Galil & Eisikowitch 1969, Ramírez 1969). As espécies de *Ficus* da seção *Americana* são polinizadas exclusivamente de forma ativa por vespas do gênero *Pegoscapus* Cameron.

Tabela 1: Fases do desenvolvimento do sicônio e das vespas polinizadoras de espécies monóicas de *Ficus*, segundo Galil & Eisikowitch (1968b).

Fase	Descrição
A (pré-feminina)	Flores pistiladas do sicônio imaturas
B (feminina)	Figo receptivo. Liberação de voláteis e atração de fundadoras
C (interfloral)	Período de desenvolvimento da prole de vespas e dos frutos
D (masculina)	Emergência da prole de vespas e maturação das flores estaminadas
E (pós-floral)	A prole de vespas se dispersa e o figo amadurece

Apesar do grande número de estudos sobre o mutualismo *Ficus* – vespas de figo (ver referências citadas nas revisões Janzen 1979, Bronstein 1992 e Weiblen 2002), poucos deles levam em conta o desenvolvimento das vespas polinizadoras dentro de suas galhas (Bronstein & Patel 1992, Jansen-G. & Sarmiento 2008).

Os estudos de Grandi (1920), Kuttamathiathu (1958) e Joseph (1984) estão dentre os poucos encontrados na literatura que descrevem com detalhe o ciclo vital e os estádios imaturos das vespas do figo. Eles descreveram estádios imaturos e tempo de desenvolvimento das espécies *Blastophaga psenes*, polinizadora de *Ficus carica*, e *Ceratosolen fusciceps*, polinizadora de *Ficus racemosa*. Estes trabalhos propuseram a ocorrência de dois estádios larvais. As delimitações dos estádios se basearam principalmente na presença ou ausência de aparelho bucal e nas fases de desenvolvimento dos figos de.

Outros estudos que trataram, sem maiores detalhes, do desenvolvimento dos agaonídeos foram Galil & Eisikowitch (1968a) e Joseph & Abdurahiman (1981), os quais avaliam o intervalo de desenvolvimento das vespas, observando o momento de entrada das fêmeas fundadoras e a emergência dos adultos, sem investigar o número de estádios larvares e o tempo de desenvolvimento de cada um. Ainda, Bronstein & Patel (1992) descreveram as diferenças no tempo de desenvolvimento entre as estações quente e fria, e Patiño et al. (1994) avaliaram as temperaturas letais para as vespas em desenvolvimento, mas nenhum desses estudos analisaram os estádios larvais.

Recentemente, Jansen-G & Sarmiento (2008) determinaram os estádios larvais e o tempo de desenvolvimento de cada um dos ínstares de *Pegoscapus bacataensis*, polinizadora de *Ficus andicola* na Colômbia. O tempo de duração total do ciclo larval dessa espécie foi de 154 dias, um intervalo de tempo maior que o reportado em outras espécies que se desenvolvem em altitudes

menores. Sendo assim, estudos de biologia larval de vespas de figo é um campo praticamente inexplorado, neste sistema especializado de relação inseto-planta.

Quanto ao desenvolvimento da galha, trabalhos como os de Condit (1932), e Johri & Konar (1956), descreveram o desenvolvimento floral e a embriologia da semente para as espécies *Ficus carica* e *Ficus religiosa*, respectivamente. Esses estudos descreveram alguns estágios de desenvolvimento da galha, mas fora do contexto temporal e sem levar em conta o desenvolvimento larval e a sua interação com os tecidos vegetais.

Sabe-se que na superfamília Chalcidoidea, na qual se inclui a família Agaonidae, o hábito alimentar muda durante o desenvolvimento ontogenético dos insetos. Por exemplo, estádios larvares mais jovens parecem se alimentar de forma osmótica, ao passo que estádios mais desenvolvidos se alimentam de forma oral (Clausen 1962; Hagen 1973; Stehr 1987). Isso implica em mudanças no comportamento alimentar da larva, acompanhadas de mudanças fisiológicas ao longo do seu desenvolvimento. Isto poderia interferir na relação das larvas de Agaonidae com a planta ao longo do tempo.

O estudo da biologia larval das vespas de figo e do desenvolvimento da galha permitirá elucidar detalhes dessa interação, entender as adaptações da larva para sobreviver dentro da galha e a caracterizar os mecanismos que permitiram a estabilidade de uma interação de 60 milhões de anos (Rønsted et al. 2005).

O presente trabalho tem como objetivo estudar a biologia larval de *Pegoscapus tonduzi*, polinizadora ativa de *Ficus citrifolia*. Dentro deste, delimitar e descrever os estádios imaturos de e relacionar estes estádios com processos de da semente de *Ficus citrifolia*, e discutir estes processos dentro do contexto do mutualismo vespa de figo – figueira.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo e espécie estudada

O estudo foi realizado no *campus* da USP - Ribeirão Preto (21°10'S; 47°48'W), onde ocorrem vários indivíduos de *F. citrifolia*.

Ficus citrifolia pertence ao subgênero *Urostigma*, seção *Americana* (Carauta & Diaz 2002). Esta espécie é a mais abundante no campus da USP-RP, desenvolvendo-se isoladamente sobre o solo ou como hemi-epífita sobre outras espécies arbóreas e construções (Cerezini et al. 2005). No Brasil, *F. citrifolia* é polinizado por *Pegoscapus tonduzi* e está associado a outras 14 espécies de vespas não-polinizadoras (Pereira et al. 2000, referido como *F. eximia*).

2.2 Obtenção das vespas para estudo

O estudo da biologia da vespa polinizadora *P. tonduzi* foi realizado em figos colonizados de forma controlada. A colonização controlada foi adotada para padronizar o desenvolvimento dos figos e das larvas.

Foram estudadas quatro árvores de *F. citrifolia*, sendo duas estudadas em meses mais frios (Maio-Julho/2007 e Julho-Setembro/2007) e duas em períodos mais quentes (Fevereiro-Abril/2008 e Abril-Junho/2008).

Em cada árvore, cerca de 10 ramos com figos em fase inicial de desenvolvimento (antes da fase receptiva) foram ensacados com tecido “voil”, evitando o acesso das vespas polinizadoras aos figos. Os ramos foram mantidos ensacados até atingirem a fase receptiva (fase B – Tabela 1), detectada pela observação de vespas fundadoras nos figos não ensacados. Figos na fase D, provenientes de outra árvore, foram coletados para obtenção de fêmeas polinizadoras. Em cada figo ensacado foi introduzida uma vespa polinizadora. Esta tarefa consiste em colocar uma vespa

próxima ao ostíolo do figo e aguardar que ela penetre naturalmente o figo. Essa metodologia foi usada com sucesso em estudos anteriores (Jousselin *et al.* 2003, Elias *et al.* 2008). Após a colonização, os ramos foram novamente ensacados para evitar o acesso de vespas inquilinas e parasitóides.

2.3 Biologia larval

A cada dois dias, amostras de cinco a quatro figos foram coletados dos ramos ensacados fixados e mantidos em FAA 50 (Formaldeído:Ácido acético: Alcool etílico 50%) por 24 horas e estocados em álcool 70%. Posteriormente, os figos foram dissecados para remoção das flores pistiladas contendo ovos/larvas das vespas polinizadoras. Cada larva, revelada pela dissecação (20 larvas por amostra), foi fotografada em estereoscópio Leica MZ16 acoplado a uma câmera digital e mensurada em seus comprimento e largura máximos, usando o programa IM50 Leica™.

Após as medições, as larvas foram montadas em lâminas histológicas em meio álcool polivinílico/ácido acético para observação mais detalhada de suas morfologias e do surgimento de estruturas , como por exemplo, o tubo digestivo e as mandíbulas. Esses exemplares e o material coletado estão mantidos na coleção de R.A.S. Pereira como material testemunho.

A descrição morfológica dos estádios imaturos se baseou em Clausen (1962) e Stehr (1987).

Dados climatológicos foram obtidos da estação meteorológica do Instituto Agrônomo de Campinas em Ribeirão Preto, distante cerca de 7 Km da área de estudo, e utilizados nas interpretações dos resultados.

2.4 Desenvolvimento da galha

Para estudo do desenvolvimento das galhas, foram separados assistematicamente cerca de 20 galhas/sementes de cada sicônio amostrados em duas árvores estudadas no ano 2008. O material, previamente fixado em FAA 50 (Johansen 1940), foi processado segundo técnicas usuais de infiltração em resina plástica Leica Histo-resin[®] (Gerrits, 1991) e seccionado longitudinalmente, com 6 a 8 μm de espessura, em micrótomo rotativo Leica RM 2245. Cerca de 10 ovários foram utilizados em cada inclusão, resultando em dois blocos por amostra. Os cortes seriados foram corados com azul de toluidina 0,05%, pH 4,4 (O'Brien *et al.*, 1964), observados e ilustrados em um microscópio Leica DM 4500, acoplado à câmera digital Leica DM 4500.

2.5 Análise dos dados

Os estádios larvares foram determinados pelas mudanças de tamanho das larvas. Foram construídas (a) curvas de crescimento das larvas (idade *vs.* tamanho) e diagramas de (b) distribuição de frequências, para delimitação dos estádios de desenvolvimento (Daly 1985), e de (c) aceleração do crescimento ($\text{tamanho}_t - \text{tamanho}_{t-1}$) larval, utilizando os dados de largura e comprimento do corpo.

Os desenvolvimentos das galhas e sementes foram analisados comparativamente de forma descritiva, por meio dos cortes histológicos. Os resultados foram interpretados considerando a disposição espacial de cada estágio larval dentro da galha.

3 RESULTADOS

Os resultados sugerem a existência de quatro estádios larvais em *P. tonduzi* (Figuras 1-4). A morfologia em cada estádio larval, e a posição da larva em relação aos tecidos florais foram semelhantes em todos os experimentos. A maior variação entre experimentos foi o tempo de desenvolvimento de cada estádio larval, observando-se desenvolvimento mais rápido nos períodos mais quentes (Figura 1). Os resultados detalhados de cada experimento são apresentados no anexo A.

A delimitação dos estádios baseou-se na interpretação conjunta (1) dos gráficos de largura VS comprimento, (2) das curvas de crescimento, (3) da distribuição de freqüências de tamanho, (4) dos diagramas de aceleração do crescimento corporal e (5) da caracterização morfológica das larvas. A largura da larva não foi útil para delimitar as mudanças de estágios, uma vez que essa variável apresentou alta variância, com grande sobreposição de valores entre os estádios (anexos B-C).

A curva de crescimento larval apresentou um formato senoidal, com períodos de crescimento desacelerado no primeiro e último estádios larvais e um crescimento acelerado nos estádios intermediários (Figura 1). A transição de um estádio para o outro foi marcada por saltos no tamanho corporal, representados, normalmente, pelo agrupamento de pontos, sem sobreposição de erros padrão (Figura 1).

Os diagramas de aceleração do crescimento confirmaram os resultados apresentados acima, indicando picos na aceleração do crescimento na mudança de estádios larvais (Figura 2). A distribuição de freqüência de tamanhos complementou a delimitação dos quatro estádios larvais (Figura 3).

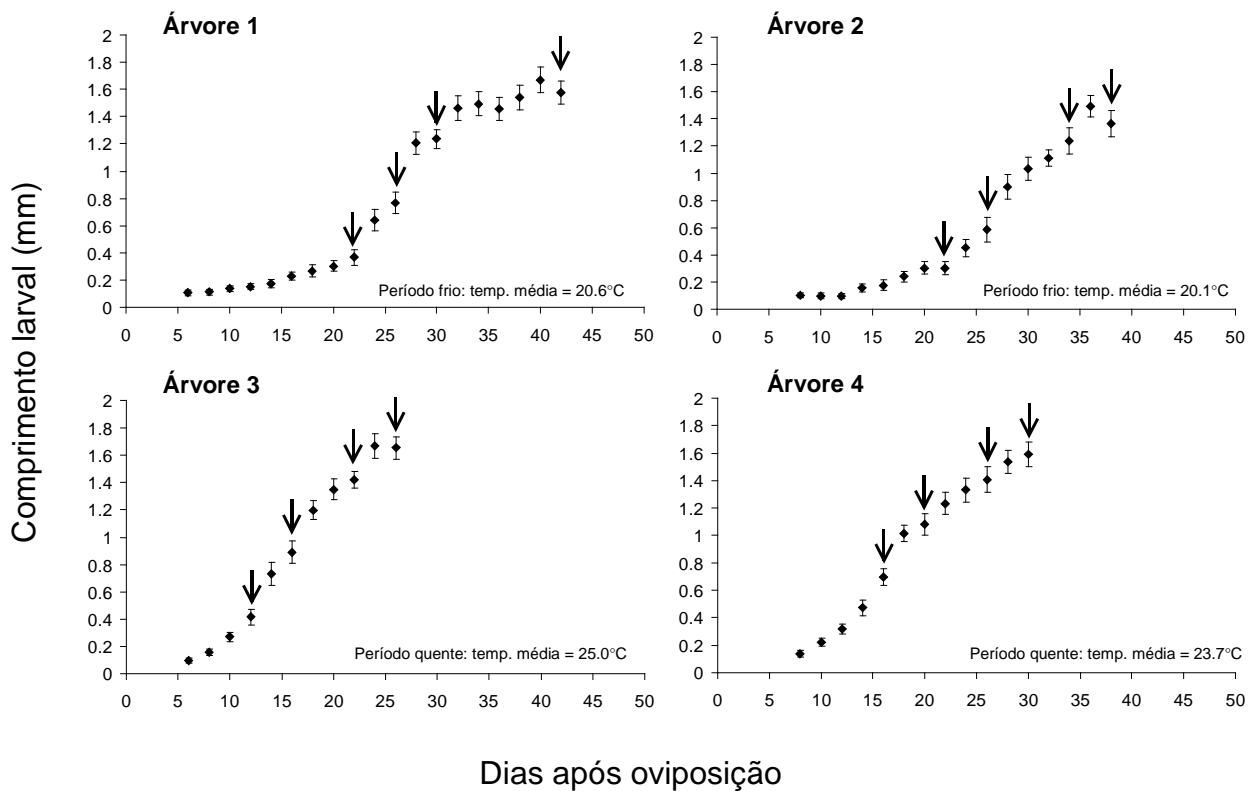


Figura 1. Curvas de crescimento larval de *Pegoscapus tonduzi*. Cada ponto representa a média do comprimento larval em cada dia após a oviposição. As curvas pontilhadas representam as temperaturas médias diárias durante o período dos experimentos. As barras verticais representam o erro padrão da média e as setas indicam as mudanças de estágios. N = 20 larvas por dia.

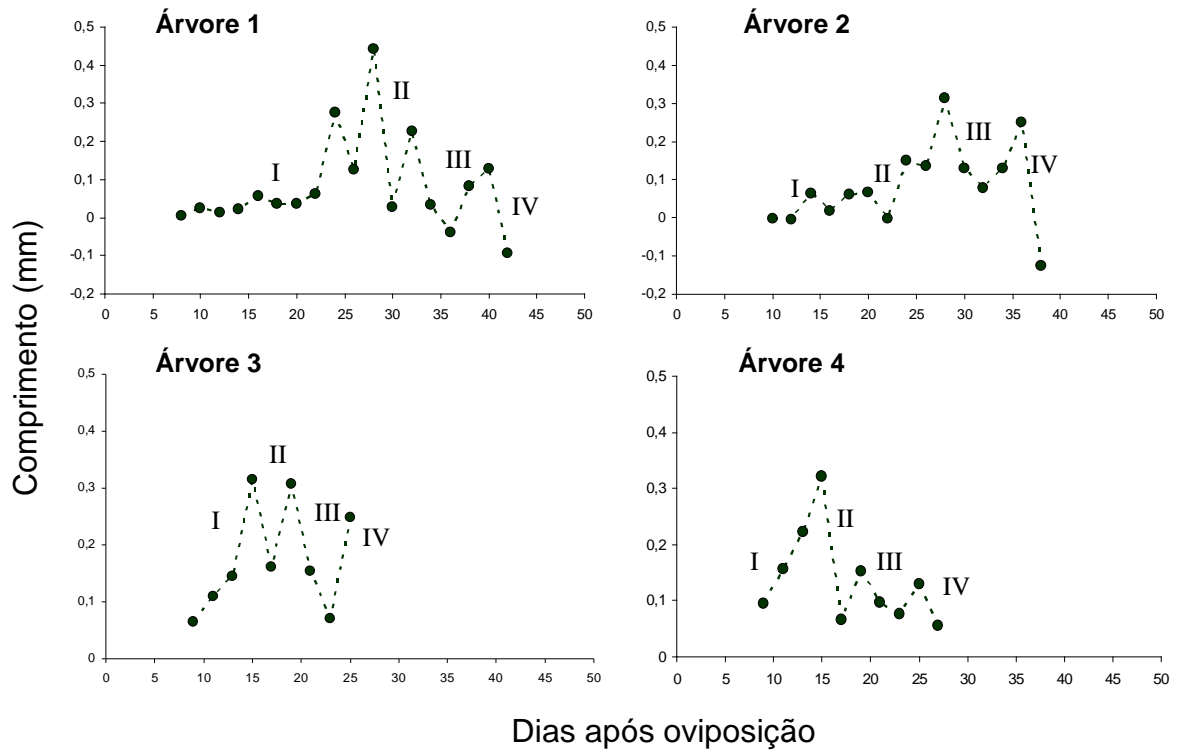


Figura 2. Aceleração do crescimento larval ($\text{comprimento}_t - \text{comprimento}_{t-1}$) nos quatro experimentos realizados com *P. tonduzi*. Os picos marcam os dias de transição entre um estágio e outro. Estádios larvais indicados por números romanos.

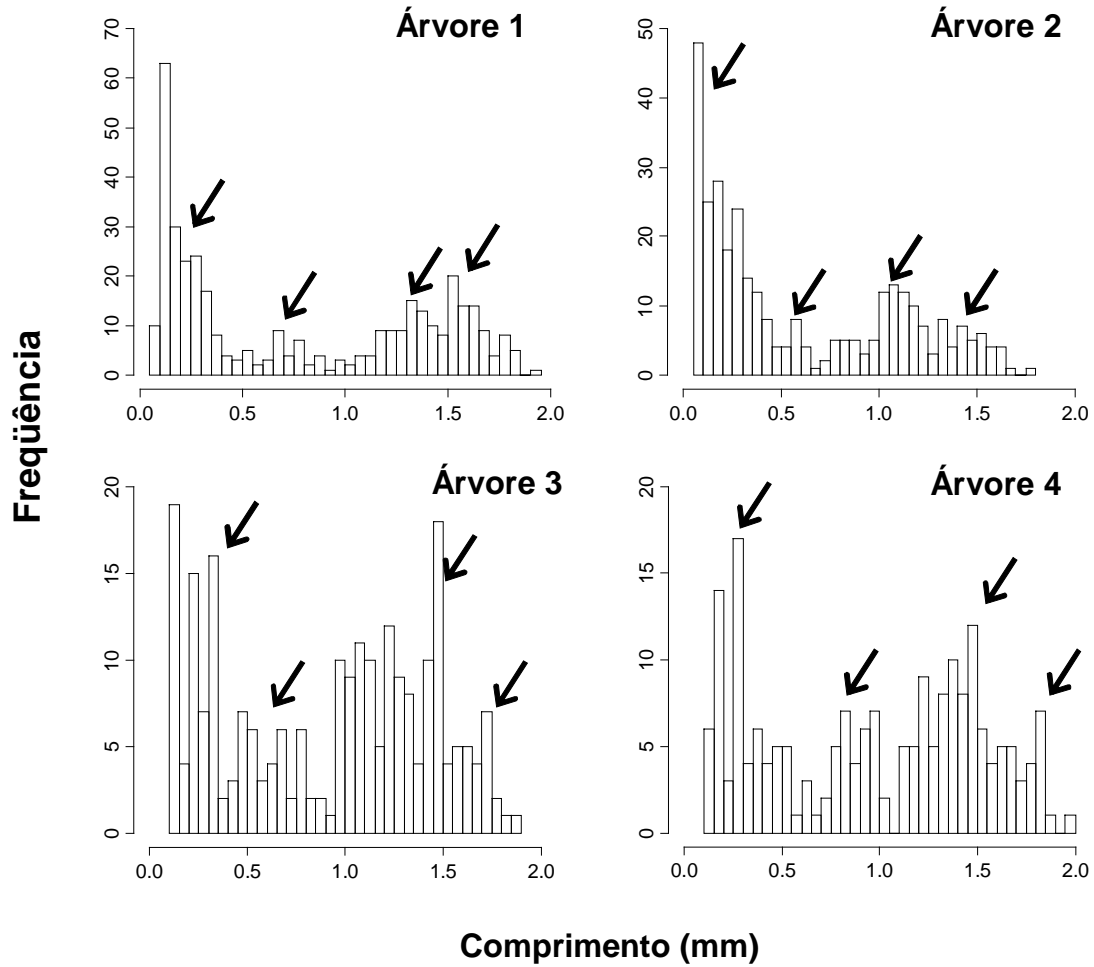


Figura 3. Distribuição de frequência do comprimento do corpo das larvas dissecadas nas quatro árvores estudadas. As setas marcam os picos que indicam estágio larval. N: Árvore 1 = 120, Árvore 2 = 95, Árvore 3 = 75, Árvore 4 = 60.

A análise do desenvolvimento das galhas, por dissecação e cortes histológicos, permitiram obter uma visão detalhada do que acontece dentro das flores ovipostas por *P. tonduzi*. A seguir são apresentadas as observações realizadas, organizadas de acordo com o estágio de desenvolvimento.

O ovo foi encontrado de dois a seis dias após a introdução das fundadoras. O ovo é pedunculado e apresenta formato oval, achatado dorso-ventralmente (média \pm DP: comprimento $0,102 \pm 0,011$, largura $0,053 \pm 0,007$ mm – N= 220, Figura 4A). O pedúnculo apresenta comprimento igual ou um pouco maior que o ovo.

As observações histológicas revelaram que o ovo é depositado entre o tegumento interno e o nucelo do ovário, perto da base do estilete (Figura 5A e 5D). O ovo fica ancorado pelo pedúnculo no lado interno do tegumento interno, ocorrendo rompimento dos tecidos vegetais durante o processo de inserção do ovipositor (Figura 5B e 5F). Os resultados mostraram que os ovários analisados foram fertilizados, evidenciado pela co-ocorrência de zigoto em formação e ovo na mesma flor (Figura 5A e 5E).

No início do primeiro estágio larval (média \pm DP: comprimento $0,238 \pm 0,165$, largura $0,092 \pm 0,046$ mm, N= 460, Figura 4B) o formato ovóide do corpo é mantido e não é possível observar diferenciação nos tecidos internos. A larva se localiza, ainda, entre o nucelo e o tegumento interno, não sendo observada a fixação da larva a nenhum tecido do ovário (Figura 5B). Com o desenvolvimento, o corpo passa a ter um formato de garrafa e é possível identificar a cavidade bucal e o tubo digestivo em formação (Figura 4C).

Durante o primeiro estágio larval, observa-se o início da divisão do endosperma no ovário. O nucelo aparece como um tecido delgado (Figuras 5H-I) e a larva o penetra, posicionando-se próximo ao endosperma em formação (Figuras 5C e 5G). Esses resultados sugerem que a larva nesse estágio se alimenta do nucelo e do endosperma. Em vários materiais foram encontrados

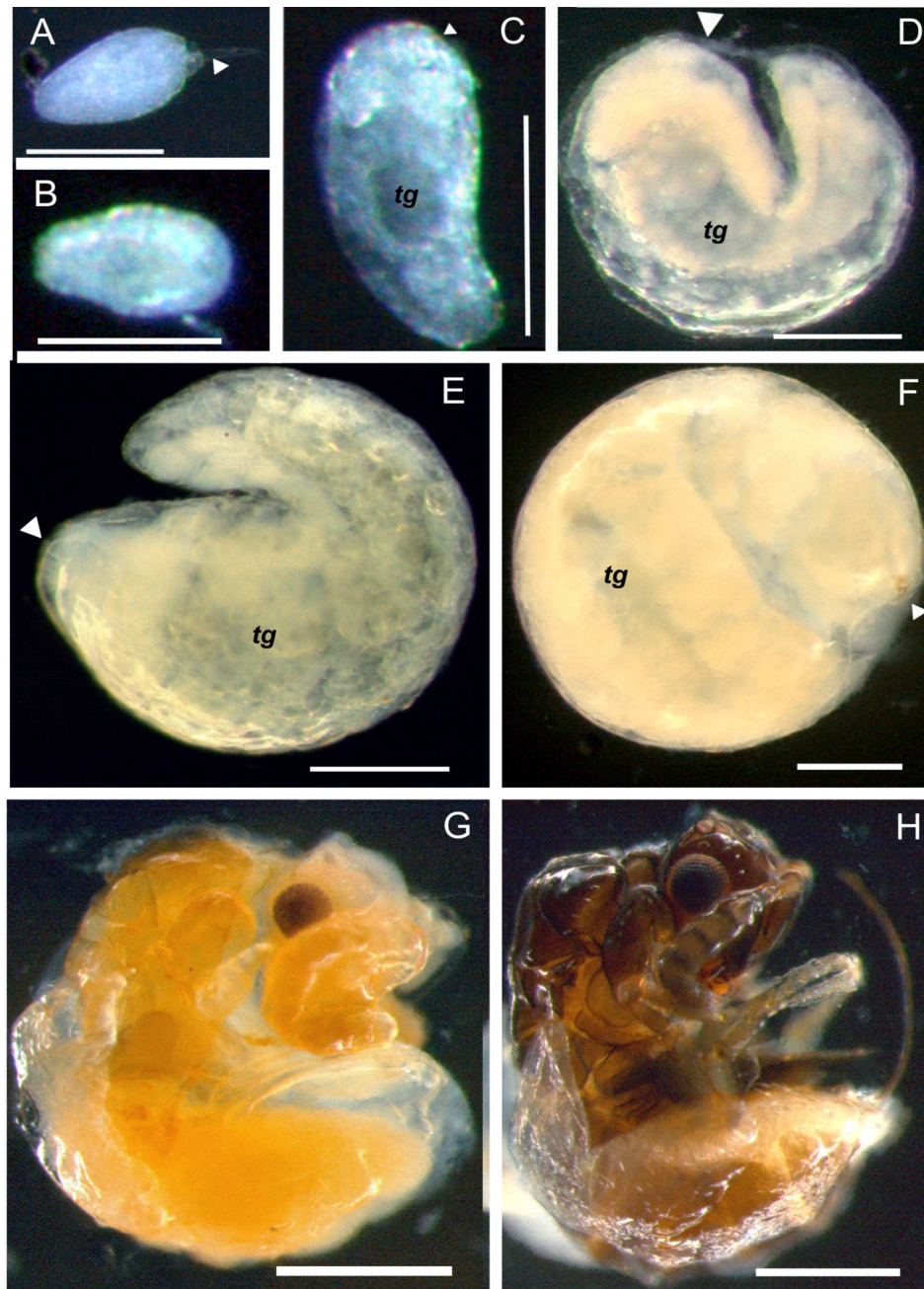


Figura 4. Estádios imaturos de *Pegoscapus tonduzi*. A: ovo; B: transição ovo – primeiro estágio (embrião); C: primeiro estágio larval; D: segundo estágio larval; E: terceiro estágio larval; F: quarto estágio larval; G: pupa em desenvolvimento com corpo pouco esclerotizado; H: pupa na última fase de desenvolvimento. Escalas: A–C = 0,1 mm; D–F = 0,2 mm. G–H = 0,3 mm. Setas indicam cavidade bucal nas larvas. *tg* = tubo digestivo.

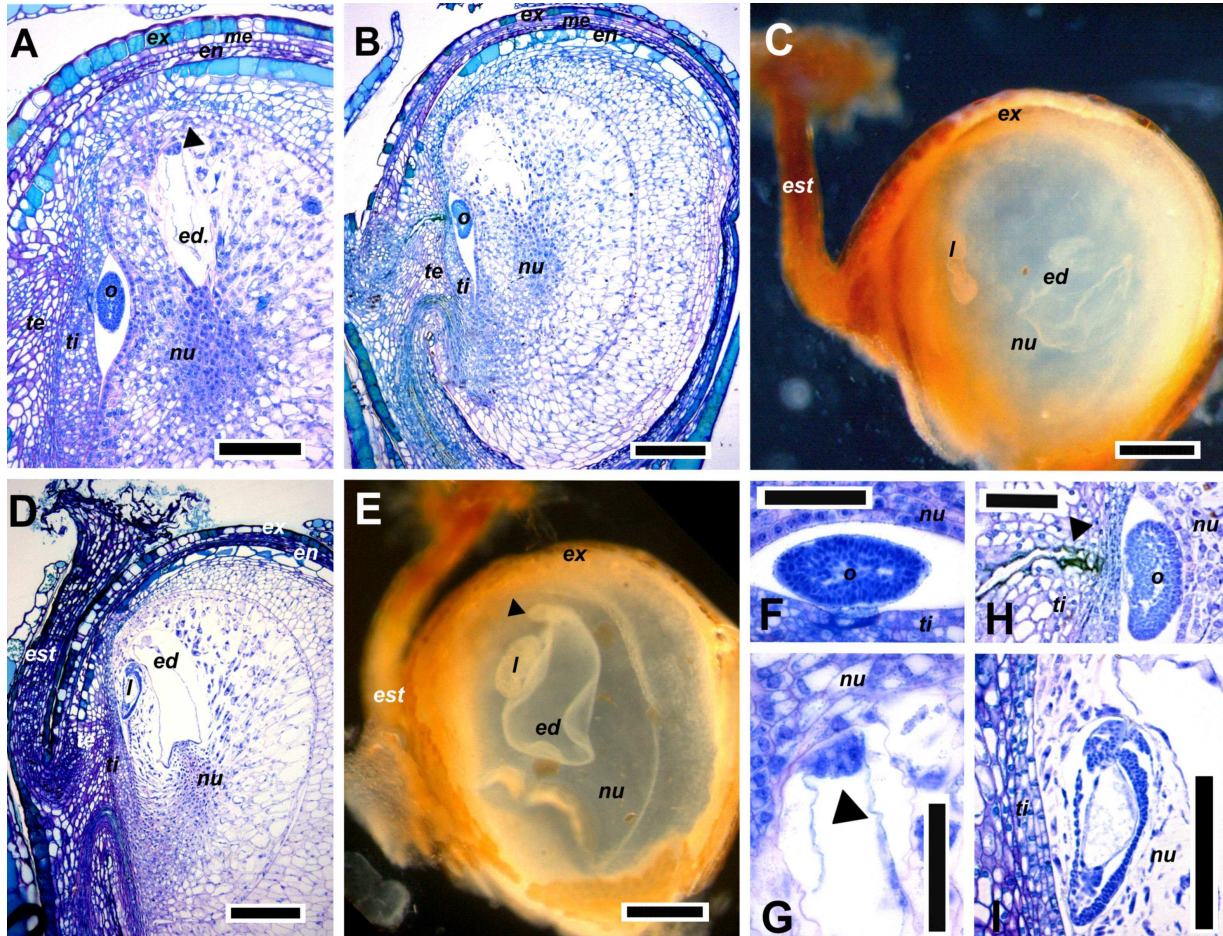


Figura 5. Localização de alguns estádios larvais de *Pegoscapus tonduzi* nos ovários de flores pistiladas de *Ficus citrifolia*. As figuras mostram um corte longitudinal do ovário. A: localização do ovo no ovário, entre o nucelo e o tegumento; zigoto em desenvolvimento (seta). B: transição ovo - primeiro estágio larval. C: primeiro estágio larval, dentro do nucelo. D: detalhe do ovo. E: detalhe do zigoto (seta). F: cicatriz nos tegumentos após oviposição (seta). G: detalhe da larva de primeiro estágio próxima ao nucelo e ao endosperma. H: localização da larva de primeiro estágio. I: localização da larva em primeiro estágio mais avançado; a seta indica a cavidade embrionária. *ed.*= Endosperma. *en.* = Endocarpo. *est.*= Estilete. *ex.* = Exocarpo. *l.* = Larva. *me* = Mesocarpo. *nu.* = Nucelo. *o.* = Ovo. *te.* = Tegumento externo. *ti.* = Tegumento interno. Escalas: A–C= 0,2 mm. D – F = 0,05 mm. G = 0,1 mm. H – I= 0,2 mm.

larva e embrião vegetal em estágio globular dentro do mesmo ovário (Figuras 6A-D), indicando que o desenvolvimento larval não interfere na formação do embrião vegetal. A constatação da não interferência da larva no desenvolvimento embrionário de *F. citrifolia* foi apoiada pela observação de embriões de mesmo estágio de desenvolvimento em flores sem larvas, do mesmo sicônio (Figura 6).

No final do primeiro estágio larval e começo do segundo, o endosperma é mais evidente, em início de celularização, formando um sincício (vários núcleos sem delimitação das células). Conforme o endosperma se multiplica o nucelo diminui, sendo, provavelmente, absorvido pelo endosperma em proliferação. Nos ovários dissecados, o sincício e a cavidade embrionária são evidentes, confirmando presença do embrião vegetal em flores com larva (Figura 5I).

No segundo estágio larval (média \pm DP: comprimento $0,713 \pm 0,253$; largura $0,230 \pm 0,075$ mm, N= 160, Figura 4D) a posição dentro do ovário floral muda; a larva migra para a região micropilar (pólo superior) do ovário, do lado da cavidade embrionária (Figuras 7A e 7C). Nessa fase é possível observar o aparelho bucal quitinizado, o qual consiste de um anel delimitado pelos escleritos do lábio e labro, rodeando o par de mandíbulas. O nucelo se encontra bastante reduzido. O endosperma apresenta uma consistência mais sólida e densa, predominando dentro do ovário. Nessa fase a celularização está mais avançada, com a formação de células hipertrofiadas (Figura 7A). O embrião vegetal não estava mais presente nos cortes histológicos com larvas de segundo estágio, sugerindo que a quitinização do aparelho bucal permite que a larva consuma o embrião da planta.

A mudança do segundo para terceiro estágio larval é caracterizada por uma mudança acentuada do comprimento do corpo (Figura 1). Neste período, a larva ocupa o espaço dos tecidos vegetais.

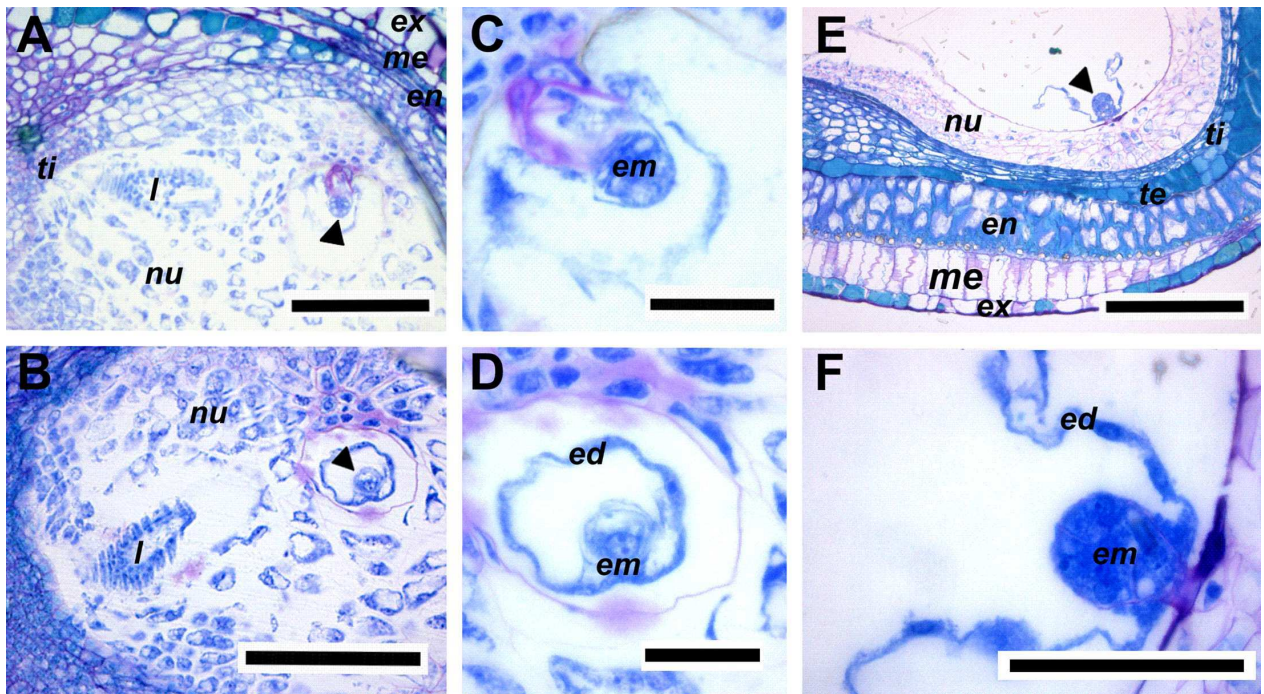
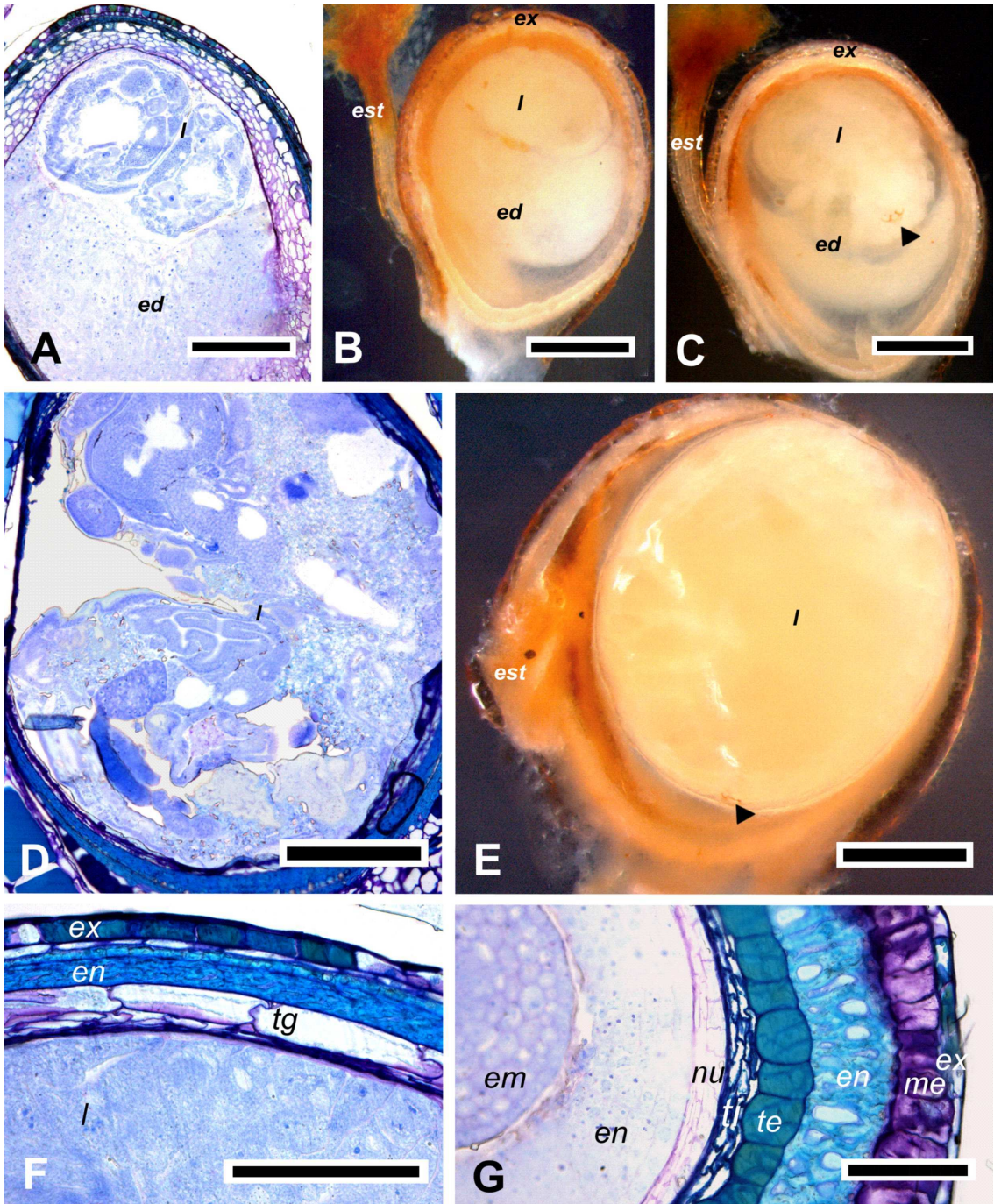


Figura 6. Ovários de *Ficus citrifolia* em cortes longitudinais. Todos os cortes foram obtidos de um mesmo sicônio (igual tempo de desenvolvimento). A – B: larva de primeiro estágio e embrião em estágio globular (seta). C – D: detalhe do embrião vegetal. E – F: flor não ovipositada, mostrando o embrião vegetal em detahe. *ed* = Endosperma. *em* = Embrião. *en* = Endocarpo. *ex* = Exocarpo. *l* = Larva. *me* = Mesocarpo. *nu* = Nucelo. *te* = Tegumento externo. *ti* = Tegumento interno. Escala: A, B e E = 0,2 mm. C, D e F = 0,1 mm.

Figura 7. Vista longitudinal dos estádios finais de *P. tonduzi* e tecidos ovarianos. A: larva de terceiroestádio e endosperma hipertrofiado. B: larva de quarto estágio, ocupando toda a cavidade ovariana. C: larva de segundo estágio e endosperma. D: larva de terceiro estágio, seta indica cavidade bucal. E: larva de quarto estágio, seta indica cavidade bucal. F: detalhe camadas de ovário contendo terceiro estágio larval. G: detalhe camadas ovário com embrião vegetal, flor no mesmo estágio de desenvolvimento da Figura F. Escala A – E = 0,2 mm; F – G = 0,1 mm. *ed.* = Endosperma. *em* = Embrião. *en* = Endocarpo. *est* = Estilete. *ex* = Exocarpo. *l* = Larva. *me* = Mesocarpo. *nu* = Nucelo. *te* = Tegumento externo. *ti* = Tegumento interno.



A larva de terceiro estágio (média \pm DP: comprimento: $1,208 \pm 0,235$; largura: $0,364 \pm 0,073$ mm, N= 240, Figura 4E) mantém a mesma localização do segundo estágio (Figura 7D). Nesta fase o endosperma é visivelmente consumido pela larva (Figura 7D).

No quarto estágio larval (média \pm DP: comprimento: $1,505 \pm 0,181$, largura: $0,466 \pm 0,091$ mm - Figura 4F) os indivíduos ocupam grande parte da cavidade ovariana (Figura 6D). Neste estágio a esclerotização do aparelho bucal é maior. Na fase mais avançada deste estágio o endosperma e o nucelo foram todos consumidos e a larva ocupa toda a cavidade (Figura 7E). Nessa fase é possível notar que a larva fica envolta por camadas muito finas de células dos tegumentos, endocarpo e exocarpo (Figuras 7B e 7E). Estas camadas se mostraram mais finas nas flores ocupadas pelas larvas (Figura 7F-G).

O processo de diferenciação dos tecidos do inseto adulto inicia após a larva atingir seu tamanho máximo. A pupa é do tipo exarata (Stehr, 1987), com os apêndices torácicos e as antenas já formadas, afastadas e não fundidos ao corpo (Figura 4G). Olhos, asas e ovipositor estão quase totalmente formados. Inicia-se a esclerotização dos segmentos do corpo e do ovipositor (Figura 4H).

4 DISCUSSÃO

Os resultados indicaram que o desenvolvimento da larva de *P. tonduzi* apresenta relação íntima com o processo de embriogenese da planta. A localização dos estádios imaturos dentro da galha parece acompanhar o desenvolvimento ontogenético dos tecidos seminais, havendo uma sincronia entre o surgimento de tecidos vegetais mais celularizados e as estruturas larvais especializadas no processamento do alimento (sistema digestivo).

Esse estudo demonstrou que as flores ocupadas por larvas de polinizadoras são fertilizadas. Observamos a presença de embrião vegetal e larva no mesmo ovário floral e de endosperma nas flores ocupadas por larvas, revelado tanto na histologia como nas dissecções.

Condit (1932), estudando *F. carica*, relatou nunca ter encontrado embrião vegetal e larva de polinizador na mesma flor. Segundo ele a proliferação do endosperma nas flores ovipositadas era autônoma. No entanto, Johri & Konnar (1956) reportaram a presença de embrião vegetal junto à larva do polinizador em *F. religiosa*, mas nenhuma interpretação biológica foi feita sobre o fato.

Uma explicação à hipótese de Condit (1932) seria que a endospermogênese autônoma em flores ovipositadas é induzida por substâncias associadas a glândulas do aparelho reprodutivo da fêmea, secretadas no momento de oviposição (Leclerc du Sablon, 1907; Grandi, 1920, 1966; Kuttamathiathu, 1958). No entanto, isso não foi comprovado até o momento. Para *F. citrifolia* e *P. tonduzi* os tecidos dos quais se alimenta a larva são gerados por processos embriogênicos normais. A formação inicial de endosperma do tipo nuclear característico e embrião vegetal depende mais de processos comuns do desenvolvimento seminal do que da indução por fatores externos à planta.

A deposição do ovo entre o tegumento interno e o nucelo parece ser importânte no processo de desenvolvimento da larva. Esta localização foi constante em *P. tonduzi* e observada em outras espécies de vespas polinizadoras, como *Blastophaga psenes* (Leclerc Du Sablon, 1907, Condit, 1932, Grandi, 1966) e *B. quadraticeps* (Johri & Khonar, 1956), e é provável que seja a mesma em *P. bacataensis* (Jansen-G. & Sarmiento, 2008) e *Tetrapus* sp. (obs. pess.). Este padrão sugere a importância da localização do ovo nos processos de desenvolvimento larval e de tecidos ovarianos que serão consumidos.

A localização da larva de primeiro estágio de *P. tonduzi* não interfere na formação do embrião e do endosperma vegetais. A interferência no desenvolvimento ou eliminação precoce desses tecidos seminais poderia comprometer a sobrevivência dos estádios larvais posteriores. Nessa fase, é provável que a larva se alimente de maneira osmótica, da mesma forma relatada para outras espécies de Chalcidoidea (Stehr, 1987).

O presente estudo reporta pela primeira vez que no final do primeiro estágio, as larvas desenvolvem cavidade bucal e se alimentam de nucelo e endosperma. Até o momento, acreditava-se que a alimentação larval de vespas polinizadoras de figo consistia exclusivamente do endosperma (Condit, 1932; Johri & Konar, 1956; Grandi, 1966). No final do primeiro estágio larval de *P. tonduzi*, mesmo sem a presença de aparelho bucal quitinizado, a ingestão do nucelo é possível, pois nesta fase esse tecido é pouco sólido.

No final do primeiro estágio larval e início do segundo há um processo de mudança de local que coincide com o início da celularização do endosperma. A larva migra para a posição micropilar (pólo superior), atravessando e consumindo o nucelo. Este evento de mudança de local é importante, pois esta é a posição onde se localiza o embrião em formação. A ausência de embrião vegetal a partir do segundo estágio larval sugere que o embrião vegetal é eliminado e a larva passa a usar o endosperma como recurso alimentar.

A partir do segundo estágio larval surge o aparelho bucal quitinizado e a larva passa a se alimentar de endosperma celularizado. Esses resultados corroboram as observações de Condit (1932) e Johri & Konar (1956) que propuseram que o endosperma é o principal tecido do qual as larvas das espécies polinizadoras, *Blastophaga psenes* e *Blastophaga quadraticeps*, se alimentam. A ação mecânica de estruturas bucais quitinizadas permite a ingestão do endosperma mais denso. O processo de celularização do endosperma se relaciona com o início de uma aceleração no crescimento larval, o que reflete a importância nutricional deste tecido para o desenvolvimento da larva. Os estádios larvais terceiro e quarto consomem o restante do endosperma e ocupam o espaço total da galha.

No início do seu desenvolvimento, *P. tonduzi* parece atuar mais como um parasita de sementes do que como um galhador, pois a larva depende de processos embriogênicos da planta, como a fecundação e formação do endosperma. Por definição, um inseto galhador tem a capacidade de manipular o crescimento do tecido vegetal (Raman *et al.* 1999). Em *P. tonduzi*, a manipulação de tecido parece ocorrer somente nas fases mais avançadas, durante a celularização do endosperma. Nessa fase (segundo estágio larval), inicia a hipertrofiação das células do endosperma, quando o embrião vegetal desaparece.

As observações realizadas no presente estudo suscitam várias questões relativas à interação larva/semente no sistema *Ficus* – vespas de figo. Uma primeira questão é porquê o processo de ocupação e formação da galha é assim de elaborado?

A semente é uma estrutura complexa composta por tecidos de diferentes origens. Nas angiospermas, o tecido nutricional que supre o embrião durante a embriogênese, o endosperma, é um tecido que depende de uma dupla fertilização (Lersten, 2004). A importância nutricional deste tecido é grande e sua formação requer a interação com o embrião vegetal e o nucelo (Cocucci & Mariath, 2004; Lersten, 2004). Assim, estas interações de tecidos impõem limites nas

possibilidades de ataque prematuro às sementes. A nutrição das larvas de *P. tonduzi* seria restringida pelos processos embriogênicos, uma vez que a formação do endosperma depende da fertilização. De fato, a maioria dos casos de predação de sementes por insetos em angiospermas ocorre por grupos que atacam as sementes/frutos em fases avançadas do desenvolvimento (Janzen 1971), ou insetos que ovipositam no momento que realizam polinização, como ocorre em plantas dos gêneros *Ficus*, *Yucca* (Pellmyr, 2003) e *Lophocereus* (cactus senita) (Fleming & Holland, 1999).

Uma segunda explicação para a complexidade da interação larva – tecidos vegetais no mutualismo *Ficus* – vespas de figo seria relacionadas a mecanismos selecionados em ambos os organismos que estabilizariam o mutualismo. Um dos mecanismos que permitiria a manutenção do mutualismo seria a punição, por parte da planta, dos parceiros que não retribuíssem o benefício recebido (Douglas, 2008). No caso de *Ficus* a punição seria a baixa qualidade nutricional para as larvas das flores não fertilizadas (Jousselin *et al.* 2003). Assim, o comportamento de polinização por parte das vespas seria reforçado pela sua relação direta com a qualidade do recurso usado pelas larvas. Para *P. tonduzi*, o risco da semente em desenvolvimento ser abortada dependeria de um momento específico da embriogênese; os tecidos poderiam ser atacados a partir desse momento. Experimentos controlados de polinização poderiam esclarecer até que ponto do desenvolvimento floral *P. tonduzi* consegue sobreviver em flores não fertilizadas.

Outra questão que surgiu ao final do presente estudo foi quais as implicações desses resultados no entendimento do mutualismo *Ficus* – vespas de figo?

Os resultados aqui relatados ajudam a compreender melhor o modo de polinização ativo que ocorre em algumas espécies de *Ficus*. Jousselin *et al.* (2003) citam quatro hipóteses propostas para explicar a polinização ativa por vespas de figo: (1) as flores fertilizadas provêm

recurso de melhor qualidade para a alimentação das larvas (Kjellberg, 1987; Verkerke, 1989); (2) os figos não polinizados seriam abortados (Janzen, 1979); (3) as vespas se beneficiam indiretamente da formação de aquênios, pois a formação destes aumentaria a alocação de recursos nos sicônios em desenvolvimento (Herre & West, 1997) e (4) a fertilização aumentaria as chances de formação da galha (Jousselin *et al.* 2003). A hipótese 2 não é atualmente aceita, pois há relatos de várias espécies de *Ficus* em que não ocorre aborto de sicônios não polinizados (Pereira *et al.*, 2000 e referências por eles citadas) e a hipótese 2 é pouco aceita por falta de apoio empírico. De acordo com os resultados obtidos para *F. citrifolia* - *P. tonduzi*, as hipóteses 1 e 4 seriam aplicáveis. No entanto, estudos complementares são necessários para avaliar a importância da fertilização na qualidade do recurso alimentar e na chance de desenvolvimento da galha.

Por fim, a terceira questão levantada ao longo desse estudo fica sem resposta. Por quê não foram selecionados em *P. tonduzi* mecanismos para induzir a proliferação de outros tecidos que possam ser usados como alimento na ausência da fertilização? O processo de polinização provavelmente é custoso energeticamente para a vespa. Assim, características larvais que permitissem evitar este custo para o adulto seriam favorecidas. Em *F. sycomorus* uma espécie trapaceira, *Ceratosolen galili*, consegue se desenvolver sem o processo de polinização (Compton *et al.*, 1991). Jousselin *et al.* (2003) relataram que larvas da espécie polinizadora *Ficus microcarpa*, *Eupristina verticilata*, conseguem se desenvolver em sicônios não polinizados. Estudos detalhados da biologia larval e do desenvolvimento seminal destas espécies poderiam elucidar se de fato estas vespas apresentam estratégias larvais diferentes de *P. tonduzi*.

O presente trabalho demonstra a importância do estudo do desenvolvimento, tanto animal como vegetal, nas flores das figueiras e suas implicações no entendimento da interação mutualística de que fazem parte. Estudos com outras espécies de polinizadoras e com outros

sistemas de predação de sementes envolvendo ou não mutualismo merecem ser investigados para ajudar a responder o “como” (e não o “porquê”) uma interação mutualística surgiu de dois processos antagonísticos – polinização e predação de sementes.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bronstein, J. L. 1992. Seed predator as mutualists: Ecology and evolution of the fig pollinator interaction, p. 1-43. In: Bernays, E. (ed.), *Insect-Plant Interactions*. CRC Press, Boca Raton.
- Bronstein, J. L. & Patel, A. 1992. Temperature-sensitive development: Consequences for local persistence of two subtropical fig wasp species. *Am. Midl. Nat.*, **128**: 397-403.
- Carauta, J. P. P. & Diaz, B. E. 2002. *Figueiras no Brasil*. Editora UFRJ. Rio de Janeiro.
- Cerezini, M.T.; Gobbo, S.E. & Pereira, R.A.S. 2005. Comunidade de figueiras do campus da USP-Ribeirão Preto: possíveis implicações na manutenção da fauna de frugívoros e na recomposição de áreas de preservação permanente. VII Congresso de Ecologia do Brasil, Caxambu.
- Clausen, C. P. 1962. *Entomophagous insects*. Hafner Publishing Company. USA. New York. 688 p.
- Compton, S.G. 1993. One way to be a fig. *African Entomology*, **1**:151-158.
- Condit, I.J. 1932. The structure and development of flowers in *Ficus carica* L. *Hildargia*, **6(14)**: 443-481.
- Daly, H. V. 1985. Insect morphometrics. *Ann. Rev. Entomol.* **30**: 415-438.
- Douglas, A. E. 2008. Conflicts, cheating and the persistence of Symbioses. *New Phytologist.*, **177**: 849-858.
- Elias, L.G.; Menezes Jr., A.O. & Pereira, R.A.S. 2008. Colonization sequence of non-pollinating fig wasps associated with *Ficus citrifolia* in Brazil. *Symbiosis* (Philadelphia). **45**: 107-112.
- Fleming, T.H. & Holland, J.N. 1999. Mutualistic interactions between *Upiga virescence* (Pyralidae), a pollinating seed-consumer, and *Lophocereus schotii* (Cactaceae). *Ecology*, **80(6)**: 2074-2084.
- Galil, J. & Eisikowitch, D. 1968a. Flowering Cycles and Fruit Types of *Ficus sycomorus* in Israel. *New Phytol.*, **67**: 745-758.
- Galil, J. & Eisikowitch, D. 1968b. On the pollination ecology of *Ficus Sycomorus* in east Africa. *Ecology*, **49**: 259-269.
- Galil, J. & Eisikowitch, D. 1969. Note on pollen transport, pollination and protection of ovaries in *Ficus sycomorus*. *New Phytol.*, **68**: 1243-1244.

- Gerrits, P. O. 1991. *The application of glycol methacrylate in histotechnology; some fundamental principles*. Department of Anatomy and Embryology. State University Groningen, Netherlands.
- Grandi, G. 1920. Studio morfologico e biologico della *Blastophaga psenes* (L.). *Bolletino del Laboratorio de Zoología della R. Scuola superiore d'Agricoltura in Portici*. **14**: 63-203.
- Grandi, G. 1966. Simbiosi mutualistiche intecorrenti fra i *Ficus* e i Calcidoidei Agaonidi. Pp: 327-333. Em: *Instituizioni di Entomologia Generale*. Calderini Bologna, Italia. 655p.
- Hagen, K.S. 1973. Developmental Stages of Parasites. Em: *Biological Control of Insect Pests and Weeds*. Ed. DeBach, P. London Chapman and Hall. London, 168-246.
- Hossaert-McKey, M.; Gibernau, M. & Frey, J. E. 1994. Chemosensory attraction of fig wasps to substances produced by receptive figs. *Entomol. Exp. Appl.*, **70**: 185-191.
- Herre & West, 1997. Conflicts of interest in a mutualism: documenting the elusive fig wasp-seed trade-off. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, **264**: 1501-1507.
- Jansen-G., S. & Sarmiento-M C. E. 2008. A new species of high mountain Andean fig wasp (Hymenoptera: Agaonidae) with a detailed description of its life cycle. *Symbiosis* (Philadelphia), **45**: 135-142.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **2**: 465-492.
- Janzen, D. H. 1979. How to be a fig? *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **10**: 13-51.
- Johansen, D.A. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill. New York , USA. 523p.
- Johri, B.M. & Konar, R.N. 1956. The floral morphology and embryology of *Ficus religiosa* Linn. *Phytomorphology*, **6**: 97-111.
- Joseph, M. & Abdurahiman, V. C. 1981. Oviposition behaviour of *Ceratosolen fusciceps* Mayr (Agaonidae: Hymenoptera) and mechanism of pollination in *Ficus racemosa* L. *J. Bombay. Nat. Hist. Society*. **78**: 287-291.
- Joseph, M. 1984. Morphology, biology and behaviour of *Ceratosolen fusciceps* Mayr and its relationship with other fig wasp breeding in the receptacles of *Ficus racemosa* L. Doctoral Thesis. University of Calicut, Kerala, India. 297 p.

- Jousselin, E.; Hossaert-McKey, M.; Herre, E. A. & Kjellberg, F. 2003. Why do fig wasps actively pollinate monoecious figs? *Oecologia*, **134**: 381-387.
- Kjellberg, F.; Gouyon, P.H.; Ibrahim, M.; & Valdeyron, G. 1987. The stability of the symbiosis between dioecious figs and their pollinators: a study of *Ficus carica* L. and *Blastophaga psenes* L. *Evolution*, **41**: 693-704.
- Kjellberg, F.; Jousselin, E.; Bronstein, J. L.; Patel, A.; Yokoyama, J. & Rasplus, J. Y. 2001. Pollination mode in fig wasps: the predictive power of correlated traits. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **268**: 1113-1121.
- Kuttamathiathu, J. 1958. Recherches sur les Chalcidiens *Blastophaga psenes* (L.) et *Philothrypesis caricae* (L.), du figuier (*Ficus carica* L.). *Ann. des Sc. Nat., Zool.* **11**: 197-260.
- Leclerc du Sablon, M. 1907. Sur la symbiose du Figuier et du Blastophage. *C. R. Acad. Sci. Paris* **20**: 756-757.
- Lersten, N.R. 2004. *Flowering Plant Embryology: with emphasis on economic species*. Blackwell Publishing. U.S.A. 212 p.
- O'Brien, T.P., Feder, N., McCully, M.E. 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue. *O. Protoplasma*, **59**: 368-373.
- Patiño, S.; Herre, E. A. & Tyree, M. T. 1994. Physiological determinants of *Ficus* fruit temperature and implications for survival of pollinator wasp species: comparative physiology through energy budget approach. *Oecologia* **100**: 13-20.
- Pellmyr, O. 2003. *Yucca*, *yucca* moths and coevolution: a review. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, **90**: 35-55.
- Pereira, R. A. S.; Semir, J. & Menezes Jr, A. O. 2000. Pollination and other biotic interactions in figs of *Ficus eximia* Schott (Moraceae). *Braz. J. Bot.*, **23**: 217-224.
- Raman, A., Schaefer, C. & T.M. Withers. 2005. Biology and Evolution of gall induction in Chalcidoidea (Hymenoptera: Eulophidae, Eurytomidae, Pteromalidae, Tanaostigmatidae, Torymidae). Em: *Biology, Ecology and Evolution of Gall-inducing Arthropods. Vol.1*. Ed. Raman, A., Schaefer, C. & T.M. Withers. Science Publishers Inc. U.S.A. 1-33.
- Ramírez B., W. 1969. Fig wasps: mechanism of pollen transfer. *Science*, **163**: 580-581.

- Ramírez B., W. 1976. Evolution of Blastophagy. *Brenesia*, **9**: 1-13.
- Rønsted N.; Weiblen, G. D.; Cook, J.; Salamin, M. N.; Machado, C.A. & Vincent S. 2005. 60 millions of divergence in the fig-wasp symbiosis. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **272**: 2593-2599.
- Shanahan, M.; Samson S.; Compton, S.G. & Corlett R. 2001. Fig-eating by vertebrate frugivores: a global review. *Biol. Rev.*, **76**: 529-572.
- Stehr, F. W. 1987. *Immature Insects*. Kendall-Hunt Publishing Company. USA. 664-665.
- Verkerke, W. 1989. Structure and function of the fig. *Experienti*, **45** : 612-622.
- Weiblen, G. D. 2002. How to be a fig wasp. *Annu. Rev. Entomol.*, **47**: 299-330.
- Weiblen, G. D. 2004. Correlated evolution in fig pollination. *Syst. Biol.*, **53**: 128-139.

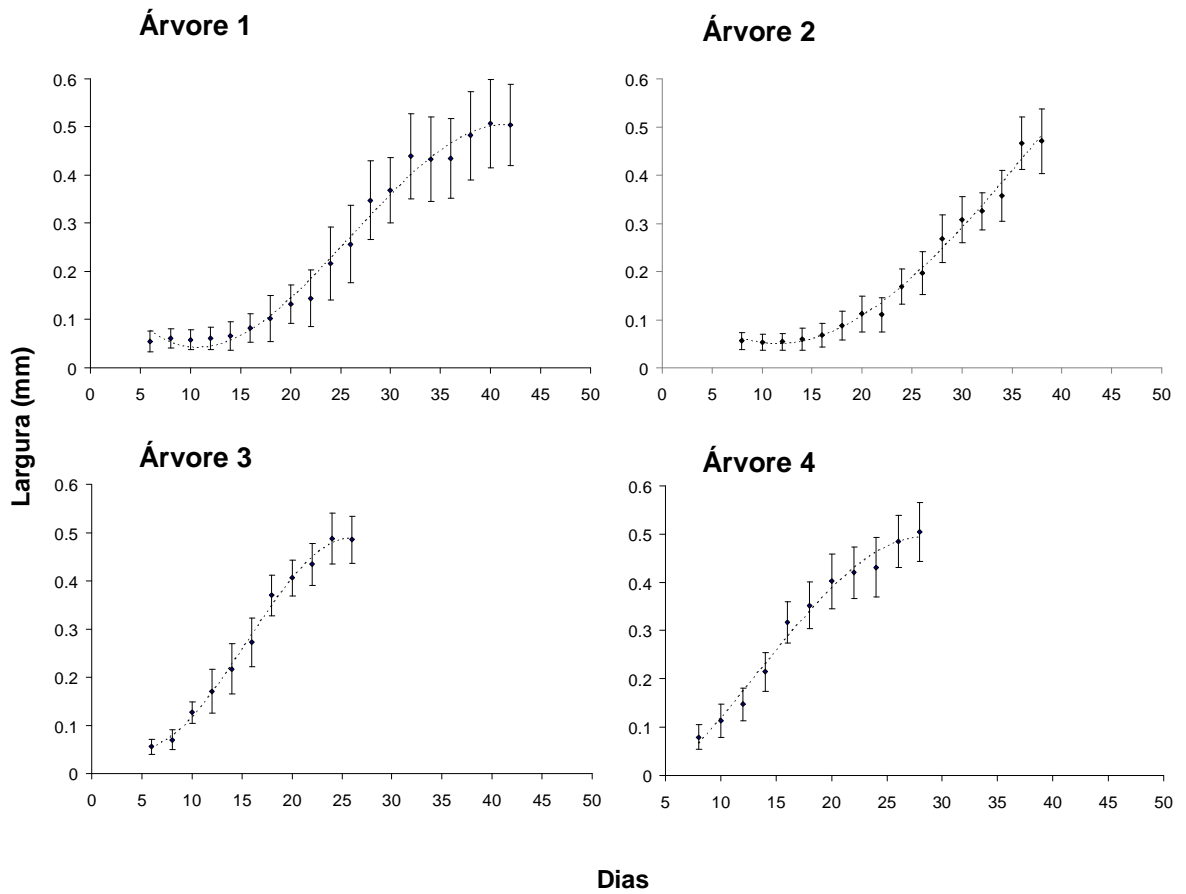
ANEXOS

Anexo A: Intervalos de tempo e tamanho corporal em cada estágio de *P. tonduzi*, para os quatro experimentos realizados.

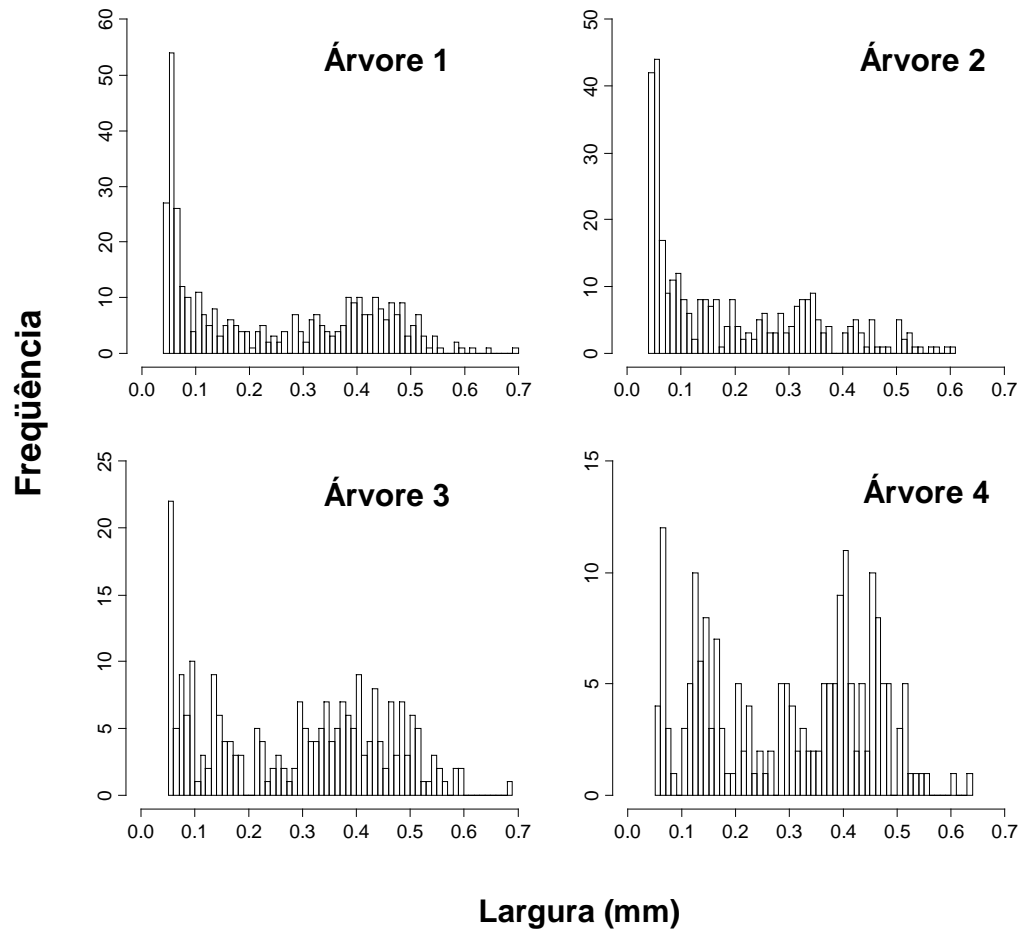
	Período	Estádio	Ocorrência (dias)	N	Comprimento (mm) ± DP	Largura (mm) ± DP
Árvore 1 n=120 figos	19 maio/28 julho 2007	Ovo	2 a 4	40	0,105± 0,006	0,050± 0,006
		L1	6 a 22	180	0,206± 0,092	0,085± 0,037
		L2°	24 a 26	40	0,703± 0,136	0,236± 0,046
		L3*°	28 a 30	40	1,222± 0,114	0,358± 0,044
		L4*°	32 a 42	50	1,533± 0,169	0,466± 0,109
Árvore 2 n=95	01 julho/01 Setembro/2008	Ovo	2 a 6	60	0,110±0,008	0,056±0,006
		L1	8 a 22	160	0,185± 0,087	0,075± 0,030
		L2°	24 a 26	40	0,520± 0,182	0,145± 0,037
		L3*°	28 a 32	60	1,014± 0,157	0,300± 0,050
		L4*°	34 a 38	60	1,366± 0,193	0,431± 0,086
Árvore 3 n= 75	01 abril/ 28 - junho 2008	Ovo	2 a 4	40	0,091± 0,011	0,048± 0,008
		L1	6 a 14	100	0,248± 0,140	0,890± 0,040
		L2°	16 a 18	40	0,855± 0,179	0,660± 0,062
		L3*°	20 a 24	60	1,215± 0,170	0,920± 0,063
		L4*°	26 a 30	60	1,471± 0,170	0,458± 0,072
Árvore 4 n= 60	27 fevereiro/ 07 abril 2008	Ovo	2 a 4	40	0,104± 0,007	0,053± 0,006
		L1	6 a 12	100	0,234± 0,130	0,105± 0,051
		L2°	14 a 16	40	0,810± 0,160	0,244± 0,060
		L3*°	18 a 22	60	1,390± 0,102	0,420± 0,036
		L4*°	24 a 26	40	1,660± 0,153	0,490± 0,051

° presença de cavidade bucal; * presença de aparelho bucal quitinizado; N = número de larvas mensuradas; DP = desvio padrão.

Anexo B: Curvas de crescimento larval de *Pegoscapus tonduzi*. Cada ponto representa a média do comprimento larval em cada dia. As barras verticais representam o erro padrão da média e as setas indicam as mudanças de estágios. N = 20 larvas por dia.



Anexo C: Distribuição de frequência da largura do corpo das larvas dissecadas nas quatro árvores estudadas.



Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)