



COMPORTAMENTO AGRESSIVO EM FÊMEAS DE VESPAS POLINIZADORAS (HYMENOPTERA: AGAONIDAE) DE *FICUS* (MORACEAE).

A. G. Lamas¹

L. G. Elias²; R. A. S. Pereira³

1-Bolsista PIBIC/CNPq, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto-USP. anayralamas@yahoo.com.br

2-Pós - graduação em Entomologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto - USP

3-Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto - USP, Av. Bandeirantes, 3900 - Ribeirão Preto - SP, 14040 - 901.

INTRODUÇÃO

As plantas do gênero *Ficus* apresentam uma relação mutualística obrigatória com suas polinizadoras, as vespas da família Agaonidae. Esta relação é considerada um dos exemplos mais extremos de mutualismo planta - inseto, podendo ser enquadrada no conceito de co - evolução (8).

O gênero *Ficus* é caracterizado por uma inflorescência peculiar globosa, o sicônio ou figo, no interior do qual as flores estão inseridas (7). Entre as vespas de figo há grande variação nos detalhes de seu ciclo biológico, embora seu ciclo básico seja o mesmo (3). O ciclo de desenvolvimento do figo pode ser resumido em cinco fases (1): A primeira fase (A), ou pré - feminina, é caracterizada por sicônios jovens com as flores imaturas. Quando as flores femininas atingem a maturidade, na fase denominada B ou feminina, o figo torna - se receptivo e libera substâncias voláteis que atraem as vespas (2). Vespas polinizadoras fecundadas, provenientes de outra árvore, penetram os figos por entre as brácteas do ostíolo (estrutura apical que consiste na única comunicação entre o interior e o exterior do figo). Dentro do figo, as vespas (fundadoras) polinizam algumas flores pistiladas e ovipositam em outras. Na seqüência, fase C ou interfloreal, as flores polinizadas dão origem aos frutos (aquênios), enquanto as ovipositadas formam galhas contendo larvas das vespas. Ao mesmo tempo em que as flores estaminadas amadurecem, as vespas terminam o seu desenvolvimento larval e atingem a maturidade sexual. Os indivíduos machos emergem para a cavidade do figo antes das fêmeas, abrem suas galhas e as fecundam. Essa fase é conhecida como fase D, ou masculina. As vespas femininas saem de suas galhas e coletam pólen antes de voarem em busca de outra figueira com figos receptivos (B). Após essa fase, os figos amadurecem (fase E) e tornam - se atrativos a animais frugívoros que atuam como dispersores das sementes.

Devido à estreita ligação do ciclo de vida da vespa e o desenvolvimento do figo, o sucesso reprodutivo das polinizadoras está diretamente relacionado ao seu desempenho no inter-

valo curto de tempo entre sua emergência no figo natal e oviposição/polinização em outra árvore. Quando mais de uma vespa fundadora penetra o figo, ocorre uma competição por local de oviposição e, geralmente, a contribuição de cada uma para a prole é desigual. Essa contribuição desigual resulta do comportamento agressivo das fundadoras no interior do figo, no qual a vespa de menor tamanho é impedida de ovipositar (5).

O comportamento agressivo é extensivamente relatado em machos de vespas não - polinizadoras de vespas de figo (6), como resultado da competição local por acasalamentos. No entanto, agressividade em vespas polinizadoras tem sido negligenciada como modelo de estudo.

OBJETIVOS

Descrever e avaliar o comportamento de fêmeas de *Pegoscapus* sp. durante o período de oviposição. Mais especificamente, buscamos responder: qual o nível de agressividade das fêmeas? Ocorrem lutas entre elas fora do figo? Vespas maiores têm maior sucesso no confronto?

MATERIAL E MÉTODOS

Coleta de dados:

Os estudos foram realizados em figueiras da espécie *Ficus citrifolia* (seção *Americana*), do campus da USP - Ribeirão Preto. As observações foram realizadas de duas formas: fora e dentro do figo. Primeiramente, foram ensacados ramos com aproximadamente 10 figos nas fases iniciais de desenvolvimento para evitar o acesso das vespas. Quando os figos estavam atrativos à polinização, os ramos foram levados ao laboratório para realização dos experimentos. As vespas usadas nos experimentos foram obtidas de outra árvore com figos na fase de emergência das vespas. Após uma hora e meia de coleta das vespas (tempo necessário para a

emergência e atividades de limpeza desses insetos), foram realizados os experimentos. As observações foram realizadas sob estereoscópio, que teve sua fonte de luz recoberta por papel celofane vermelho, para diminuir a influência da luz no comportamento das vespas. Os experimentos realizados foram:

1) Comportamento fora do figo: Duas vespas recém - emergidas foram depositadas diretamente sobre o ostíolo de um figo atrativo à polinização e observamos se elas apresentaram comportamento agressivo no momento de entrar no figo. 46 figos foram testados e o tempo de observação se estendeu até que cessasse o comportamento analisado ou, se não houve comportamento agressivo, cada figo foi observado por 20 minutos.

2) Comportamento dentro do figo: cada observação consistiu no acompanhamento do comportamento de duas fundadoras ao entrarem em um figo. As vespas recém emergidas foram depositadas com um pincel fino, uma logo após a outra, sobre os figos atrativos para a observação de todos os seus comportamentos, desde sua entrada no figo. Após o término da penetração da última vespa sob a bráctea mais externa do ostíolo, o figo em questão foi cortado ao meio e a metade que continha o ostíolo foi recoberta por uma lamínula de vidro, para que as observações pudessem ser realizadas, sob estereoscópio. Todos os comportamentos observados foram descritos. A duração das observações foi equivalente ao tempo de interação entre as vespas ou, caso não ocorresse interações, cada figo foi observado por 1 hora e 30 minutos. Após terminadas as observações, todas as vespas tiveram os comprimentos de suas tíbias posteriores medidas sob estereoscópio como estimativas do tamanho das vespas. A presença de danos físicos decorrentes de confrontos agressivos (perda de partes do corpo ou outras injúrias) foi registrada. Foram avaliados 11 figos, totalizando 20,7 horas de observação.

Em situações de interações agressivas entre as fundadoras, foi considerada vencedora do confronto a vespa que matou ou causou mais danos físicos em sua oponente.

Análises dos dados:

O comportamento agressivo das vespas fundadoras foi avaliado de forma descritiva. A relação entre o tamanho da vespa e a chance de vencer o confronto foi avaliada por teste t pareado. Em cada par de vespas observado, foi testada a hipótese nula que o tamanho corporal da vespa vencedora é igual ao tamanho da vespa perdedora.

RESULTADOS

As vespas polinizadoras apresentaram comportamento característico quando colocadas sobre figos atrativos: elas tocam a superfície próxima às brácteas do ostíolo, alternadamente, com os segmentos terminais das antenas. Ao encontrar a bráctea mais externa do ostíolo, elas dobram os últimos segmentos das antenas para trás e empurram - se para debaixo da bráctea, utilizando os primeiros segmentos das antenas, que são mais resistentes, como alavanca. Nesse processo as vespas usualmente perdem os segmentos terminais das antenas, restando apenas os três primeiros. Observamos cinco grupos de comportamentos das vespas no momento de penetrar os figos, sendo eles:

1) Ambas as vespas localizavam simultaneamente o ostíolo e entravam pela mesma bráctea. Em todos esses casos houve interações agressivas entre as vespas, que consistiam, em maior frequência, em empurrar a oponente com a parte superior da cabeça. Menos frequentemente, houve ocorrência de mordidas nas pernas e antenas da oponente. Na sequência, uma delas abandonava o confronto e a oponente entrava pelas brácteas do figo. A vespa que abandonou o confronto entrava logo em seguida. Esse comportamento representou 23,9% do total de observações.

2) Ambas as vespas localizavam seqüencialmente o ostíolo e entravam pela mesma bráctea, uma após a outra. Em nenhum dos casos observados houve interação agressiva. Esse comportamento representou 10,9% do total de observações.

3) Ambas as vespas localizavam simultaneamente o ostíolo e entravam por brácteas diferentes. Em nenhum dos casos observados houve interação agressiva. Esse comportamento representou 23,9% do total de observações.

4) Apenas uma das duas vespas localizava o ostíolo e em seguida penetrava suas brácteas, não entrando em contato com a outra vespa. Esse comportamento representou 34,8% do total de observações.

5) Nenhuma das vespas localizava o ostíolo. Em nenhum dos casos observados houve interação agressiva. Esse comportamento representou 6,5% do total de observações.

As observações de comportamento das vespas fora do figo indicaram a ocorrência de comportamento agressivo somente nas situações de encontro próximo ao recurso disputado (bráctea do ostíolo a ser penetrada-grupo 1). Nenhuma dessas interações agressivas resultou em luta fatal. De acordo com a teoria de competição direta, confrontos fatais não seriam esperados nessas situações, uma vez que a chance de sucesso futuro do indivíduo que desistir do confronto é maior do que sobreviver a uma luta letal (4). No caso das polinizadoras de figo, a vespa que desistir de disputar o ostíolo após uma interação agressiva curta tem a chance de voar e localizar recursos desocupados nos figos vizinhos.

Ao penetrar o figo, as fundadoras permaneciam de três a 22 minutos limpando - se e caminhando sobre as flores. Na seqüência, as vespas testavam algumas flores pistiladas com o ovipositor, inserindo - o e retirando - o através dos estigmas, até localizar uma flor adequada para oviposição. Permaneciam em média por um minuto ovipondo, imóveis, exceto por suas mandíbulas que abriam - se e fechavam - se lentamente.

Das 11 rodadas de comportamento no interior do figo, em sete ocorreram lutas entre as polinizadoras, sendo cinco confrontos fatais (resultando em morte da vespa perdedora). Em quatro observações não ocorreram lutas. Em todas as interações agressivas, o início das lutas ocorreu somente após uma ou ambas as fundadoras começar a ovipôr. Nas rodadas em que não houve interações agressivas, as fundadoras, por motivo desconhecido, não demonstraram comportamento de oviposição, entrando entre as flores ou mesmo re - emergindo do figo pelo ostíolo. Em todos os casos de encontros das fundadoras não associado à oviposição não houve comportamento agressivo: o comportamento das vespas parecia ser indiferente à presença de outra vespa no interior do figo.

As lutas no interior do figo consistiam em investidas com mordidas nas pernas, antenas, cabeça ou abdômen da oponente. Em geral, a vespa atacada reagia, virando - se de frente para a oponente. Quando isso ocorria as fundadoras permaneciam alguns minutos empurrando - se frontalmente com as mandíbulas abertas. Assim que uma recuava, a outra investia mordidas nas laterais de seu corpo. As mordidas freqüentemente decepavam membros da oponente. Quando o abdômen era atingido, as injúrias eram graves, levando a oponente à morte. Em alguns casos, depois de alguns ataques as vespas podiam separar - se e voltar a ovipôr, aparentemente com maior dificuldade. Após atingir fatalmente a oponente, a vencedora permanecia por alguns minutos caminhando no interior do figo, bastante agitada e agressiva, permanecendo com as mandíbulas abertas todo o tempo. As vencedoras voltavam a ovipôr e, no intervalo entre posturas, retornavam a atacar o corpo morto ou moribundo da oponente. As vespas vencedoras eram em média maiores que as perdedoras, porém as diferenças no comprimento de suas tÍbias não foram significativas ($X \pm DP$; vencedora: $0,199 \pm 0,013$; perdedora: $0,196 \pm 0,016$; $t = 2,45$ $P = 0,692725$; $n = 7$ rodadas).

Os confrontos fatais observados no interior do figo estão de acordo com o esperado pela teoria (4), uma vez que a chance futura de sucesso de uma fundadora que desistir do confronto é mínima, tendo em vista que a longevidade das vespas adultas de figo é muito curta (8) e a probabilidade de re - emergir e entrar em outro figo muito baixa, pois as fundadoras perdem parte das antenas e asas ao passar pelas brácteas do ostÍolo.

CONCLUSÃO

As vespas polinizadoras de *Ficus citrifolia* disputam agressivamente os recursos relacionados à oviposição (bráctea do

ostÍolo e sÍtios de oviposição). O confronto é mais agressivo no interior do figo, local em que o recurso disputado é mais valioso, uma vez que a chance de sucesso futuro da vespa que abandonar a luta é baixo.

Agradecemos à Fapesp 04/10299 - 4 e ao PIBIC/CNPq pelo financiamento.

REFERÊNCIAS

- (1) Galil, J., Eisikowitch, D. On the pollination ecology of *Ficus sycomorus* in East Africa. *Ecology*, 49: 259 - 269, 1968.
- (2) Hossaert - McKey, M., Gibernau, M., Frey, J.E. Chemosensory attraction of fig wasps to substances produced by receptive figs. *Entomol. Exp. Appl.*, 70: 185 - 191, 1994.
- (3) Kjellberg, F., Jousselein, E., Hossaert - McKey, M., Rasplus, J.Y. Biology, Ecology and Evolution of Fig - pollinating Wasps (Chalcidoidea, Agaonidae). In: Raman, A., Schaefer, C.W. and Withers, T.M. (eds.) *Biology, Ecology and Evolution of Gall - Inducing Arthropods*. Science publishers, Inc., New Hampshire, 2005, p.539 - 571.
- (4) Maynard Smith, J., Parker, G.A. The logic of asymmetric contest. *Anim. Behav.*, 24: 159 - 175, 1976.
- (5) Moore, J.C., Greeff, J.C. Resource defence in female pollinating fig wasps: two's a contest, three's a crowd. *Anim. Behav.*, 66: 1101 - 1107, 2003.
- (6) Pereira, R.A.S. Competição local por acasalamentos em vespas de figo (Hymenoptera: Chalcidoidea) associadas a *Ficus eximia* Schott (Moraceae). Instituto de Biologia, Campinas, SP, Universidade Estadual de Campinas. 2002, 44 p.
- (7) Verkeke, W. Structure and function of a fig. *Experientia*, 45: 612 - 622, 1989.
- (8) Weiblen, W.B. How to be a Fig Wasp. *Annu. Rev. Entomol.*, 47: 229 - 330, 2002.