

FENOLOGIA E POLINIZAÇÃO DE TRES
ESPECIES DE FIGUEIRAS EM MATA
SEMIDECIDUA NA REGIAO DE
CAMPINAS, SP

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo (a) candidato (a)
Rodolfo Antonio Figueiredo
e aprovada pela Comissão Julgadora.

03/02/94 Marlies Sazima

RODOLFO ANTONIO DE FIGUEIREDO 469

MARLIES SAZIMA
Orientadora

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia
da Universidade Estadual de Campinas como parte
dos requisitos para obtenção do título de Mestre
em Ciências Biológicas (Ecologia).

1994

Campinas

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

O tempo nos parques é íntimo, inadiável, imparticipante,
imarcescível.
Medita nas altas frondes, na última palma da palmeira
Na grande pedra intacta, o tempo nos parques.
O tempo nos parques cisma no olhar cego dos lagos
Dorme nas furnas, isola-se nos quiosques
Oculta-se no torso muscular dos fícus, o tempo nos parques.
O tempo nos parques gera o silêncio do piar dos pássaros
Do passar dos passos, da cor que se move ao longe.
E alto, antigo, presciente o tempo nos parques
E incorruptível; o prenúncio de uma aragem
A agonia de uma folha, o abrir-se de uma flor
Deixa um frêmito no espaço do tempo nos parques.
O tempo nos parques envolve de redomas invisíveis
Os que se amam; eterniza os anseios, petrifica
Os gestos, anestesia os sonhos, o tempo nos parques.
Nos homens dormentes, nas pontes que fogem, na franja
Dos chorões, na cúpula azul o tempo perdura
Nos parques; e a pequenina cutia surpreende
A imobilidade anterior desse tempo no mundo
Porque imóvel, elementar, autêntico, profundo
E o tempo nos parques.

Vinicius de Moraes

Esta tese é dedicada ao Professor
Koos Wiebes,
que, mesmo à distância, guiou meus
primeiros passos no complexo mundo
da biologia de figueiras.

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais Carlos e Marlene pelo incentivo ao estudo.

A Marlies Sazima pela orientação e incentivo.

A Rosely por ajuda, entusiasmo e dedicação.

Vários profissionais colaboraram nesta tese, aos quais agradeço: Arício Xavier Linhares, C. C. Berg, Deborah Faria, Daniel Lachaise, E. Allen Herre, Georges Michaloud, Himam Baijnath, Hermógenes de Freitas Leitão-Filho, Inara R. Leal, Ivan Sazima, J. T. Wiebes, J. Galil, João Semir, José Carlos Motta Junior, José Pedro Carauta, Judith Bronstein, Julio Lombardi, Marco Aurélio Pizo, Maria do Carmo Amaral, Maria Martha Argel de Oliveira, Marilyn Loveless, Maristela Paschoal, Mauro Galetti, Monique Van Sluys, Rita de Cássia Maimoni-Rodella, Rosely Morales de Figueiredo, Steven A. Frank, Woodruff W. Benson, Wouter Verkerke e Zdenek Boucek.

A todos os amigos e amigas dos Departamentos de Botânica e Zoologia da UNICAMP pelo carinho e amizade.

A WWF - Fundo Mundial para a Natureza, e CAPES pelo apoio financeiro.

A Fundação José Pedro de Oliveira pela permissão para desenvolver este estudo na Reserva de Santa Genebra.

ÍNDICE

1. INTRODUÇÃO	4
2. MATERIAL E METODOS	9
2.1. Area de estudo	9
2.2. Fenologia	10
2.3. Os sicônios e a polinização	11
2.4. Predação e dispersão de sementes	14
2.5. Germinação de sementes	15
2.6. Ciclo de vida da vespa	16
2.7. Materiais testemunhos	16
2.8. Análise estatística	17
3. RESULTADOS	19
3.1. Fenologia	19
3.2. Estrutura dos sicônios	27
3.3. Polinização	32
3.4. Predação e dispersão de sementes	41
3.5. Germinação de sementes	45
3.6. Ciclo de vida das vespas	49
4. DISCUSSÃO	52
4.1. Estrutura dos sicônios	52
4.2. Hábito e fenologia	54
4.3. Polinização	60
4.4. Predação e dispersão de sementes	71
4.5. Germinação de sementes	77
4.6. Ciclo de vida das vespas	79
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS	87
6. RESUMO	89
7. ABSTRACT	91
8. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	92

1. INTRODUÇÃO

A figueira (Ficus carica L.) foi a primeira espécie vegetal a ser citada na Bíblia, como a árvore cujas folhas serviram de vestimenta à Adão e Eva (cf. Carauta 1983). Esta planta teve um importante papel na economia e vida cultural dos egípcios e dos romanos. Segundo a lenda, Rômulo e Remo foram encontrados mamando na loba embaixo de uma figueira selvagem (Condit 1947).

As figueiras são representantes da família Moraceae, que possui cerca de 48 gêneros com quase 1.200 espécies (Mabberley 1987, Pereira 1981). O gênero Ficus L., que engloba todas as espécies denominadas de figueiras, possui 900 espécies até o momento (Berg 1989a). As figueiras são muito abundantes em ambientes úmidos tropicais e sub-tropicais, sendo distribuídas por todo o globo terrestre, de 45°N a 35°S (Corner 1958, 1965).

As inflorescências do gênero Ficus têm morfologia bastante peculiar, provavelmente para proteção contra a fitofagia e a reprodução dos insetos nestas inflorescências (Berg 1989b, 1990). As vespas polinizadoras provavelmente evoluíram a partir de insetos galhadores que se alimentavam de pólen (Ramírez 1974, 1976a) ou galhadores parasitas das inflorescências abertas dos ancestrais de Ficus (Berg 1979, Wiebes 1979). As figueiras podem ser monóicas ou dióicas, e suas flores crescem no interior de um receptáculo suculento chamado sicônio ou figo. As espécies monóicas apresentam, no mesmo sicônio, flores femininas e masculinas, e produzem tanto sementes como permitem o desenvolvimento de vespas polinizadoras. As figueiras dióicas produzem, em plantas diferentes, dois tipos de sicônios, uns que

são utilizados unicamente para oviposição das vespas polinizadoras, e outros que somente produzem sementes (Lambert 1992). Após a fecundação desenvolvem-se os frutos, os aquênios.

As figueiras neotropicais são todas monóicas (Ramírez 1977a) e pertencem a dois subgêneros: Ficus subgen. Urostigma, que são as figueiras hemiepífitas, conhecidas popularmente como mata-paus, com ca. 100 espécies, e Ficus subgen. Pharmacosycea, as figueiras não-hemiepífitas, de vida livre, com ca. 20-25 espécies (Berg 1989a, Carauta 1989, Ramírez 1977b).

A constatação de que pequenas vespas eram as responsáveis pela formação de sementes na figueira cultivada (Ficus carica) foi feita há dois mil anos por Aristóteles (Muller 1887), porém só recentemente os detalhes da polinização foram estudados (Chopra & Kaur 1969, Condit 1947, Galil & Eisikowitch 1968a, Ramírez 1969, Valdeyron & Lloyd 1979, Wiebes 1977). A polinização das figueiras é feita por microhimenópteros, calcidóideos da subfamília Agaoninae (sensu Boucek 1988), que são adaptados morfológica e fisiologicamente às espécies de figueiras nas quais se desenvolvem (Jermy 1984, Ramírez 1974).

É conhecida a espécie de vespa polinizadora para cerca de 200 espécies de Ficus (1/4 do total de espécies) e, nestas espécies, a polinização é espécie-específica (Wiebes 1979), ou seja, para cada espécie de Ficus existe uma única espécie de vespa polinizadora. A relação mutualística, muitas vezes chamada de simbiose, entre figueiras e vespas de figo, provavelmente se iniciou no Cretáceo, há mais de 100 milhões de anos (Galil 1977, Wiebes 1963). A dependência dos simbiontes (Agaoninae) para a polinização das figueiras é apoiada pela constatação de que figueiras introduzidas não desenvolvem sementes, a menos que seus

polinizadores sejam também introduzidos (Figueiredo *et al.* 1992, Mello-Filho & Neves 1990, Ramírez 1970a).

O ciclo de vida das vespas de figo foi primeiramente descrito por Galil & Eisikowitch (1968b) ao estudarem *F. sycomorus* L. na África. Este ciclo de desenvolvimento das vespas e dos sicônios é aceito como padrão básico para a maioria das espécies de figueiras (Bronstein 1992). Galil & Eisikowitch (1968b) descreveram, de uma forma simples, o ciclo de desenvolvimento dos sicônios, dividindo-o em cinco fases: fase A (pré-floral), o sicônio está imaturo, o receptáculo está duro e o ostíolo, que é uma abertura apical formado por brácteas superpostas, está fechado; fase B (floral), o ostíolo se abre permitindo a entrada das vespas agaonídeas, que ovipõem e polinizam as flores femininas; fase C (interfloral), ocorre o desenvolvimento mútuo das larvas das vespas e dos embriões das sementes; fase D (masculina), eclosão e cópula das vespas, maturação e abertura das flores masculinas, as vespas femininas coletam pólen e saem do sicônio; fase E (pós-floral), o sicônio amadurece, tornando-se suculento.

O figo, apesar de ser, morfologicamente, o eixo invertido da inflorescência, que posteriormente formará uma infrutescência, ecologicamente é considerado um fruto, e os aquênios, os frutos verdadeiros, são normalmente chamados de sementes (Janzen 1979a).

No Peru (Terborgh 1986) e em Borneo (Leighton & Leighton 1983), as figueiras constituem um importante recurso alimentar para vertebrados frugívoros, sendo consideradas por Terborgh (1986) como recurso alimentar chave em florestas tropicais, ou seja, representam um dos poucos recursos disponíveis para frugívoros em épocas de escassez de alimentos. Também no Panamá

(Windsor *et al.* 1989) e na África (Gautier-Hion & Michaloud 1989), espécies de Ficus têm papel importante na sustentação de frugívoros em florestas úmidas. Segundo Bronstein (1992), a opinião corrente dos conservacionistas é que a interação figueira-polinizador possa atuar na estrutura das comunidades de vertebrados tropicais, e mesmo na compreensão da evolução da floresta tropical.

A taxonomia das figueiras neotropicais foi recentemente estudada (Berg *et al.* 1986, Carauta 1989, Vásquez-Avila 1981, Vásquez-Avila *et al.* 1986), e estudos taxonômicos das vespas polinizadoras (Agaoninae) foram feitos principalmente por Boucek (1993), De Santis (1980), Grandi (1934, 1963), Mangabeira-Filho (1937), Ramírez (1970b) e Wiebes (1982, 1983). No entanto, mais da metade das espécies de Agaoninae não é conhecida (Bronstein & McKey 1989). Outros insetos relacionados com figos, particularmente as vespas não-polinizadoras Torymidae, Eulophidae e Pteromalidae, e os dípteros Drosophilidae foram estudados, entre outros, por Boucek *et al.* (1981) e Lachaise *et al.* (1982). A anatomia e a função dos sicônios e das flores foi revista por Verkerke (1989). Porém, os aspectos relativos à ecologia dos polinizadores e da polinização das figueiras são conhecidos em apenas 14 espécies de Ficus (Bronstein 1989, Corner 1985, J. T. Wiebes, comunicação pessoal (1)), sendo que destas apenas quatro são americanas: as espécies F. costaricana (Liebman) Miquel, F. hemsleyana Standley, estudadas na Costa Rica por Galil *et al.* (1973a), e F. aurea Nuttall e F. citrifolia P. Miller, estudadas na Flórida por Frank (1984).

(1) J. T. Wiebes, Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden.

Estudos sobre a fenologia de figueiras indicam que existe um ajustamento entre as épocas de floração das figueiras e o ciclo dos polinizadores (Figueiredo 1992, Milton 1991, Windsor et al. 1989). Poucas espécies de figueiras brasileiras foram estudadas quanto à sua fenologia, mesmo assim participando de estudos de comunidades (Matthes 1980, Morellato 1991).

No Brasil, praticamente apenas existem estudos de biologia das figueiras introduzidas, particularmente da figueira exótica F. microcarpa L. f. (Figueiredo 1991a, Figueiredo & Motta-Junior 1986a, 1986b, 1986c, Figueiredo & Queiroz 1993, Figueiredo et al. 1992, Mello Filho & Neves 1990, Motta-Junior & Figueiredo 1986, Neves & Isaias, 1987). A ecologia reprodutiva das figueiras brasileiras, a rigor, ainda não foi estudada (Mello-Filho 1963, J. P. P. Carauta, comunicação pessoal (2), J. Semir, comunicação pessoal (3)).

Este trabalho tem por objetivo apresentar a fenologia, a polinização e sua relação com as vespas, a predação, a dispersão e a germinação de sementes, em face da importância ecológica das figueiras na comunidade de mata e das poucas informações disponíveis sobre figueiras brasileiras.

(2) J. P. Carauta, Alto da Boa Vista, Floresta da Tijuca, Rio de Janeiro.

(3) J. Semir, Departamento de Botânica, Universidade Estadual de Campinas.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. AREA DE ESTUDO

Os estudos de campo foram feitos na Reserva de Santa Genebra, Município de Campinas (22°49'S, 47°07'W, 670 m alt.), Estado de São Paulo. Esta reserva possui uma área de aproximadamente 250ha, consistindo na segunda maior reserva urbana da América do Sul (D. Faria, comunicação pessoal (4)). Encontra-se cercada por plantações de cana de açúcar, milho e soja, e é um fragmento remanescente e isolado das expressivas matas de planalto que ocorreram no Sudeste Brasileiro do século passado (Leitão-Filho 1982). A reserva é constituída por mata mesófila semidecídua (Leitão-Filho 1992a, Rizzini 1963, Sazima 1988), também sendo considerada floresta estacional latifoliada (Fernandes e Bezerra 1990) ou floresta subtropical úmida baixo-montana (Holdridge 1967). A flora da Reserva é composta por árvores de médio e grande portes em áreas de sucessão secundária adiantada, e por trepadeiras em áreas mais perturbadas das bordas e dos caminhos que a cortam. Para maiores informações sobre a vegetação ver Matthes (1992) e Morellato (1991).

(4) D. Faria, PG-Ecologia, Departamento de Zoologia, Unicamp.

O clima da área de estudo é do tipo mesotérmico, caracterizado por inverno seco com baixas temperaturas entre os meses de maio e agosto (média inferior a 18°C no mês mais frio), e verão úmido chuvoso e quente entre novembro e fevereiro (média superior a 22°C no mês mais quente), tipo Cwa na classificação de Köppen (Pinto *et al.* 1972). A distribuição das chuvas segue o regime típico das zonas tropicais de baixa altitude, sendo que a pluviosidade média anual é de 1.360 mm e a temperatura média de 20,6°C (fonte: Seção de Climatologia Agrícola, Instituto Agronômico de Campinas).

2.2. FENOLOGIA

Três indivíduos de Ficus glabra, dois de F. luschnathiana e seis de F. enormis foram estudados na Reserva de Santa Genebra. Um único indivíduo de F. guaranitica presente na Reserva de Santa Genebra, que produziu sicônios pela primeira vez no segundo semestre de 1992, foi observado para quantificação do impacto da predação por vertebrados sobre as sementes e as vespas polinizadoras. Esta espécie antes não havia sido citada para a reserva (Galetti 1992, Morellato 1991), e estabeleceu-se em uma área alagada na borda da mata, crescendo sobre um tronco em decomposição, no início de 1990.

A maioria dos indivíduos estudados cresce na borda da mata ou em áreas abertas alagadas, e somente um indivíduo de Ficus glabra foi encontrado no interior da mata. Todas as espécies estudadas possuem hábito de vida hemiepífita, pelo menos na fase inicial de estabelecimento na comunidade. Dois indivíduos produziram sicônios antes de suas raízes atingirem o solo.

A coleta dos dados fenológicos foi feita durante dois anos, de fevereiro de 1991 a janeiro de 1993. Foram feitas observações diretas, a olho nu e com auxílio de binóculo 8 X 40, a intervalos regulares de 15 dias. Foram anotadas as épocas de floração e frutificação, desenvolvimento dos sicônios, polinização e formação de frutos. Também foram registradas informações sobre a fenologia vegetativa, ou seja, períodos de senescência, queda e produção de folhas. A ocorrência dos eventos fenológicos foi comparada com variáveis meteorológicas, temperatura (Figura 1) e pluviosidade (Figura 2), fornecidas pela Seção de Agrometeorologia do Centro de Ensino e Pesquisa em Agricultura (FEAGRI/UNICAMP).

2.3. OS SICÔNIOS E A POLINIZAÇÃO

Os sicônios de cada espécie de figueira, em diversas fases de desenvolvimento, foram coletados e preservados em álcool 70%. As dimensões dos sicônios foram medidas com auxílio de paquímetro. A contagem do número de flores do sicônio e sua caracterização morfológica, foram feitas sob microscópio estereoscópico. Para cada espécie de figueira, foram registradas as seguintes características: coloração do sicônio em cada fase, número de flores femininas que produziram frutos, número de flores femininas que abrigaram larvas da vespa polinizadora em cada sicônio, e o número de flores masculinas.

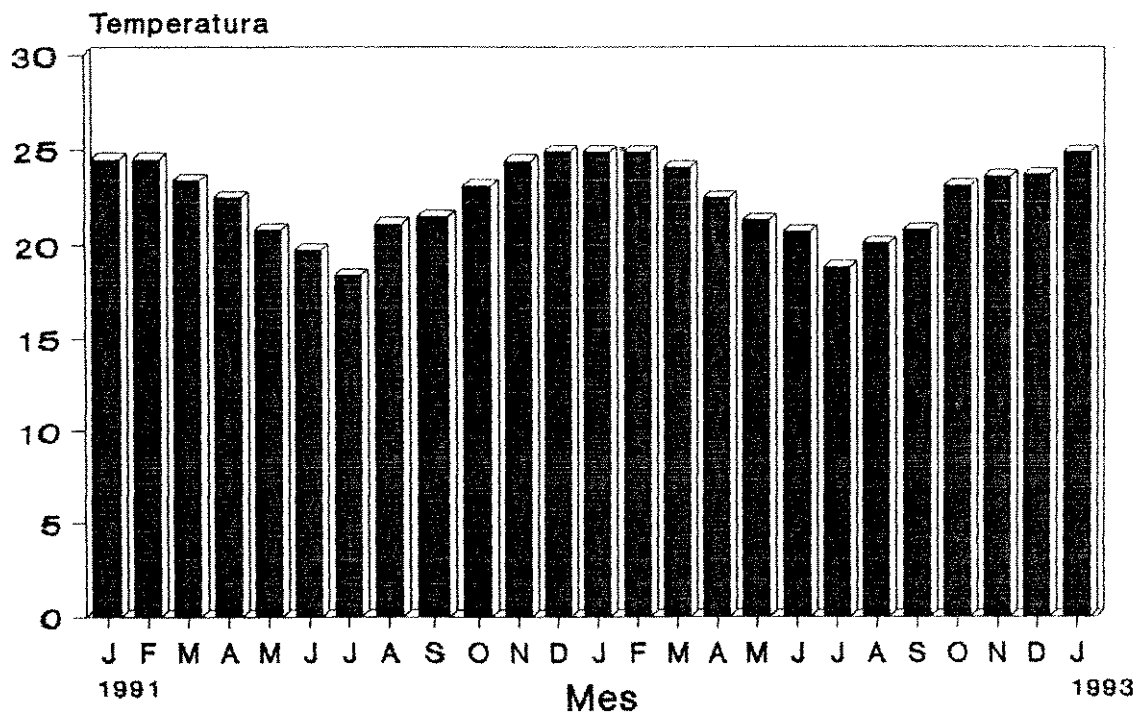


Figura 1. Temperatura média, em graus centígrados, da Reserva de Santa Genebra, SP, de janeiro de 1991 a janeiro de 1993.

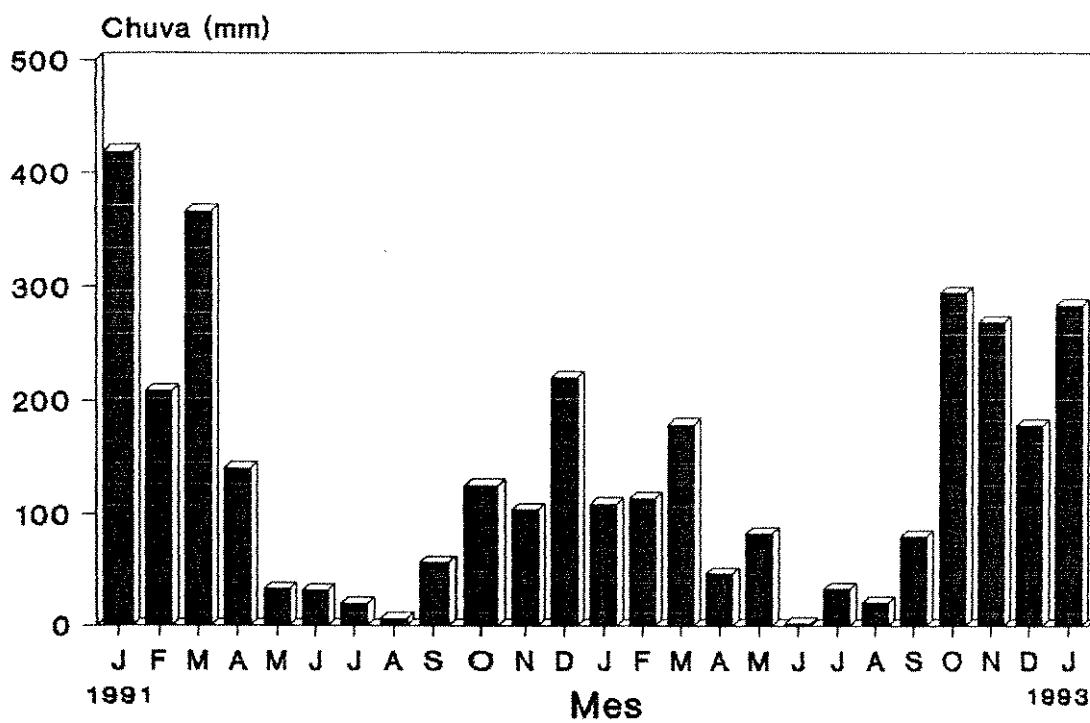


Figura 2. Pluviosidade média, em milímetros, da Reserva de Santa Genebra, SP, de janeiro de 1991 a janeiro de 1993.

A entrada de vespas fêmeas nos sicônios de cada figueira foi observada a olho nu ou com lupa de mão. Os figos coletados foram levados ao laboratório, seccionados longitudinalmente, e observados ao microscópio estereoscópico para observação do comportamento de polinização das vespas. Também foram feitas fotos para melhor caracterização de detalhes do comportamento. Vespas polinizadoras e parasitas foram esterilizadas, montadas em lâmina e coradas com carmim acético a 1,2% (Medina & Conagin 1964), a fim de verificar se estas apresentavam pólen no corpo, e os locais onde este era armazenado. Para a observação da coleta de pólen pelas vespas fêmeas, os sicônios foram analisados in situ, com lupa de mão, bem como em laboratório ao microscópio estereoscópico. A receptividade dos estigmas foi testada com peróxido de hidrogênio a 20 volumes (Zeisler 1938).

2.4. PREDACÃO E DISPERSÃO DE SEMENTES

O consumo dos figos maduros por vertebrados foi observado nos períodos diurno e noturno, em diferentes horários. Em observações diurnas, ficava-se entre 10 e 20 metros de distância da árvore focal, utilizando um binóculo 8 X 40. Em observações noturnas, permanecia-se próximo da árvore focal e, com auxílio de lanterna e redes de neblina ("mist-nets"), procurava-se caracterizar o comportamento de alimentação e identificar os morcegos visitantes. Em Ficus luschnathiana foram feitas 18 horas diurnas de observação e 8 horas noturnas, em F. enormis 10 horas diurnas e 8 horas noturnas, e em F. glabra 20 horas diurnas.

A predação das sementes dos sicônios imaturos feita por vertebrados foi quantificada através da contagem do número total

de sicônios presentes na árvore antes e após a predação, em um indivíduo de Ficus guaranitica visitado por Forpus xanthopterygius (Aves: Psittacidae) no mês de setembro de 1992. A predação por insetos foi observada em sicônios maduros caídos ao solo, abaixo da figueira não sendo, no entanto, quantificada.

2.5. GERMINAÇÃO DE SEMENTES

Testes de germinação foram feitos com sementes das três espécies de figueiras investigadas. As sementes foram semeadas em placas de germinação (Gerbox) forradas com papel de filtro umedecido em água destilada, e mantidas em laboratório, sob condições naturais de luz e temperatura, e umidade constante. Foram feitas duas repetições por tratamento, relatados abaixo:

- a) umedecimento irregular das placas, ou seja: as sementes foram submetidas a períodos úmidos e secos. Para tanto, cerca de 10 ml de água destilada eram colocados nas placas a cada quatro dias, período suficiente para que as sementes sofressem um estresse hídrico;
- b) escuridão total: as placas eram envolvidas com papel alumínio a fim de que as sementes não recebessem luz;
- c) meio esterilizado, ou seja: a placa de germinação era esterilizada com álcool 70%, e o papel de filtro umedecido com solução do antibiótico benzilpenicilina. Este teste visou verificar se as sementes germinam na ausência de microorganismos;
- d) sementes passadas pelo tubo digestivo de vertebrados frugívoros, ou seja: sementes colhidas de fezes de macacos, aves e morcegos foram semeadas sobre papel de filtro umedecido.

2.6. CICLO DE VIDA DA VESPA

O ciclo de vida das vespas polinizadoras, bem como sua biologia comportamental, foram observados no campo, com auxílio de lupa de mão, e em laboratório ao microscópio estereoscópico. Vespas parasitas que utilizaram os sicônios também foram estudadas. A especificidade do hospedeiro foi testada por meio de experimentos conduzidos no campo, com a impregnação das vespas fêmeas que saíam dos sicônios com pó fosforescente. Posteriormente, foi procurado vestígio deste pó nos ostíolos de outras figueiras que estavam com sicônios na fase receptiva, a fim de verificar se as vespas que saíam dos sicônios de uma dada espécie poderiam entrar nos de outra. A identificação dos microhimenópteros foi feita apenas a nível de gênero, uma vez que não há chaves de identificação ou taxonomistas especializados em microhimenópteros Neotropicais da família Agaonidae (ver Boucek 1993). Foi testada a ocorrência de diapausa das vespas na fase de pupa, mantendo sicônios de fase E (pós-floral) em frascos no laboratório até a possível emergência de vespas. Vespas adultas, recém-eclodidas, eram recolhidas em frascos de vidro, deixadas sem alimentação e com umidade constante dentro do frasco, e seu tempo de vida era verificado sob estas condições. A atividade de formigas e outros insetos nos ramos das figueiras foi registrada, assim como sua interação com as vespas polinizadoras.

2.7. MATERIAIS TESTEMUNHOS

Exsicatas das figueiras foram depositadas no Herbário da Universidade Estadual de Campinas. As espécies de figueiras, com

respectivos números de registro do Herbário e nome popular, são listadas a seguir:

Ficus luschnathiana (Miquel) Miquel, número de coleta 28747, coletor R. A. de Figueiredo, nome popular: figueira-vermelha;

Ficus glabra Vellozo, número de coleta 11476, coletor J. Tamashiro, nome popular: figueira-brava;

Ficus enormis (Mart. ex Miq.), número de coleta 29463, coletor R. A. de Figueiredo, nome popular: figueira-da-pedra; e

Ficus guaranítica Chodat ex Chodat & Vischer, número de coleta 29464, coletor R. A. de Figueiredo, nome popular: guapoí.

Os microhimenópteros foram preservados em álcool 70% e estão depositados no Museu de História Natural da Universidade Estadual de Campinas, em frasco identificado como "material testemunho da tese de R. A. de Figueiredo".

2.8. ANÁLISE ESTATÍSTICA

Para verificar se os indivíduos de Ficus florescem nos mesmos períodos nos dois anos, foi utilizada a estimativa r do coeficiente de correlação. Este mesmo teste estatístico foi utilizado para verificar se a produção de sicônios estava relacionada com variáveis meteorológicas. Foi feita a descrição aritmética, por meio da média (\bar{x}) e do desvio-padrão (DP) da quantidade de vespas encontrada nos sicônios analisados e do número de flores de cada sicônio. A diferença na taxa de germinação das sementes submetidas a diversos tratamentos foi testada através do teste de qui-quadrado (χ^2) em tabelas 2 X 2. O desenvolvimento da análise estatística seguiu Brower & Zar (1984).

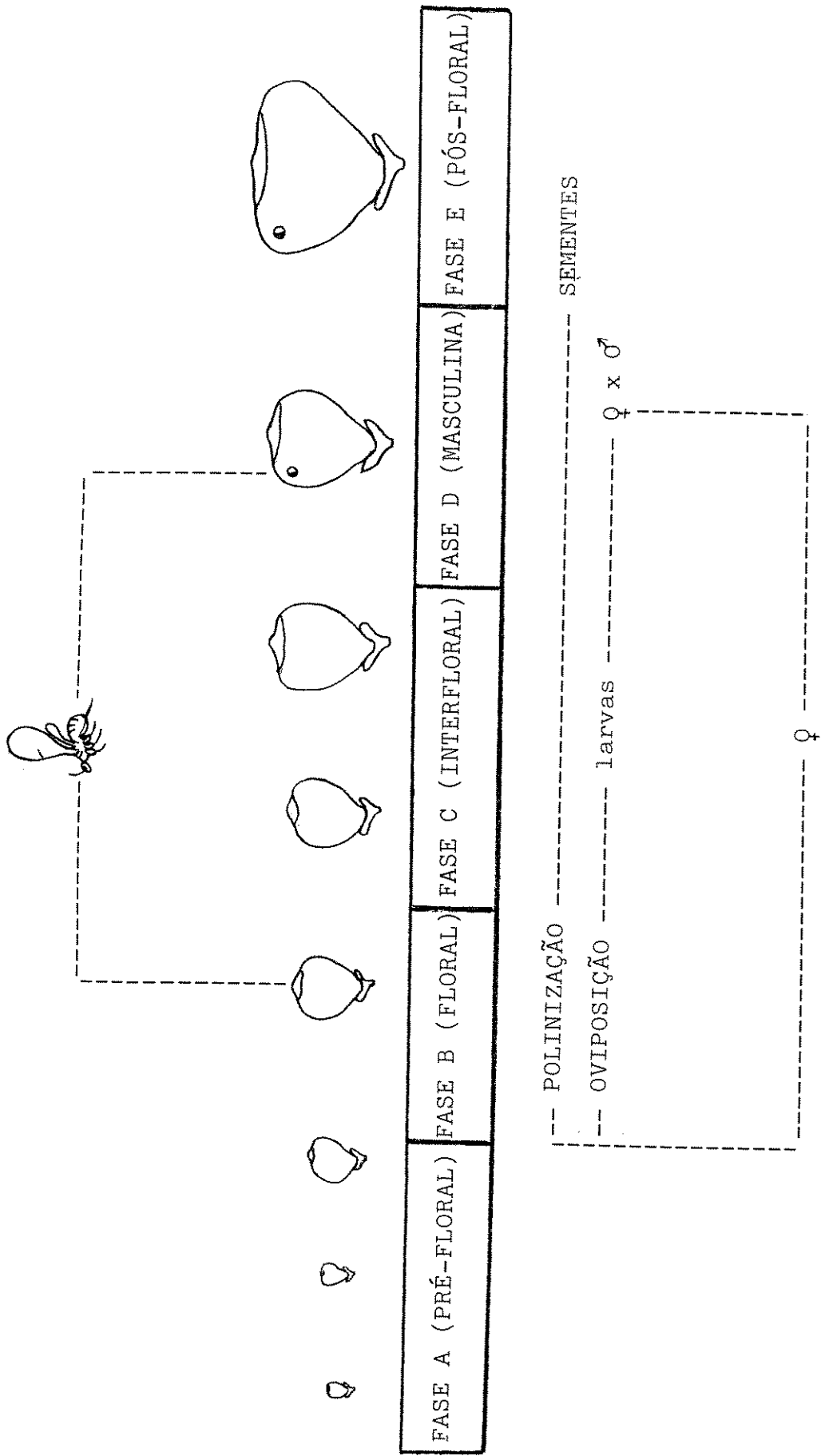


Figura 3. Ciclo de desenvolvimento do sicônio e da vespa polinizadora das espécies de figueiras da Reserva de Santa Genebra.

3. RESULTADOS

3.1. FENOLOGIA

As diversas fases de desenvolvimento do sicônio são apresentadas na Figura 3. Na Tabela 1 é apresentada a duração das fases de desenvolvimento dos sicônios de cada espécie de Ficus estudada.

Tabela 1. Duração, em dias, das fases de desenvolvimento dos sicônio das figueiras presentes na Reserva de Santa Genebra.

Espécie	Fases A/B		Fase C		Fase D		Fase E	
	\bar{x}	DP	\bar{x}	DP	\bar{x}	DP	\bar{x}	DP
<u>Ficus</u>								
<u>luschnathiana</u>	69,0 ± 29,2		42,0 ± 6,7		22,5 ± 12,5		15,0 ± 0	
<u>F. glabra</u>	30,0 ± 18,4		27,0 ± 6,7		17,5 ± 6,1		21,4 ± 8,0	
<u>F. enormis</u>	50,0 ± 27,0		36,8 ± 25,4		19,1 ± 9,7		15,0 ± 0	

As espécies de figueiras estudadas, de forma geral, apresentaram assincronismo intraespecífico na produção de sicônios, ou seja, os indivíduos de determinada espécie que estão presentes na Reserva não produziram sicônios na mesma época do ano, mas sim cada indivíduo florescia diferentemente dos demais ao longo do ano. Também não foi observada uma sequência de floração entre os indivíduos; por exemplo, quando um indivíduo possuía sicônios na fase D (masculina), em outro indivíduo não havia sicônios na fase B (floral). Não foi verificada correlação significativa ($P < 0,01$) entre os períodos de floração e frutificação dos indivíduos de cada espécie nos dois anos de estudo, ou seja, as figueiras não floresceram na mesma época nos dois anos de estudo. Em um dado indivíduo foi verificado sincronismo na produção e no desenvolvimento dos sicônios, com a única exceção de um indivíduo de F. luschnathiana, onde em um mesmo ramo era possível encontrar sicônios em diferentes estágios de desenvolvimento. A população de figueiras da reserva apresentou assincronismo interespecífico na produção de sicônios sendo que, em todos os meses do ano, pelo menos um indivíduo de Ficus os produzia.

Ficus luschnathiana apresentou floração e frutificação ao longo de todo o ano (Figura 4). Não há correlação significativa entre a produção de sicônios com a pluviosidade ($r = 0,19$), e com a temperatura média ($r = 0,21$). A presença de sicônios na fase D nos indivíduos de F. luschnathiana não teve correlação significativa com a pluviosidade ($r = 0,14$) e nem com a temperatura média ($r = 0,10$). Um dos indivíduos de F. luschnathiana apresentou assincronia intra-individual, que ocorreu em todos os episódios reprodutivos estudados.

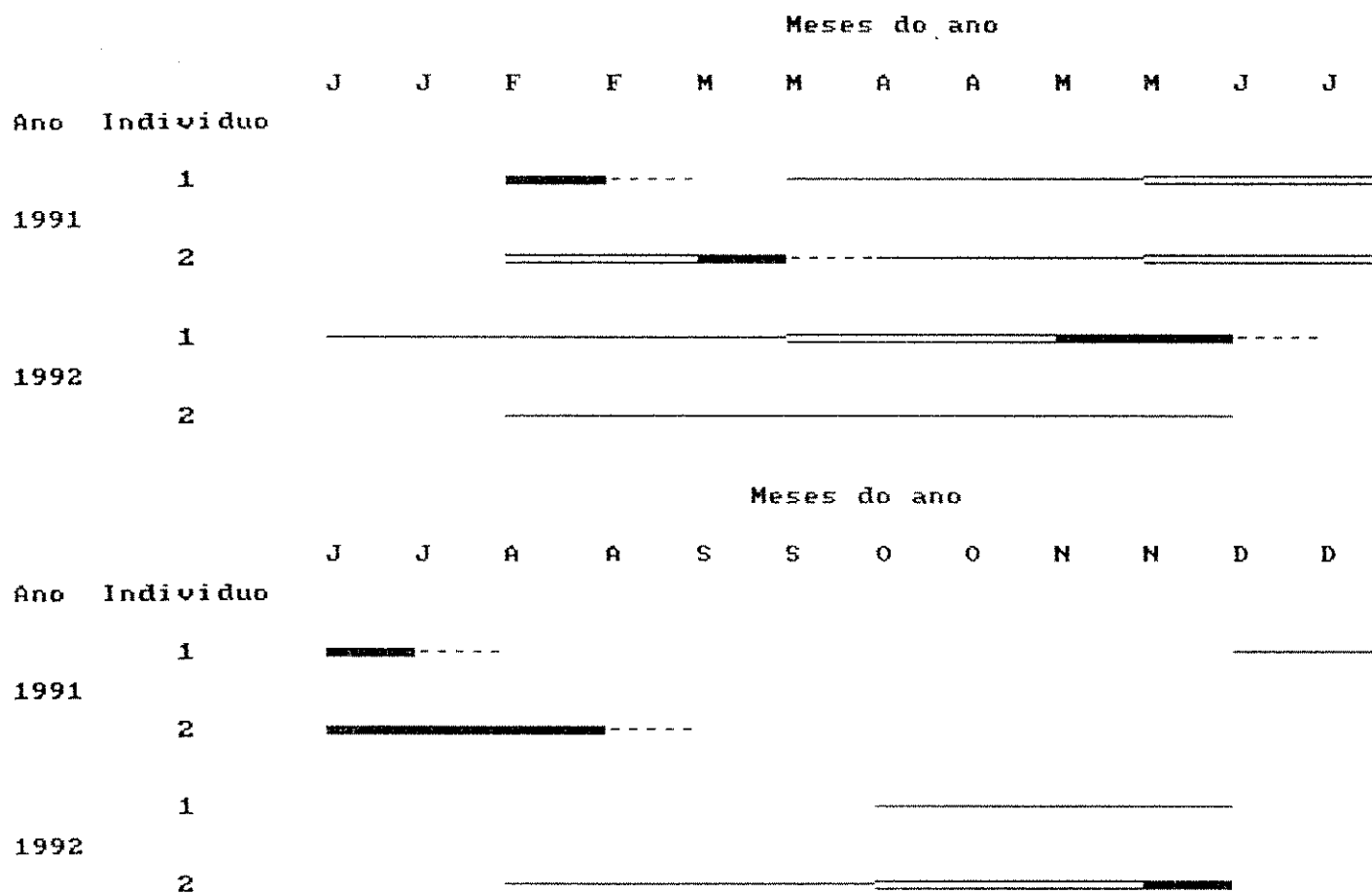


Figura 4. Fenologia reprodutiva de *Ficus luschnathiana* na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP, de janeiro de 1991 a dezembro de 1992.

Legenda: Fases A e B (pre-floral e floral) -----
 Fase C (interfloral) =====
 Fase D (masculina) =====
 Fase E (pos-floral) -----

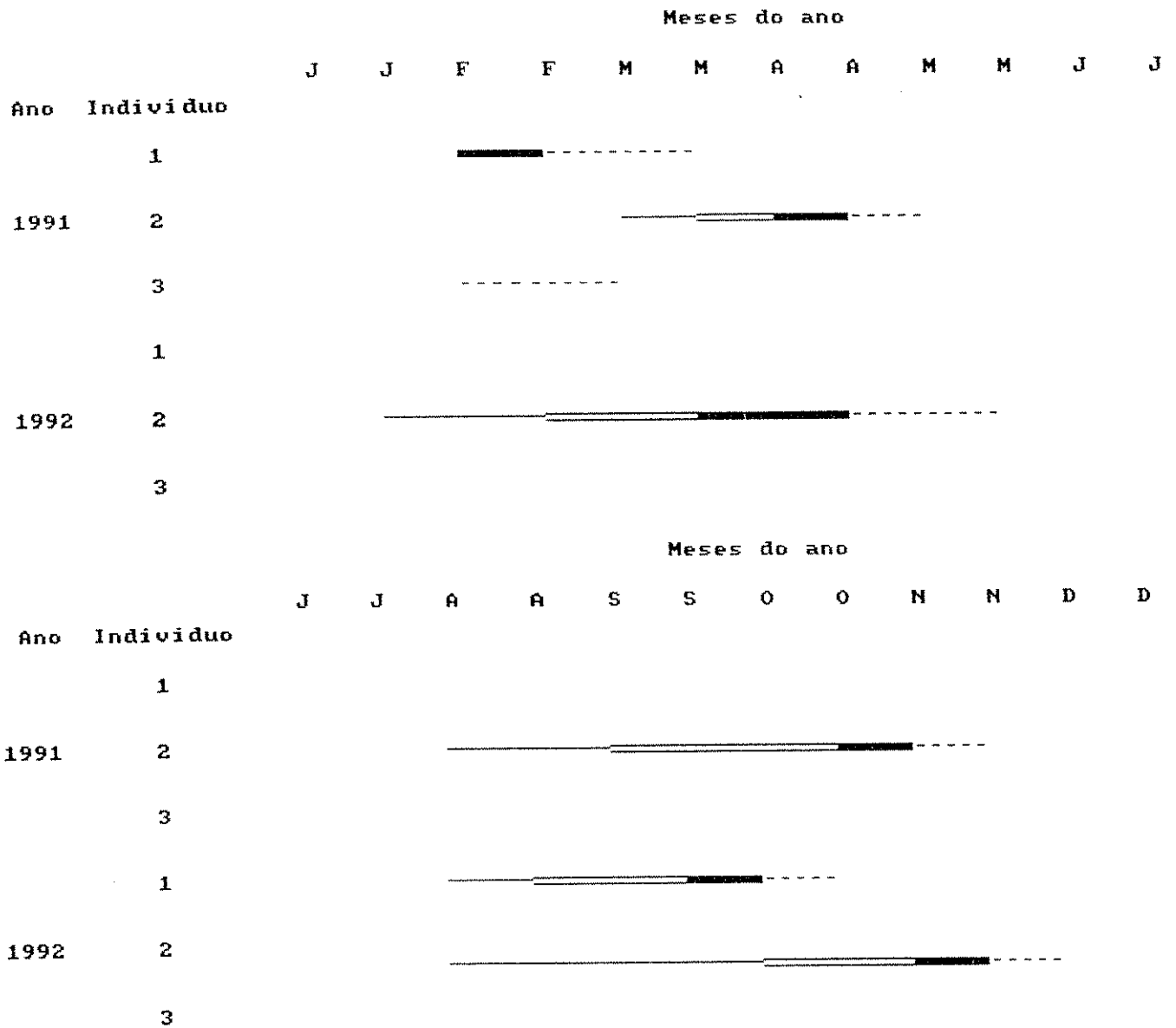


Figura 5. Fenologia reprodutiva de *Ficus glabra* na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP, de janeiro de 1991 a dezembro de 1992.

Legenda: Fases A e B (pre-floral e floral) —————
 Fase C (interfloral) =====
 Fase D (masculina) =====
 Fase E (pos-floral) -----

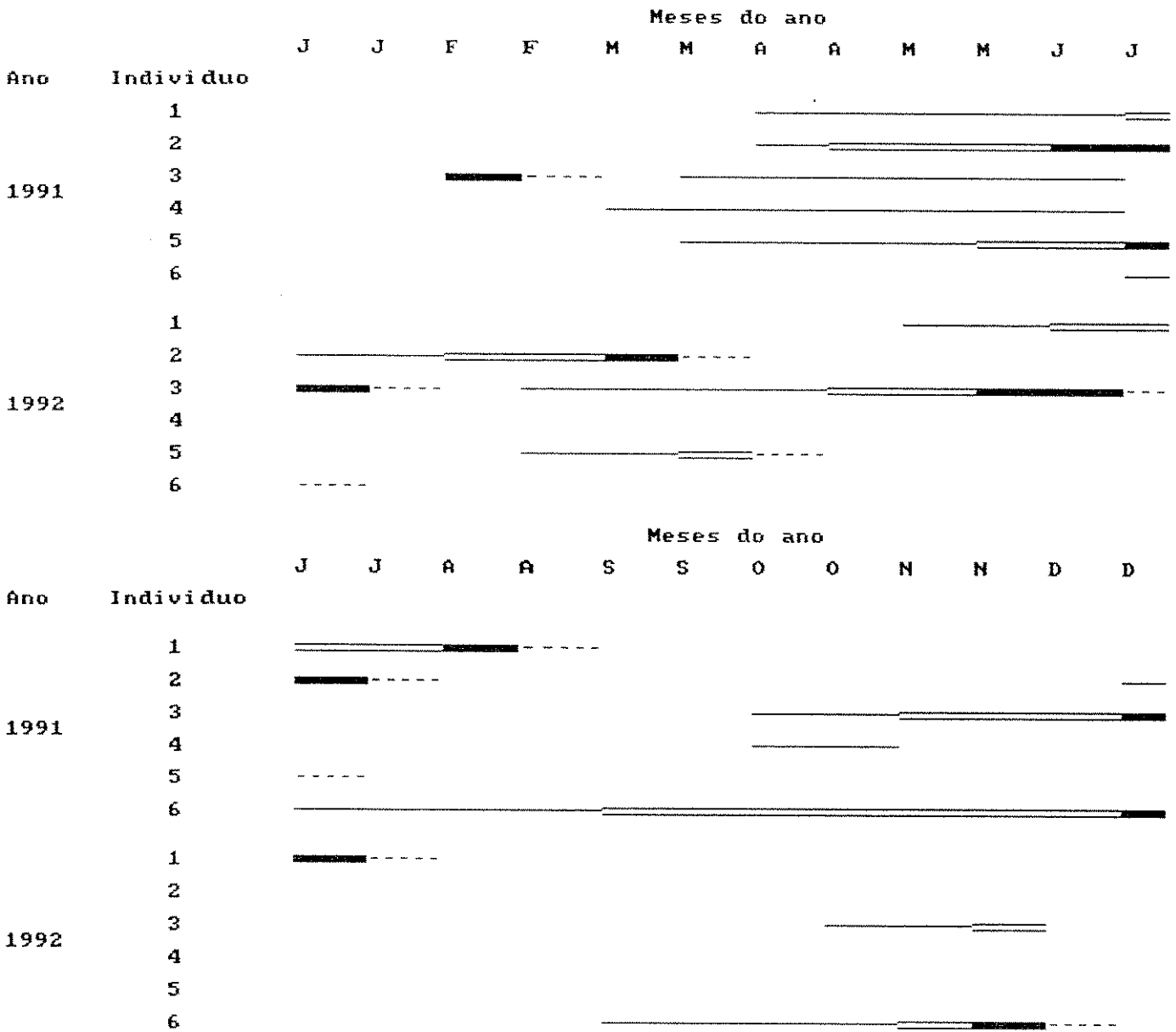


Figura 6. Fenologia reprodutiva de *Ficus enormis* na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP, de Janeiro de 1991 a dezembro de 1992.

Legenda: Fases A e B (pre-floral e floral) —————
 Fase C (interfloral) = = = = =
 Fase D (Masculina) —————
 Fase E (pos-floral) - - - - -

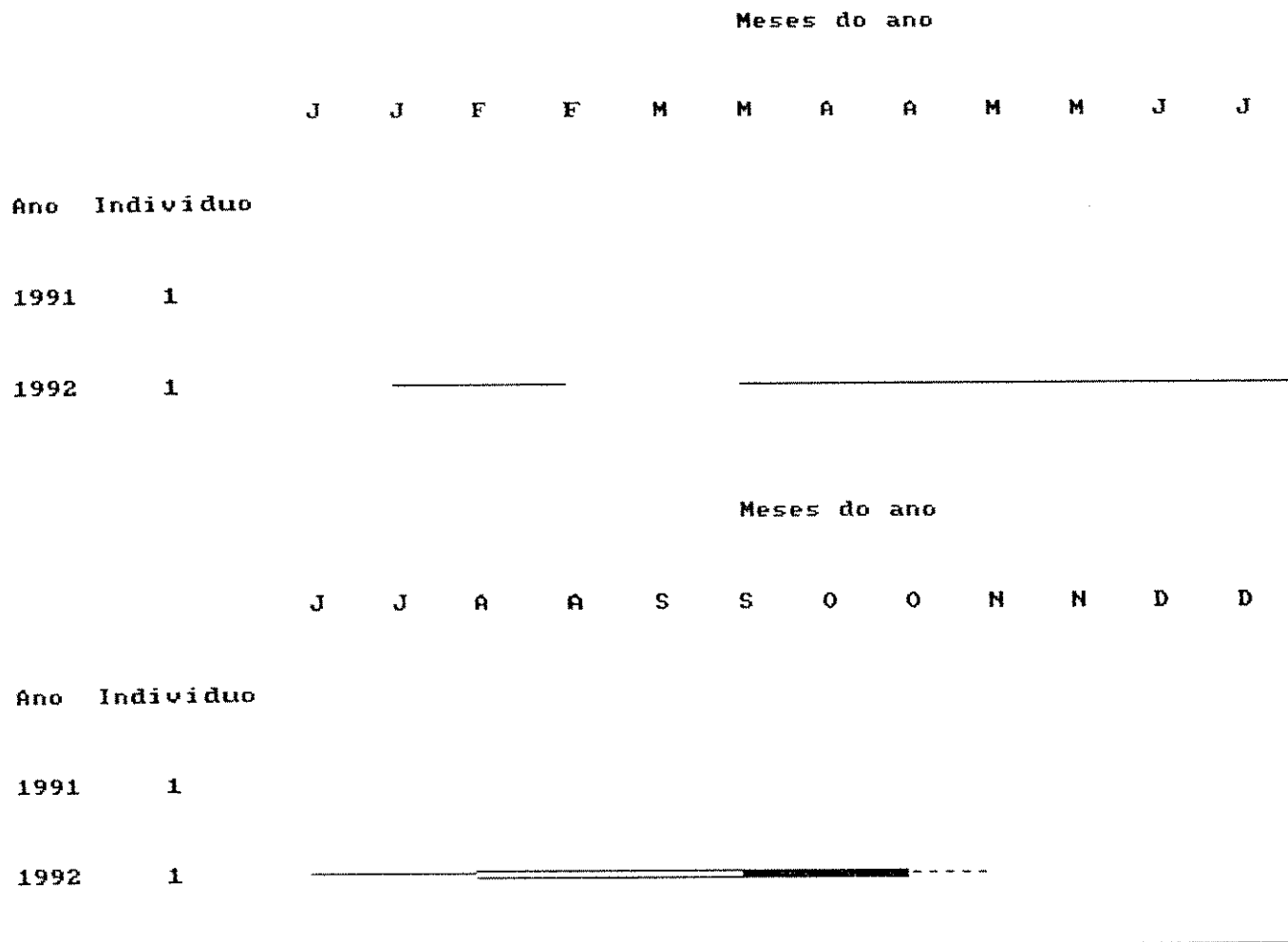


Figura 7. Fenologia reprodutiva de *Ficus guaranitica* na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP, de janeiro de 1991 a dezembro de 1992.

Legenda: Fases A e B (pre-floral e floral) —————
 Fase C (interfloral) = = = = =
 Fase D (masculina) **—————**
 Fase E (pos-floral) - - - - -

Ficus glabra apresentou dois períodos de floração e frutificação ao longo do ano (Figura 5). Não houve formação de sicônios nos meses mais secos e frios (junho e julho). Não há correlação significativa entre a produção de sicônios e a pluviosidade ($r = -0,13$), e entre os indivíduos de F. glabra que possuíam sicônios na fase D e a pluviosidade ($r = 0,23$), e a temperatura média ($r = 0,23$).

Ficus enormis apresentou padrão de floração ininterrupto entre todos os indivíduos (Figura 6). A produção de sicônios não teve correlação significativa com a pluviosidade ($r = 0,02$) ou com a temperatura média ($r = 0,04$). A produção de sicônios maduros (fases D e E) não apresentou correlações com a pluviosidade ($r = -0,24$) e com a temperatura média ($r = 0,26$).

Ficus guaranitica apresentou duas produções de sicônios, uma delas abortada e outra, no mesmo ano, do final de março a meados de outubro (Figura 7). Como este foi o único episódio reprodutivo desta espécie, não foi possível fazer comparações. O indivíduo desta espécie de figueira, presente na Reserva, não produziu sicônios em 1991.

Uma característica da fenologia das figueiras é a ocorrência de abortos totais de sicônios em alguns episódios reprodutivos, ou seja, todos os sicônios eram abortados antes da maturação. Os abortos foram verificados em F. luschnathiana (floração de outubro a dezembro de 1992 no indivíduo 1 e fevereiro a junho de 1992 no indivíduo 2); em F. enormis (floração de março a junho de 1991 no indivíduo 3; e de março a junho e de outubro a novembro de 1991 no indivíduo 4); e em F. guaranitica (floração de janeiro a fevereiro de 1992). Nas quinzenas em que os sicônios foram abortados, ocorreram os dias mais frios do mês. Assim, em 1991, a

temperatura mínima observada em junho ocorreu na 2ª quinzena (temperatura mínima de 9,8°C, sendo a temperatura média do mês de 19,7°C), e em novembro ocorreu na 1ª quinzena (mínima de 14,8°C, média mensal de 24,4°C). Em 1992, na primeira quinzena de janeiro ocorreu o dia mais frio do mês (17°C, média mensal de 24,1°C), assim como ocorreram nas primeiras quinzenas de junho (10,6°C, média mensal de 20,7°C) e de dezembro (14,2°C, média mensal de 23,7°C). Estes abortos ocorreram em sicônios de fase A (pré-floral), antes da entrada da vespa polinizadora.

Alguns sicônios são abortados em praticamente todos os episódios reprodutivos, que caem alguns dias após a chegada das vespas polinizadoras. Não havia vespas polinizadoras em 98,5% dos sicônios abortados de Ficus enormis (n = 65 sicônios); em Ficus luschnathiana (n = 70 sicônios) 85,7% dos sicônios abortados não possuíam vespas; e em 93,1% dos sicônios abortados de F. glabra não entraram vespas (n = 58) (Tabela 2). Esta observação foi testada experimentalmente, isolando-se sicônios receptivos de F. luschnathiana (n = 50) e de Ficus enormis (n = 50) para prevenir a entrada das vespas polinizadoras ou oviposição de parasitas. Verificou-se que todos os sicônios isolados foram abortados alguns dias após a chegada das vespas polinizadoras.

Distribuições de frequência mostraram que o estágio fenológico mais frequente das figueiras foi o de ausência de sicônios (variando de 30,2% a 95,3% do tempo de estudo).

Tabela 2. Sicônios abortados em condições naturais nas espécies de figueiras estudadas na Reserva de Santa Genebra.

Espécie da figueira	Número total de sicônios	Número de sicônios sem vespas
<u>Ficus luschnathiana</u>	70	60
<u>Ficus enormis</u>	65	64
<u>Ficus glabra</u>	58	54

3.2. ESTRUTURA DOS SICONIOS

Como é característico para o gênero, todas as espécies de figueiras estudadas apresentam inflorescências tipo sicônio. As paredes destes são espessas e contínuas, com exceção de uma região formada por brácteas superpostas chamada de ostíolo. As espécies estudadas são todas monóicas, ou seja, os sicônios encerram no seu interior flores de sexos separados, femininas e masculinas. Ocorre sempre a produção de dois tipos de flores femininas: longistilas, ou seja, apresentam estilete longo e pedúnculo curto, e brevistilas, que possuem estilete curto e pedúnculo maior. As flores femininas que desenvolveram sementes geralmente eram longistilas, enquanto as galhadas, ou seja, as

que receberam um ovo da vespa polinizadora, eram geralmente brevistilas. Porém, ocorreram flores longistilas galhadas e flores brevistilas com sementes em todas as espécies, além de diversos ovários nos quais não se desenvolveram nem sementes nem larvas. Pelo fato das flores femininas ocorrerem muito próximas entre si no sicônio, seus estigmas formam uma plataforma única, o sinstigma. O sinstigma é regular em Ficus glabra e F. enormis, sendo irregular em F. luschnathiana. Os ovários preenchem quase todo o interior do sicônio, permanecendo somente uma pequena cavidade central.

A seguir é descrita a estrutura dos sicônios de cada espécie:

Ficus luschnathiana: os sicônios são geminados e formados nas axilas das folhas. São sésseis ou o pedúnculo é bastante reduzido, possuem ostíolo crateriforme, e são de cor esverdeada nas fases A, B e C, tornando-se avermelhados ao final da fase D. As dimensões das fases B e D são apresentadas na Tabela 3. Os números de flores femininas que desenvolvem sementes, de flores femininas nas quais se desenvolve a prole das vespas e de flores masculinas estão apresentadas na Tabela 4. As flores femininas amadurecem e estão receptivas ao final da fase A. As flores masculinas, que somente amadurecem no final da fase C, estão dispostas aleatoriamente entre as flores femininas, e são constituídas por um filete espesso com uma antera, que se abre por deiscência longitudinal expondo os grãos de pólen que são brancos e úmidos, e que ficam aderidos uns aos outros.

Ficus glabra: apresenta sicônios globosos, de pedúnculo reduzido, ostíolo apiculado, coloração esverdeada com máculas brancas nas fases A, B e C, passando a marrom-avermelhado no

final da fase D. A largura e o comprimento dos sicônios nas fases B e D são apresentados na Tabela 3. A quantidade de flores femininas e masculinas são apresentadas na Tabela 4. As demais características são semelhantes ao descrito para F. luschnathiana.

Ficus enormis: possui sicônios geminados e axilares, globosos de ostíolo apiculado, coloração esverdeada com máculas brancas nas fases A, B e C, passando a marrom-avermelhado ao final da fase D. As dimensões são apresentadas na Tabela 3, e o número de flores femininas e masculinas estão na Tabela 4. As flores femininas e masculinas têm características semelhantes aos das espécies anteriormente descritas.

Tabela 3. Dimensões dos sicônios em centímetros (média \pm desvio-padrão) das espécies de figueiras estudadas na Reserva de Santa Genebra (N = 50 sicônios analisados por fase).

Espécie	Fase do sicônio	Largura		Comprimento	
		\bar{x}	DP	\bar{x}	DP
<u>F. luschnathiana</u>	B	11,2 \pm 0,8		10,9 \pm 0,7	
	D	17,8 \pm 1,3		14,8 \pm 1,0	
<u>F. glabra</u>	B	9,7 \pm 1,8		9,0 \pm 1,2	
	D	15,9 \pm 1,5		15,6 \pm 2,0	
<u>F. enormis</u>	B	13,3 \pm 0,8		12,8 \pm 0,5	
	D	17,4 \pm 2,6		14,6 \pm 1,4	

Tabela 4. Número de flores masculinas, femininas que desenvolvem sementes, e femininas que abrigam larvas da vespa polinizadora nas espécies de figueiras estudadas (média \pm desvio-padrão) (N = 10 sicônios analisados para cada espécie de figueira).

Espécie	Flores femininas com sementes		Flores femininas com larvas		Flores masculinas	
	\bar{x}	DP	\bar{x}	DP	\bar{x}	DP
<u>F. luschnathiana</u>	185,8 \pm 11,7		127,3 \pm 7,3		25,1 \pm 3,2	
<u>F. glabra</u>	178,2 \pm 8,5		256,6 \pm 22,9		41,3 \pm 12,4	
<u>F. enormis</u>	199,0 \pm 34,9		281,3 \pm 32,3		69,8 \pm 16,1	

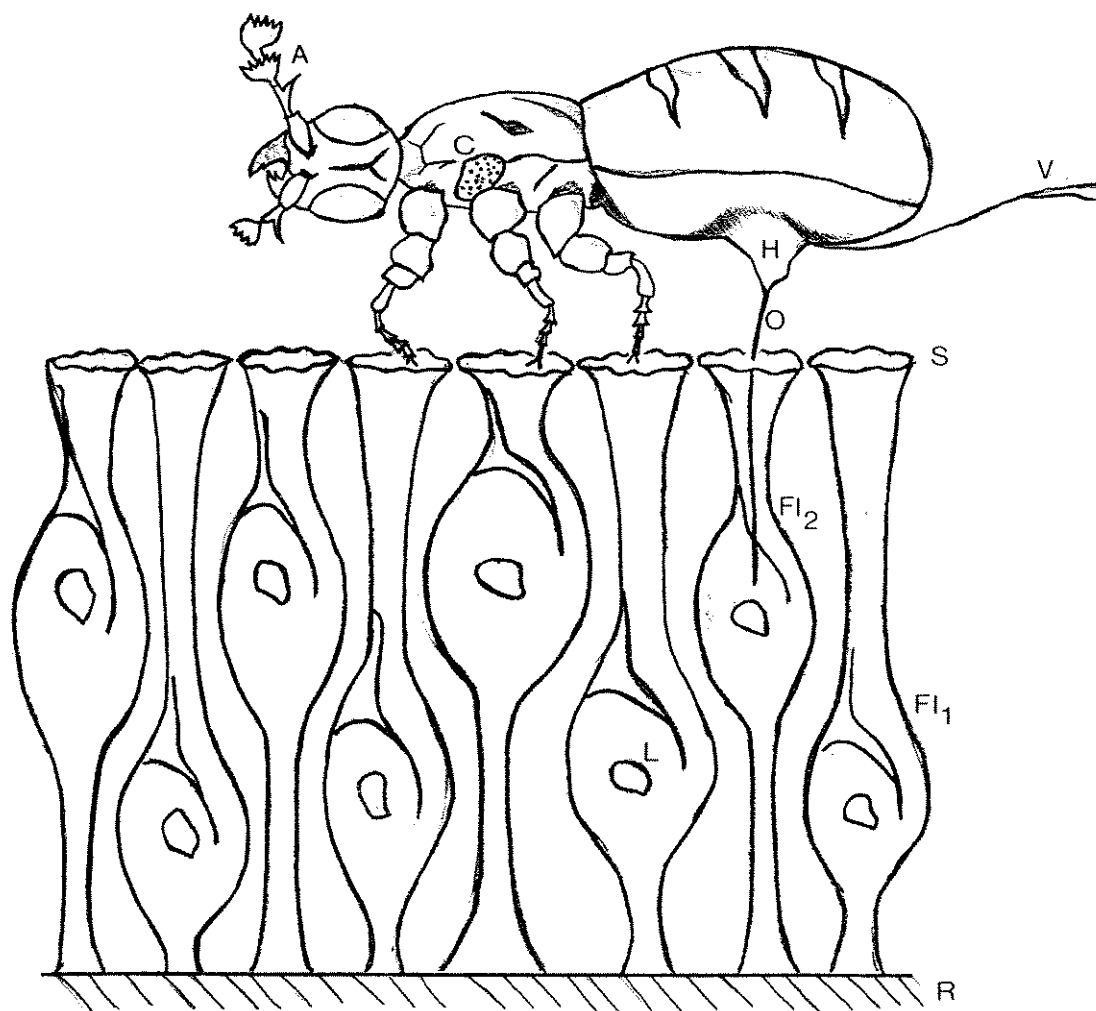


Figura 8. Oviposição e polinização de *Pegoscapus* sp. em flores femininas de sicônio na fase floral. Legenda: R = receptáculo, Fl₁ = flor feminina longistila, Fl₂ = flor feminina brevistila, L = óvulo, S = superfície de estigmas (sinstigma), O = ovipositor, H = hipopigio, V = valvas do ovipositor, C = cavidade com grãos de pólen, A = antena com espinho no segundo segmento.

3.3. POLINIZAÇÃO

Nas figueiras, as flores masculinas desenvolvem-se após as flores femininas (protoginia). Portanto, os sicônios das figueiras dependem da polinização cruzada para desenvolver sementes. Os sicônios de *F. enormis* e *F. luschnathiana*, que foram isolados para prevenir a entrada das vespas polinizadoras, não se desenvolveram, ou seja, não há agamospermia nestas duas espécies.

Nas espécies de figueiras estudadas, a polinização é feita por vespas do gênero *Pegoscapus* Cameron (cf. Boucek 1993, Wiebes 1986a), sendo etodinâmica (cf. Galil 1973a), isto é, as vespas polinizadoras depositam o pólen nas flores femininas e coletam pólen das flores masculinas de maneira ativa.

O ciclo de polinização (Figura 3) e o comportamento das vespas polinizadoras são descritos a seguir de forma geral para as espécies estudadas, pois não foram verificadas diferenças significativas no comportamento de polinização das vespas.

Fase pré-floral (A): os sicônios apresentam as brácteas do ostíolo muito justapostas entre si, o receptáculo é esverdeado e firme. Se danificado, o sicônio secreta um látex branco. Não foram encontrados insetos no interior de sicônios nesta fase. Ao final da fase A as flores femininas já estão receptivas;

Fase floral (B): esta fase tem a duração de um a três dias. As vespas polinizadoras (fundadoras), chegam à figueira com sicônios receptivos, pousam e deslocam-se sobre a parte externa, tateando a superfície com a antena. Após alguns minutos, as vespas param sobre o ostíolo, onde permanecem por até alguns minutos. A seguir, as vespas entram no sicônio ou voam.

As vespas para entrar no sicônio, encostam a cabeça na escama externa do ostíolo e fazem movimentos ténues com a cabeça, forçando sua passagem pela borda da escama, após esta ser ligeiramente deslocada. No segundo segmento antenal dessas vespas há uma evaginação da cutícula em forma de espinho (ver Figura 8), sendo possível que esta estrutura seja a responsável pelo deslocamento da escama. Após alguns minutos, a vespa introduz a parte anterior da cabeça abaixo dessa escama, comprime seu corpo contra a superfície do figo flexionando as pernas e rapidamente entra no sicônio pelo ostíolo. As asas, dispostas paralelamente ao eixo longitudinal do corpo, geralmente são destacadas durante a passagem da vespa pelo ostíolo, assim como algumas vezes também são destacados segmentos antenais. Às vezes, uma ou duas das quatro asas podem permanecer nas vespas que entram no figo. A passagem pelo ostíolo demora de dois a quinze minutos. Provavelmente, a cabeça e as mandíbulas ajudam as vespas a se locomoverem entre as escamas do ostíolo. As vespas conseguem entrar na maioria dos sicônios. Porém, algumas vespas são encontradas mortas entre as brácteas do ostíolo.

No interior do sicônio, as fêmeas parecem lentas e praticamente não tateiam com as antenas a superfície estigmática. O abdômen da vespa fundadora é comprimido lateralmente, protraindo o hipopígio (Figura 8). O ovipositor, fino e de coloração marrom-clara, mede quase o comprimento do corpo da vespa ao ser totalmente protraído. A vespa desloca-se sobre a superfície estigmática tocando-a com a ponta do ovipositor, ainda não totalmente protraído. Num dado momento, a vespa pára e movimentando o abdômen e o ovipositor horizontalmente, abaixando-os e levantando-os. A seguir, ao ser introduzido no estilete de uma

flor feminina, o ovipositor é totalmente protraído, a fim de alcançar o ovário. Os movimentos para cima e para baixo com o corpo e o ovipositor são repetidos algumas vezes e depois cessam. A seguir, a vespa inicia uma compressão lateral da parte inferior do abdômen, que dura alguns segundos. Com o ovipositor ainda no estilete, a vespa encontrada nos figos de F. luschnathiana abaixa a cabeça e agarra a superfície estigmática com as mandíbulas. As vespas encontradas em F. glabra e F. enormis não se agarram à superfície estigmática. A seguir, a vespa levanta as pernas anteriores e as dirige para as cavidades onde estão os grãos de pólen. A porção terminal das pernas possui uma estrutura chamada arólio, cuja cutícula é expandida em forma de leque. Na porção mediana do tórax (mesotórax) existem cavidades com formato de meio-círculo, repletas de grãos de pólen (Figura 9a). Cada perna retira o pólen da cavidade do lado correspondente, ou seja, a perna direita da cavidade direita, e a esquerda da cavidade esquerda. Após três a cinco movimentos de retirada de pólen, as vespas passam os arólios na porção basal do hipopígio, onde aderem grãos de pólen. A seguir, a vespa levanta a cabeça para a posição horizontal em relação à superfície do sicônio, e o ovipositor é por várias vezes protraído e recolhido do estilete. O pólen, localizado no hipopígio, adere à superfície dos estigmas. A seguir, o ovipositor é recolhido e a vespa se desloca um pouco na cavidade do sicônio, contatando outras superfícies estigmáticas. Em vespas fixadas e coradas, há grãos de pólen aderidos nas extremidade das pernas anteriores. Além disso, há grãos de pólen aderidos em reentrâncias abaixo do tórax, nas cerdas abaixo das mandíbulas e das pernas, e na porção superior do ovipositor. Estes grãos são, provavelmente, também utilizados

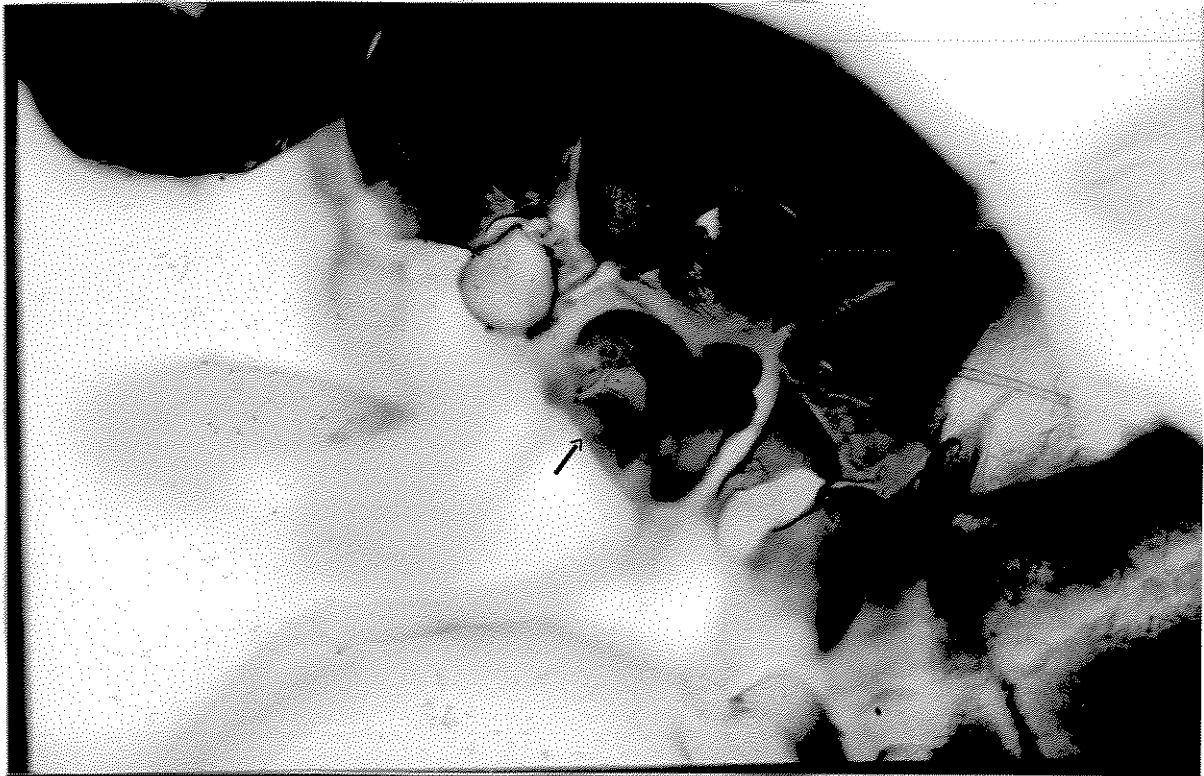
na polinização das flores do sicônio, pois, à medida que a vespa se desloca no interior do figo, eles podem aderir aos estigmas.

Após algumas oviposições, a vespa inicia uma sequência comportamental de limpeza do corpo. Nesta ocasião, o ovipositor é recolhido, o abdômen descomprime-se e o hipopígio retorna à posição paralela ao abdômen. As pernas posteriores limpam o abdômen lateralmente por duas ou três vezes e são esfregadas a seguir na porção superior do ovipositor. As pernas anteriores limpam a cabeça e o tórax, e novamente são passadas na parte superior do ovipositor. Os movimentos descritos são menos coordenados na vespa polinizadora de F. glabra, fato que não ocorre nos movimentos das de F. enormis e F. luschnathiana.

Após uma a duas horas de oviposição e polinização, a vespa fundadora pára de se movimentar e, a seguir, tomba de lado sobre o sinstigma. Os movimentos da cabeça e das pernas diminuem lentamente, ao fim dos quais a vespa provavelmente morre (Figura 9b). Em condições naturais, o período total que as vespas permanecem vivas é ca. de quatro a seis horas após a entrada no sicônio.

Mais de uma vespa pode ocorrer num mesmo sicônio. Neste caso, os comportamentos de polinização e oviposição são semelhantes aos anteriormente descritos para apenas uma vespa.

Em F. luschnathiana apenas uma vespa fundadora entrou por sicônio em 90% das observações (n = 100). Porém, às vezes entram duas ou três vespas. Nos sicônios de F. enormis, a quantidade de vespas que entra por sicônio é $2,8 \pm 2,0$ ($\bar{x} \pm DP$, n = 100) e em F. glabra é de $2,5 \pm 1,8$ ($\bar{x} \pm DP$, n = 30).



a



b

Figura 9a. Fêmea de *Pegoscapus* sp., ao microscópio, com cavidade torácica repleta de grãos de pólen (seta).

Figura 9b. Sicônio na fase C (interfloral), mostrando a disposição das flores femininas. As setas mostram: uma vespa polinizadora morta, e o ostiolo.

Fase interfloral (C): no início desta fase as flores femininas ainda estão receptivas. Três a quatro dias após a entrada das vespas no sicônio, sua cavidade é preenchida por um líquido incolor e inodoro (Figura 9b), que diminui até secar nas semanas subsequentes, o que ocorre simultaneamente com a eclosão da prole da vespa. Os machos nascem poucos dias antes da eclosão das fêmeas, ainda na presença de pequena quantidade de líquido. Sicônios de Ficus enormis (n = 30), F. glabra (n = 12) e F. luschnathiana (n = 3) abortados nesta fase, não apresentavam vespas e nem o líquido incolor, mas havia hifas de fungos em desenvolvimento. Em alguns sicônios de F. enormis (n = 8) que continham vespas, mas não possuíam o líquido incolor, também ocorria o desenvolvimento de fungos por todo o interior do sicônio e envolvendo a vespa morta.

A fase C é a de maior duração do ciclo (Tabela 1), e nela os embriões das sementes se desenvolvem, assim como os imaturos da prole da vespa fundadora.

Fase masculina (D): para eclodir, os machos utilizam as mandíbulas para perfurar um orifício no ovário em que se desenvolveram. Imediatamente após a sua eclosão, deslocam-se vagarosamente, e procuram localizar os ovários das flores onde se encontram as vespas fêmeas (Figura 10a). Uma vez localizada a fêmea não eclodida, o macho faz um pequeno orifício, com auxílio das mandíbulas, na parede do ovário. A seguir, o macho introduz seu longo abdômen pelo orifício a fim de fertilizar a fêmea. Assim, a cópula ocorre enquanto as fêmeas ainda estão nos ovários das flores, isto é, antes de sua eclosão. Após a cópula, que dura de segundos a poucos minutos, o macho desloca-se vagarosamente retirando o abdômen do ovário. O mesmo macho procura outro ovário

e repete o comportamento de cópula. Em algumas ocasiões, o macho permanece imóvel no sicônio.

A maturação das flores masculinas ocorre simultaneamente com a eclosão das vespas fêmeas. A fêmea fecundada e ainda no ovário, alarga com auxílio de sua mandíbula o orifício iniciado pelo macho. Lentamente, com auxílio de suas pernas dianteiras, a fêmea sai do ovário e imediatamente dirige-se para uma antera cujo pólen está disponível (Figura 10b). A vespa permanece sobre a antera e, com movimentos da cabeça, alarga um pouco mais a abertura desta. Para conseguir isto a vespa, aparentemente, utiliza os dois primeiros segmentos antenais, que são mais robustos e possuem uma estrutura em forma de espinho. A seguir, a vespa coleta pólen com movimentos alternados das pernas dianteiras. A coleta e o armazenamento do pólen são feitos do seguinte modo: a perna esquerda coleta pólen com auxílio do arólio; a seguir move-se em direção ao corpo da vespa e deposita o pólen em uma pequena cavidade na parte ventral da coxa da perna direita. Esta cavidade tem na borda uma fileira de cerdas que auxiliam na retirada do pólen da perna esquerda. Em seguida, esta fileira de cerdas é passada na cavidade do mesotórax, onde o pólen é armazenado (Figura 9a). Após o término desta sequência de movimentos pela perna esquerda, a perna direita repete-a de modo semelhante. A vespa realiza seis a doze sequências de movimentos de coleta de pólen alternando as pernas. Ao final dessas sequências, verifica-se que certa quantidade de pólen foi retirada da antera. Após a coleta de pólen, a vespa inicia a limpeza do corpo; passa as pernas dianteiras na cabeça e no tórax, as pernas medianas no tórax e nas asas e as posteriores no abdômen.

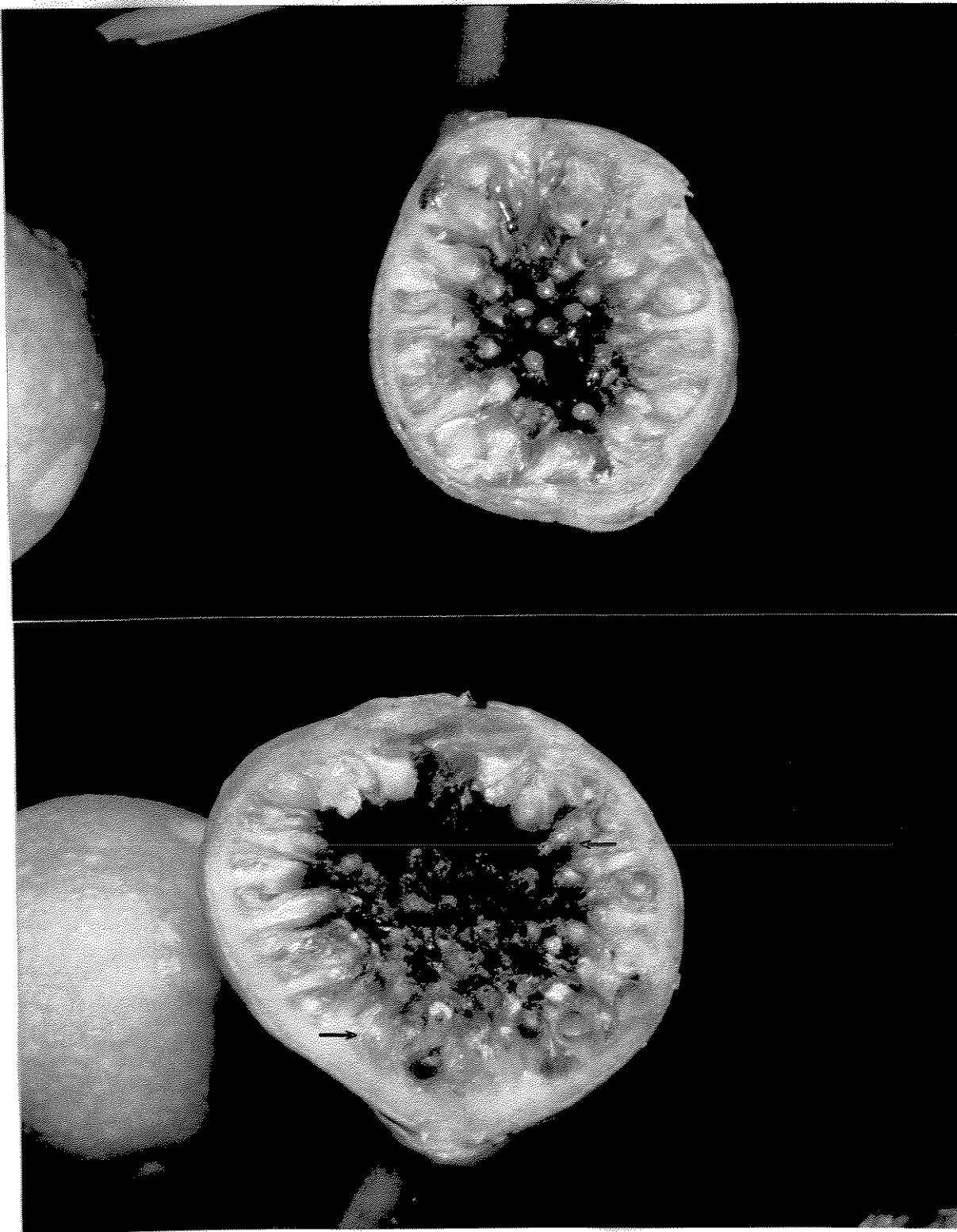


Figura 10a. Sicônio em início de fase D (masculina), mostrando machos da vespa *Pegoscapus* sp.

Figura 10b. Sicônio em fase masculina, mostrando fêmeas de *Pegoscapus* sp. coletando pólen. As setas mostram: vespa dentro de ovário de flor feminina brevistila, e aquênio no ovário de flor feminina longistila.

Alguns machos utilizam as mandíbulas para furar a parede do sicônio, próximo ao ostíolo ou na região lateral do figo, produzindo um orifício. Em Ficus luschnathiana, o orifício foi feito na borda do ostíolo (15% dos sicônios) ou no centro do ostíolo (85% dos sicônios) (n = 610). Em 57% dos sicônios de F. enormis o orifício foi feito na borda do ostíolo (n = 350), e em 42% na região lateral do figo. Em Ficus glabra praticamente todos os sicônios apresentavam o orifício na região lateral (99,95%, n = 50). Geralmente, mais de um macho participa da confecção do orifício na parede do sicônio. Em alguns sicônios foram observados dois orifícios.

Imediatamente após a confecção do orifício, as vespas fêmeas carregadas de pólen saem, uma a uma, pelo orifício. Após a saída, várias fêmeas permanecem sobre os sicônios durante alguns segundos, e depois voam. Em todas as ocasiões que foi observada a saída das vespas do sicônio, as fêmeas de Pegoscapus sp. saem primeiro e, logo após, as fêmeas das vespas sicófilas parasitas (não polinizadoras) também abandonam o sicônio. Não foram encontradas vespas parasitas em sicônios de F. luschnathiana. Em Ficus enormis, saíram $109,8 \pm 30,6$ fêmeas de Pegoscapus sp., $30,5 \pm 20,5$ fêmeas de vespas parasitas, e $18,7 \pm 5,1$ machos de Pegoscapus sp. ($\bar{x} \pm DP$) (n = 10). Os machos geralmente morrem sem abandonar os sicônios.

Figos na fase D apresentam aquênios bem desenvolvidos, de cor marrom-amarelada, duros e rodeados por uma camada mucilaginosa hialina (Figura 10b).

Fase pós-floral (E): no início desta fase os sicônios possuem ovários vazios, de onde saíram as vespas machos e fêmeas, alguns ovários com vespas que não eclodiram, e estão mortas ou

morrerão a seguir, e ovários com sementes. Os figos ainda apresentam coloração esverdeada e não exalam odor. Após a saída das vespas, os sicônios tornam-se cada vez mais macios e adocicados, e possuem um odor característico. Quando estão maduros, os sicônios de F. luschnathiana mudam a coloração para vermelho, enquanto nas duas outras espécies eles tornam-se arroxeados. Sobre figos nesta fase, e outros maduros caídos ao solo, foram observadas várias espécies de Diptera, Coleoptera, abelhas Meliponinae (jataí e arapuás) e himenópteros (Vespidae, Sphecidae e Formicidae), provavelmente se alimentando da polpa do figo e dos frutos.

3.4. PREDACÃO E DISPERSÃO DE SEMENTES

Em todas as espécies ocorreu perda de frutos na fase C devido a predação por vertebrados. Em F. enormis e F. glabra o macaco bugio (Alouatta fusca) consumiu sicônios imaturos. A perda de sicônios foi estimada em ca. de 1% da produção total de figos.

A predação mais intensa ocorreu no primeiro episódio reprodutivo do indivíduo de F. guaranítica, que em junho de 1992 floresceu pela primeira vez, durante a fase C (interfloral). Nesta ocasião a figueira produziu 1.452 sicônios. O periquito tuim visitou a árvore oito vezes ao longo de quatro dias, sempre aos pares. As aves pousavam em um ramo da figueira e bicavam o sicônio mais próximo retirando um pedaço. Mastigavam por dois a dez segundos, deixando cair pedaços, pegavam outro naco do sicônio, até consumi-lo inteiramente. Os periquitos destruíram 422 sicônios imaturos, ou seja ca. 1/3 da produção. As sementes contidas nas fezes caídas ao solo e as coletadas nos restos

mastigados pelos periquitos não germinaram. Os sicônios que não eram consumidos totalmente pelos periquitos permaneciam na árvore por algum tempo sendo visitados por uma espécie de vespa (Vespidae ou Sphecidae), e várias formigas (Crematogaster spp., Camponotus crassus, e Pachycondyla villosa). Foi observado que algumas destas saíam dos sicônios com vespas nas mandíbulas.

Tabela 5. Animais que consomem sicônios das figueiras da Reserva de Santa Genebra.

Espécie de <u>Ficus</u>	Espécie de frugívoro	Número de visitas
<u>F. luschnathiana</u>	AVES	
	<u>Thraupis sayaca</u> (sanhaço)	63
	<u>Pitangus sulphuratus</u> (bem-te-vi)	32
	<u>Turdus leucomelas</u> (sabiá)	30
	<u>Dacnis cayana</u> (saí-azul)	28
	<u>Tangara cayana</u> (saíra-cabocla)	16
	<u>Euphonia chlorotica</u> (vivi)	14
	<u>Vireo olivaceus</u> (juruviara)	8
	<u>Ramphocelus carbo</u> (pipira)	8
	<u>Megarrhincus pitangua</u> (bico chato)	6
	<u>Forpus xanthopterygius</u> (tuim)	3
	MAMÍFEROS	
	<u>Cebus apella</u> (macaco prego)	3
	<u>Artibeus lituratus</u> (morcego)	4
	<u>Sturnira lilium</u> (morcego)	4
	<u>Platyrrhinus lineatus</u> (morcego)	6

Tabela 5 - continua^{eão}.

<u>F. glabra</u>	AVES	
	<u>Ramphastos toco</u> (tucano)	5
	<u>Pionus maximiliani</u> (maritaca)	2
	MAMIFEROS	
	<u>Alouatta fusca</u> (bugio)	15
	<u>Cebus apella</u> (macaco prego)	6
<hr/>		
<u>F. enormis</u>	AVES	
	<u>Forpus xanthopterygius</u> (tuim)	2
	MAMIFEROS	
	<u>Cebus apella</u> (macaco prego)	5
	<u>Alouatta fusca</u> (bugio)	4
	<u>Platyrrhinus lineatus</u> (morcego)	6
	<u>Artibeus lituratus</u> (morcego)	2
<hr/>		

Os sicônios maduros de Ficus luschnathiana foram consumidos principalmente por aves, mas também por morcegos e macacos; os de Ficus glabra foram consumidos por macacos bugio e prego, morcegos e por aves como tucano e maritaca; os de Ficus enormis foram consumidos pelo macaco prego e o bugio, morcegos e um periquito (Tabela 5). Como o amadurecimento dos sicônios ocorre somente após a saída das vespas, estas não são consumidas pelos animais que se alimentam dos sicônios maduros.

O comportamento alimentar das aves ao consumir sicônios é semelhante nas espécies observadas: a ave se aproxima da figueira e pousa em um ramo com sicônios maduros, com auxílio do bico arrancam pedaços da polpa, ingerindo-os a seguir. Algumas aves grandes, como o tucano Ramphastos toco, podem engolir o sicônio sem mastigar. Após ingerir um fruto, a ave pode consumir outro sicônio ou abandonar a figueira. As aves, de modo geral, permaneceram na árvore de um a dez minutos.

O comportamento das espécies de morcegos durante a retirada e o consumo dos figos maduros também é semelhante. O morcego se aproxima da figueira com sicônios maduros e, em vôo, retira um figo. A seguir o morcego pode ingerir o figo pousado num ramo ou levá-lo para outro local. Alguns morcegos podem pousar rapidamente no ramo da figueira para retirar o sicônio.

O macaco-prego (Cebus apella) ao visitar uma figueira geralmente se aproxima sozinho, embora o seu bando esteja forrageando nas proximidades da figueira. Empoleirado num ramo, pega um sicônio e ingere-o, repetindo este processo até se alimentar de algumas dezenas de figos. Outros indivíduos do bando podem se aproximar da figueira e também se alimentar dos sicônios. As visitas do bugio (Alouatta fusca) à uma figueira são bem mais demoradas do que a do macaco-prego, que é entre cinco e trinta minutos. Todos os indivíduos do bando se aproximam da figueira e, empoleirados nos ramos, pegam os sicônios e os ingerem. O bando pode permanecer na árvore de uma a três horas, e muitas vezes os macacos defecam as sementes sob a própria árvore.

Em E. glabra, os figos maduros não consumidos caem ou são derrubados durante os episódios alimentares dos macacos. Tanto os figos maduros caídos intactos quanto os frutos que se encontram

nas fezes de macacos, são carregados por formigas saúvas (Atta sexdens), e por Pheidole sp. (Formicidae). As saúvas perdem algumas sementes ao longo do trajeto até o formigueiro. O transporte de sementes por formigas também ocorreu em F. enormis e em F. luschnathiana.

As fezes do bugio, repletas de sementes da figueira em que está se alimentando, também são utilizadas por várias espécies de Diptera, Coleoptera, Lepdoptera e formigas, provavelmente como fonte alimentar.

3.5. GERMINAÇÃO DE SEMENTES

A germinação das sementes (aquênios) de Ficus luschnathiana, tanto as retiradas manualmente dos sicônios da fase E quanto as que passaram pelo tubo digestivo de frugívoros não apresentaram diferença significativa na taxa de germinação (Tabela 6). Porém, as sementes tiveram baixa taxa de germinação quando deixadas em escuridão total, umidade inconstante ou semeadas em meio contendo benzilpenicilina (Tabela 6). Resultados semelhantes foram encontrados nos testes de germinação feitos com sementes de F. glabra (Tabela 7). Testes de germinação preliminares feitos com sementes de F. enormis, no entanto, indicaram diferença na taxa de germinação entre as sementes retiradas manualmente dos figos na fase E e as sementes defecadas por bugios (Alouatta fusca). Assim, o número de sementes por repetição foi aumentado para 1.000, e foi confirmada esta diferença estatisticamente significativa ($X^2 = 322,3$, g.l. = 1, $P < 0,001$) (Tabela 8).

Tabela 6. Taxa de germinação de sementes de Ficus luschnathiana submetidas a vários tratamentos, semeadas em papel de filtro umedecido com água destilada, e em condições naturais de iluminação e temperatura.

Tratamento	n	germinação (%)	χ^2	P
Controle	150	77		
Umedecimento irregular	100	1	140,4	<0,01
Defecadas por morcegos	50	68	1,7	0,18
Defecadas por aves	100	79	0,1	0,75
Meio esterilizado	100	33	58,1	<0,01
Escuridão total	100	1	140,4	<0,01

Tabela 7. Taxa de germinação de sementes de Ficus glabra submetidas a vários tratamentos, semeadas em papel de filtro umedecido com água destilada, e em condições naturais de iluminação e temperatura.

Tratamento	n	germinação (%)	χ^2	P
Controle	100	84		
Umedecimento irregular	100	0	144,8	<0,01
Defecadas por morcegos	100	76	2,0	0,15
Meio esterilizado	100	0	144,8	<0,01
Escurecimento total	100	0	144,8	<0,01

Tabela 8. Taxa de germinação de sementes de Ficus enormis submetidas a vários tratamentos, semeadas em papel de filtro umedecido com água destilada, e em condições naturais de iluminação e temperatura.

Tratamento	n	germinação (%)	χ^2	P
Controle	1000	50,2		
Umedecimento irregular	100	0	92,3	<0,01
Defecadas por bugios	1000	87,4	322,3	<0,01
Meio esterilizado	100	0	92,3	<0,01
Escuridão total	100	0	92,3	<0,01

3.6. CICLO DE VIDA DAS VESPAS

Ao final da fase A, os sicônios exalam um odor leve, pouco perceptível. Ocorrem osmóforos, que são estruturas responsáveis pela emissão de odor, na parede externa do sicônio.

As vespas que polinizam as quatro espécies de figueiras estudadas são negras, com as partes distais das pernas de cor marrom clara, asas hialinas de brilho nacarado e medem 1,1 a 1,4 mm de comprimento. Os machos são ápteros, vermiformes, de cor ocre ou marrom, pernas curtas e grossas, e o abdômen é dobrado sob a parte ventral do tórax e da cabeça.

Os machos são muito ativos logo após a eclosão, ocasião em que fecundam as fêmeas, tornando-se vagarosos após a confecção do orifício no sicônio. Ocorre um certo grau de endogamia na prole da vespa, uma vez que somente uma ou poucas vespas entram em cada sicônio.

Em testes feitos no laboratório, as vespas de F. luschnathiana viveram por um período que variou de seis a quarenta e duas horas (n = 50), as de F. glabra viveram de dez a quarenta e oito horas (n = 50) e as de F. enormis viveram de oito a trinta e oito horas (n = 50). Os machos viveram por um período de um a dois dias, desde a eclosão até a sua morte, após a confecção do orifício na parede do sicônio. As fêmeas das vespas parasitas sicófilas podem viver até setenta horas (n = 8).

Os testes feitos mostraram que as vespas não apresentam diapausa na fase de pupa. As vespas adultas marcadas com pó fosforescente não foram recapturadas novamente.

Os machos de Pegoscapus sp., em geral, não saem dos sicônios após a abertura do orifício. Em algumas ocasiões, os machos saem

e se deslocam vagarosamente sobre os sicônios maduros, folhas e galhos da figueira. Não houveram interações agressivas entre os machos mesmo quando em atividade copulatória. Quando dois machos se encontravam, imediatamente mudavam de direção. Também não houve comportamento agressivo entre as vespas fêmeas, mesmo quando havia mais de uma no sicônio.

Outras vespas sicófilas (subfamílias Sycoryctinae e Sycophaginae) também utilizam os sicônios para oviposição. As vespas Sycophaginae são as mais comuns e são caracterizadas por longos ovipositores, medindo o dobro do tamanho de seu corpo. Estas vespas não entram nos sicônios, e efetuam a oviposição pelo lado externo do figo, sendo parasitas e procurando sicônios na fase C (interfloral), alguns dias após a entrada das vespas polinizadoras. Pousam sobre o figo, deslocando-se sobre a sua superfície, tateando com as antenas e, em determinado local, param. A seguir inserem seus longos ovipositores no figo, permanecendo assim por vários minutos. Após diversas oviposições, estas vespas permanecem imóveis, sobre as folhas ou os ramos da figueira. Algumas vespas parasitas são predadas por aranhas e formigas, e outras permanecem com seus ovipositores presos no sicônio e morrem. As larvas das vespas parasitas desenvolvem-se durante a fase C do sicônio, emergindo dos ovários simultaneamente à eclosão da prole da vespa polinizadora. As vespas parasitas saem do sicônio na fase D (masculina) através do orifício feito pelos machos da vespa polinizadora.

Em F. enormis há aranhas que constroem teias entre folhas, ramos e sicônios, e predam as vespas polinizadoras e as sicófilas que caem nas teias.

Em sicônios de F. glabra, F. enormis e F. guaranítica podem ocorrer adultos de Staphilinidae (Coleoptera), bem como larvas deste besouro. Os Staphilinidae provavelmente utilizam os sicônios também como local de reprodução, pois, em figos caídos ao chão da fase E (pós-floral), foram encontradas larvas destes besouros. Uma espécie de estafilinídeo chega em grande número na árvore com sicônios no final da fase D, voando entre os ramos. Nos sicônios que apresentam o orifício feito pelos machos de Pegoscapus sp. o besouro pousa no figo e, rapidamente, entra pelo orifício, fechando o orifício com o abdômen, e preda as vespas. Além dessa espécie de Staphilinidae, há outra espécie menor, que entra nos figos após a saída das vespas fêmeas. Esta espécie provavelmente se alimenta das vespas machos mortos e fêmeas não-eclodidas. Além disso, este estafilinídeo utiliza os sicônios também como local de reprodução, pois, em figos de fase E (pós-floral) caídos no solo, foram encontradas de duas a seis larvas destes besouros. Estes estafilinídeos não ocorrem nos sicônios de F. luschnathiana; nesta espécie há apenas a formiga Crematogaster sp. dentro dos sicônios da fase E.

Nos sicônios de fase E das três espécies de figueiras ocorrem formigas Camponotus sp. e Crematogaster sp. As formigas entram pelo orifício feito pelos machos de Pegoscapus sp. e retiram as vespas que não eclodiram ou que morreram dentro do sicônio. No indivíduo de F. luschnathiana que possuía desenvolvimento assincrônico dos figos, a formiga Crematogaster sp. ocorria quase que unicamente nos ramos com sicônios na fase E, o que indica que esta formiga utiliza preferencialmente os figos que estão na fase pós-floral. Não há interação entre formigas e vespas de figo vivas, apesar de muitas formigas

Crematogaster sp. e Camponotus crassus se movimentaram sobre as folhas, ramos e sicônios de fases B e D, e, em algumas figueiras, formigas Zacryptocerus sp. atenderem à cigarrinhas (Cercopidae).

Em algumas ocasiões foram vistas nas proximidades de figueiras que possuíam sicônios no final de fase D, andorinhas (Aves: Hirundinidae) ou libélulas (Odonata, subordem Anisoptera) provavelmente alimentando-se das vespas de figo que deixavam estes sicônios.

Sobre figos maduros caídos ao chão, principalmente de F. enormis e F. glabra, foram vistos Diptera, provavelmente utilizando-os como fonte alimentar.

No interior de sicônios maduros pode ocorrer grande quantidade de Nematoda, inclusive sobre as vespas polinizadoras que deixavam o sicônio.

4. DISCUSSÃO

4.1. ESTRUTURA DOS SICONIOS

As estruturas dos sicônios das espécies estudadas não diferem muito entre si. Porém, como foi verificado por Berg (1989a), a morfologia externa e o número de flores femininas que desenvolverão sementes ou que abrigam vespas e o de flores masculinas variam de espécie para espécie. A quantidade de flores masculinas das espécies estudadas é semelhante à de outras espécies de figueiras do subgênero Urostigma (Berg 1989a, Baijnath & Ramcharun 1988).

Nas figueiras estudadas, apenas os agaonídeos entraram nos sicônios receptivos. Portanto, os ostíolos podem funcionar como barreiras contra fitófagos, podendo ser, também, uma estrutura importante para que a vespa polinizadora de determinada espécie não entre no sicônio de outra (Ramírez 1970a). Assim, o sicônio permitiria a passagem somente de vespas com comportamento especializado no deslocamento das brácteas. Ramírez (1970a) cita que a complexa estrutura do ostíolo dos sicônios exclui predadores, principalmente formigas, impedindo também trocas gasosas entre o interior do sicônio e o ambiente externo. Galil *et al.* (1973b) mostraram que mudanças na atmosfera interna do sicônio são importantes para a sua maturação, e estas são conseguidas após o orifício ser feito pelos machos. Segundo Couturier & Lachaise (1982), a exposição do interior do sicônio ao ambiente externo inibe o desenvolvimento das larvas e pupas da vespa polinizadora.

A posição das flores masculinas no sicônio das espécies estudadas, ou seja espalhados por todo o sicônio, difere da dos sicônios da figueira africana *F. sur* Forsskal, cujas flores estão localizadas em um círculo ao redor do ostíolo (Verkerke 1988). A maioria das espécies paleotropicals de *Ficus* possui flores masculinas aglomeradas na região próxima ao ostíolo (cf. Baijnath *et al.* 1983), fato que é generalizado para as demais figueiras nos livros didáticos de ecologia (cf. Deshmuck 1986). No entanto, as figueiras neotropicais possuem flores masculinas distribuídas aleatoriamente no figo (Frank 1984, Galil *et al.* 1973a, presente estudo). Provavelmente as distribuições diferentes das flores masculinas no sicônio das figueiras paleo e neotropicais tenham influência no comportamento das vespas polinizadoras neotropicais

e paleotropicais (cf. Frank 1984).

A heterostilia das espécies de figueiras estudadas também ocorre em outras espécies de Ficus subgên. Urostigma, sejam elas paleo ou neotropicais (Ramírez 1970b, Verkerke 1986, 1987, 1989, 1990), sendo portanto uma característica do grupo.

4.2. HABITO E FENOLOGIA

No presente estudo, a maior parte das figueiras desenvolve-se na borda da mata, o que pode ser explicado pelo fato de Ficus ter sementes fotoblásticas positivas (Ting *et al.* 1991, presente estudo). As espécies de Ficus possuem plasticidade fisiológica e potencial de aclimação que permitem às plantas que crescem em locais de maior luminosidade apresentem maiores taxas de fotossíntese que as de estádios sucessionais mais adiantados (Strauss-DeBenedetti & Bazzaz 1991). As figueiras, ocupando ambientes de estádios sucessionais menos adiantados, corroboram as sugestões de Marinho-Filho (1992) e August (1981) de que as figueiras atuam substituindo plantas pioneiras, sendo um segundo passo na sucessão de algumas áreas florestais.

As espécies estudadas apresentam hemiepifitismo. Os seus frutos, talvez como uma adaptação a este hábito (Ramírez 1977b), são pequenos e revestidos por uma camada viscosa. No Brasil, a maioria das espécies de Ficus é hemiepífita (Dobzhansky & Murça-Pires 1957), um hábito que evoluiu neste gênero em todas as regiões do mundo (Cardozo 1981, Corner 1976, Putz & Holbrook 1986, Ramírez 1977b, Small 1964). De acordo com Ramírez (1977b), o hábito hemiepífita do subgênero Urostigma possivelmente evoluiu em resposta a uma diminuição de luminosidade no solo, e resultou

na adaptação dos frutos que possuíam uma camada viscosa hialina. Os frutos pequenos e pegajosos podem ser considerados como uma adaptação ao hábito epífita, como ocorre por exemplo, em Loranthaceae e Cactaceae (Berg 1983, Bessey 1908, Reid 1988, 1989).

Dois indivíduos de F. enormis que cresciam sobre outra planta, mesmo sem ter suas raízes atingindo o solo, produziram sicônios. Putz & Holbrook (1989) afirmam que a quantidade de nutrientes disponíveis para as hemiepífitas é maior do que para as árvores que nascem no solo, não necessitando que suas raízes alcancem o solo para se reproduzirem. Porém, a reprodução de algumas figueiras asiáticas ocorre somente quando suas raízes alcançam o solo, e portanto recebem certa quantidade de nutrientes e água (Berg 1989a).

As espécies estudadas de Ficus apresentam acentuada queda de folhas, geralmente nos períodos mais secos do ano. Esta queda pode ser explicada como uma estratégia para conciliar a atividade fotossintética com a perda de água que possa ocorrer durante a estação seca (Begon et al. 1990, Janzen 1967). Resultados semelhantes foram encontrados para várias espécies de figueiras neotropicais (Frankie et al. 1974, Matthes 1980), e para uma figueira paleotropical (Newton & Lomo 1979). No entanto, Frankie et al. (1974), Matthes (1980) e Newton & Lomo (1979) não observaram perda total das folhas, diferindo dos resultados do presente estudo, onde os indivíduos perdiam totalmente suas folhas várias vezes por ano.

A nomenclatura tradicional utilizada para a fenologia reprodutiva de plantas, isto é, o período de floração e o de frutificação, deve ser empregada com certa reserva quando se

trata de Ficus. Neste gênero, o período de floração, no que se refere à fase receptiva das flores femininas, é bastante reduzido, correspondendo apenas do final da fase A até o final da fase B, com duração de poucos dias. A disponibilidade de figos que podem ser utilizados por frugívoros só se inicia quando as vespas polinizadoras saem dos figos no início da fase D, que se completa em poucos dias.

No presente estudo, a época de floração de Ficus spp. apresenta baixa correlação com a época do ano, ou seja, a floração neste gênero não é sazonal. Segundo Morellato (1991), as figueiras na Reserva de Santa Genebra apresentam floração sazonal. Vários estudos mostram que a produção de sicônios de figueiras paleo e neotropicais não é sazonal e ocorre de modo aleatório e imprevisível (Bronstein 1988, 1992). Porém, alguns estudos, desenvolvidos em regiões de marcada sazonalidade, encontraram floração sazonal em figueiras (Bajjnath & Ramcharum 1983, 1988, Galil & Eisikowitch 1968b, Hill 1967, Milton et al. 1982, Wharton et al. 1980, Windsor et al. 1989). Estes resultados aparentemente contraditórios podem ser, na verdade, uma indicação de que a produção de sicônios ocorre de modo imprevisível ao longo dos anos.

As espécies estudadas apresentaram assincronia intraespecífica na produção de sicônios. Pelo fato da polinização ser feita por vespas especializadas, a floração assincrônica favorece a ação das vespas, que, para realizarem a polinização cruzada e a oviposição, saem de um indivíduo de Ficus para outro. A assincronia intraespecífica de produção de sicônios, além de importante para as vespas, também pode ser importante para a população de frugívoros da Reserva de Santa Genebra. Em um estudo

feito com uma população de Ficus guaranitica na região de Campinas, também foi verificada assincronia intraespecífica (J. Semir, comunicação pessoal), e o mesmo foi verificado para figueiras paleotropicais (Lachaise & Tsacas 1983, Newton & Lomo 1979). Bronstein & Patel (1992) sugerem que, a nível de população mendeliana, a floração assincrônica entre indivíduos da mesma espécie em figueiras evoluiu para garantir a polinização cruzada.

Neste estudo, a fenologia das figueiras estudadas parece não ter sido influenciada por fatores abióticos (meteorológicos), o que sugere que a fenologia pode estar sendo influenciada por fatores bióticos. Geralmente os padrões fenológicos de florestas tropicais seguem o ciclo de mudanças ambientais sazonais (Benzing 1990, Crome 1975, Frankie et al. 1974, Hilty 1980, Levey 1988, Opler et al. 1980, Snow 1965). A floração sazonal promove um aumento na atração dos polinizadores (Augspurger 1981, Brown & Kodric-Brown 1979) e na frequência de polinização cruzada (Rathcke & Lacey 1985). Porém, Janzen (1967) sugere que fatores bióticos podem mudar estes padrões, pois a seleção natural favorecerá plantas que produzam frutos em épocas do ano quando os vetores das sementes forem abundantes (ver também French 1992, Herrera 1982, Rathcke & Lacey 1985, Stiles 1980, Thompson & Willson 1979). Além disso, a assincronia de floração entre os indivíduos é importante para promover a polinização cruzada em espécies dicogâmicas (Lloyd & Webb 1986). Como todas estas considerações estão a nível hipotético, não se pode descartar a visão alternativa de que a fenologia é uma característica que não sofre pressão seletiva, e, portanto, podem ocorrer variações casuais na população ao longo do tempo (cf. Ollerton & Jack 1992).

A assincronia intra-individual no amadurecimento dos sicônios, observada em um dos indivíduos de F. luschnathiana, pode ser tanto uma característica fenológica da espécie quanto uma resposta a fatores ambientais que ocorrem na Reserva de Santa Genebra, tais como uma adaptação a um ambiente sazonal. Este indivíduo de F. luschnathiana sofreu poda durante o período de estudo, podendo ser que este fator tenha determinado a assincronia intra-individual. Porém, um indivíduo de F. enormis que estava próximo e que também sofreu o mesmo número de podas e não produziu floração assincrônica. Portanto, é pouco provável que a poda tenha sido o fator responsável pela floração assincrônica neste indivíduo de F. luschnathiana. Porém, como havia apenas um indivíduo desta espécie, observações por um período maior seriam recomendáveis para se verificar as causas da assincronia intra-individual em F. luschnathiana. A assincronia intra-individual também foi observada em estudos com outras figueiras (Bronstein & Patel 1992, Corlett 1984, 1987, Figueiredo 1992, Hill 1967, Ramirez 1970b). Janzen (1979a) propôs que os sicônios assincrônicos no mesmo indivíduo favorecem o ciclo das vespas polinizadoras, que podem emergir e entrar em outros sicônios do mesmo episódio reprodutivo da figueira, de modo que as vespas persistam na árvore em épocas do ano muito secas ou frias, evitando uma alta na taxa de mortalidade. Assim, menos indivíduos seriam necessários na população de figueiras para manter a população da vespa polinizadora, além de reduzir a possibilidade da extinção local da vespa por falhas na floração (ver também Bronstein 1989). Segundo Janzen (1979a), em regiões onde existem poucos indivíduos de Ficus ou marcada sazonalidade, pode ocorrer pressão para o aparecimento de assincronismo de

floração no mesmo indivíduo. Indivíduos isolados de Ficus guaranitica tendem a exibir assincronia no desenvolvimento dos sicônios (J. Semir, comunicação pessoal). Smith & Bronstein (1992) encontraram, em quatro espécies de Ficus no México, desde completa sincronia até completa assincronia intra-individual, e sugerem que possa estar existindo uma resposta a fatores ambientais em função de uma plasticidade fenológica entre limites geográficos.

A ocorrência de alguns sicônios abortados em praticamente todos os episódios reprodutivos das espécies estudadas, é decorrente da ausência de vespas polinizadoras, como pode ser comprovado com os experimentos de isolamento de sicônios. Vários autores verificaram que a ausência de vespas fêmeas no interior dos sicônios desencadeia o aborto dos mesmos (Baijnath & Ramcharun 1988, Compton et al. 1991, Figueiredo 1991a, Figueiredo & Motta Junior 1986, 1993, Galil et al. 1970, Ramirez 1970a). Segundo Galil (1977), a entrada das vespas nos sicônios é um fator que previne a sua queda, pois induz o desenvolvimento de tecidos nutritivos, inibindo o amadurecimento prematuro. Estas observações reforçam a sugestão de que a fenologia das figueiras pode ser influenciada principalmente por fatores bióticos.

A ocorrência de aborto total da produção de sicônios pode ser apenas parcialmente explicada por fatores meteorológicos. Os abortos em F. luschnathiana e em F. enormis ocorreram praticamente nas mesmas quinzenas em que ocorreram as temperaturas mais baixas do mês. Porém, é mais provável que a falta de vespas polinizadoras na área de estudo é que tenha provocado estes abortos, pois eles foram verificados antes da entrada das vespas. Porém, como não foi feito um estudo da

dinâmica populacional das vespas de figo na área de estudo ao longo do ano, esta hipótese, apesar de ser a mais provável, não deve ser a única a ser considerada. Outras possibilidades para explicar a ocorrência de aborto total são: variáveis meteorológicas que não foram estudadas, deficiência de nutrientes para as árvores, e doenças das figueiras.

Um dos indivíduos de F. glabra não produziu sicônios ao longo do estudo. Isto pode estar relacionado ao fato da árvore apresentar um espaçamento de floração maior que dois anos, ou tratar-se de uma árvore no final de vida, não produzindo mais sicônios.

4.3. POLINIZAÇÃO

A polinização das três espécies estudadas é feita por vespas da subfamília Agaoninae. Todas as espécies de Ficus, sejam paleo ou neotropicais, apresentaram como polinizador vespas da subfamília Agaoninae (e.g. Wiebes 1979). A especificidade de polinizador para uma dada espécie de figueira foi verificada na maioria dos estudos de ecologia da polinização (Bronstein & McKey 1989, Figueiredo 1991a, Ramirez 1974, Wiebes 1986a, ver Bronstein 1992 para revisão). Até o presente, em apenas uma espécie de figueira africana isto não ocorreu (Michaloud et al. 1985). Essa especificidade não foi inicialmente aceita (Baker 1961). Porém, atualmente existem fortes evidências de que as vespas Agaoninae são muito específicas às figueiras hospedeiras (Baker & Hurd 1968, Hill 1967, Wiebes 1979). Provavelmente, a única espécie de vespa polinizadora aqui estudada e que pode já ter sido descrita é Pegoscapus cabrerai (Blanchard) cujo hospedeiro é Ficus

luschnathiana (Wiebes 1986b). No entanto, Vázquez-Avila (1985) considera F. luschnathiana sinônimo de F. monckii, opinião não compartilhada por Carauta (1989). Portanto, não está claro qual é realmente a figueira hospedeira de P. cabrerai. Como não foi possível examinar a descrição desta espécie de vespa, o polinizador de F. luschnathiana foi referido apenas a nível de gênero. Apesar de não ter sido possível verificar especificidade de polinizador para cada espécie de figueira em decorrência da falta de identificação das vespas polinizadoras, foi observado que estas apresentaram algumas diferenças comportamentais durante a oviposição ou a coleta do pólen. Portanto, acredito que, nas espécies de Ficus estudadas, também exista especificidade quanto ao polinizador.

Carauta (1989) afirma que a polinização de F. enormis é feita por vespas de cor negra, mas não faz qualquer outra referência à morfologia ou ao comportamento de polinização destas vespas; já suas observações sobre a vespa polinizadora de F. glabra mostraram várias semelhanças com o que foi encontrado no presente estudo. Porém, Carauta (1989) cita que as vespas fêmeas saem dos figos triturando as brácteas do ostíolo, e, no presente estudo, foi verificado que os machos é que fazem o orifício de saída do sicônio. Sobre a ecologia da polinização de F. luschnathiana, não há informações na literatura.

A atração das vespas pelos sicônios receptivos (fase B), provavelmente ocorre devido a substâncias químicas liberadas pelos figos, como foi observado em diversos estudos (Barker 1985, Bronstein 1987, Van Noort et al. 1989, Ware et al. 1993).

A duração da fase B das espécies estudadas é semelhante à encontrada em outras espécies paleo e neotropicais (Baijnath &

Ramcharun 1988, Bronstein & Patel 1992, Figueiredo *et al.* 1992). Entretanto, a duração da fase D foi maior que a encontrada nas figueiras mexicanas (Bronstein & Patel 1992). Não há informações na literatura sobre a duração das demais fases de desenvolvimento dos sicônios.

A quantidade de vespas fundadoras nos sicônios receptivos das espécies estudadas é semelhante às de outras espécies de figueiras tropicais (Hamilton 1979, Janzen 1979b, 1979c). A ausência de agressão durante a oviposição, quando há mais de uma vespa fundadora no mesmo sicônio, vai contra a generalização de Ramirez (1970a), de que as vespas de figo do Novo Mundo são agressivas durante a oviposição e a polinização.

Nas três espécies estudadas de Ficus, além do desenvolvimento habitual de vespas e sementes, 5 a 10% das flores femininas de pedúnculo curto abrigam larvas das vespas, enquanto algumas flores de pedúnculo longo desenvolvem sementes, indicando que não deve haver diferenciação fisiológica entre esses dois tipos de flores que induza à formação unicamente de sementes ou desenvolvimento de vespas. Parece que a diferença entre estas duas flores é apenas na sua morfologia, e a formação ou não de sementes vai depender do comportamento de polinização da vespa ou do tamanho de seu ovipositor (Herre 1989, Bronstein 1992). Assim, a idéia de que existam flores especiais, estéreis, para que os insetos polinizadores se desenvolvam (cf. Deshmukh 1986, Kricher 1989, Ramirez 1974) pode não corresponder à realidade. Segundo Galil & Eisikowitch (1969), tanto flores de pedúnculo curto como longo podem, se polinizadas, desenvolver frutos, o que concorda com as observações do presente estudo. Recentemente, Verkerke (1986), estudando uma figueira africana, considerou que a firmeza

(robustez) do estilete é o fator limitante para a oviposição das vespas. Porém, estudos com maior número de figueiras são necessários para indicar quais serão os fatores limitantes para a oviposição da vespa no ovário de determinado tipo de flor.

A estrutura na extremidade das pernas dianteiras das vespas, os arólios, têm papel fundamental na coleta do pólen das anteras e na deposição do pólen nos estigmas. A modificação morfológica em forma de leque dos arólios nas espécies estudadas de Pegoscapus é provavelmente uma resposta adaptativa ao comportamento de polinização etodinâmica. De acordo com Frank (1984), as vespas Pegoscapus spp. apresentavam arólios bem desenvolvidos e adaptados à coleta de pólen.

Neste estudo foi verificado que as vespas, em sicônios de fase B, retiram pólen diretamente das cavidades do mesotórax, com auxílio dos arólios. Após a retirada, eles são esfregados no hipopígio, onde os grãos de pólen são recolhidos. O comportamento de polinização das vespas estudadas foi bem semelhante nas três espécies de Ficus. O comportamento geral de polinização destas vespas é bem similar ao descrito por Galil et al. (1973a) e Frank (1984) para quatro espécies do gênero Pegoscapus, porém com pequenas diferenças. Galil et al. (1973a) referiram que, em Blastophaga estherae (= Pegoscapus estherae) e B. tonduzi (= P. tonduzi) (Wiebes 1986b), as vespas retiram pólen com auxílio dos arólios nas extremidades das pernas anteriores de uma cavidade na coxa das pernas anteriores no momento da oviposição. A liberação dos grãos de pólen dos arólios, após a retirada da cavidade da coxa, é feita por fricção destes sobre o sinstigma. Frank (1984) observou que, com auxílio dos arólios, Pegoscapus assuetus (Grandi) e P. jimenezese (Grandi) retiram pólen das cavidades

mesotorácicas, e não das coxas, e que o pólen é esfregado no hipopígio. A maior diferença comportamental entre as vespas do presente estudo e as do estudo de Frank (1984) é o modo como as vespas retiram o pólen da cavidade mesotorácica. Esta retirada é feita com auxílio de movimentos das cerdas da cavidade da coxa, segundo Frank (1984), e neste estudo foi observado que a retirada é feita pelos arólios.

Em outro gênero neotropical, Tetrapus, Ramirez (1969) verificou a presença de grãos de pólen no trato digestivo das vespas fêmeas, e sugeriu que o pólen é regurgitado sobre os estigmas receptivos. Possivelmente, estas vespas utilizam o pólen na sua alimentação, como fonte de proteínas. Porém, E. Allen Herre (comunicação pessoal (5)) observou que o pólen permanece aderido nas patas de Tetrapus, formando pequenas pelotas que são depositadas nos estigmas receptivos. Segundo J. T. Wiebes (comunicação pessoal), o comportamento de polinização deste gênero de vespa neotropical ainda não pode ser considerado conhecido até o momento.

O comportamento de polinização das vespas polinizadoras neotropicais difere do das vespas paleotropicais. Em várias espécies paleotropicais tais como: Ceratosolen arabicus Mayr (Galil & Eisikowitch 1969), C. hewitti Waterston (Galil 1973b), C. fusciceps Mayr (Joseph & Abdurahiman 1978), Krabidia gestroi Grandi (Balakrishnan & Abdurahiman 1987) e C. capensis Grandi (Baijnath & Ramcharun 1983), os machos destacam as anteras e,

(5) Smithsonian Tropical Research Institute, Republic of Panama.

após a eclosão, as vespas fêmeas abrem as antenas e coletam pólen com auxílio dos arólios, depositando-o em cavidades torácicas. Em outras espécies do Velho Mundo, tais como a vespa Blastophaga quadraticeps Mayr (Galil & Snitzer-Pasternak 1970), B. psenes L. (Joseph & Abdurahiman 1984) e Elisabethiella sp. (Baijnath & Ramcharun 1988), as vespas fêmeas abrem as antenas, espalham o pólen com a base das antenas e mandíbulas, e o depositam nas cavidades torácicas com auxílio de suas pernas dianteiras; as que não possuem cavidades mesotorácicas, os grãos de pólen permanecem aderidos no corpo da vespa fêmea. A vespa fêmea também pode depositar o pólen por meio de batidas dos arólios diretamente sobre os estigmas (Baijnath & Ramcharun 1988).

Estas diferenças comportamentais entre espécies de vespas paleo e neotropicais poderão ser importantes na sistemática deste grupo de himenópteros. Assem et al. (1982) utilizaram diferenças comportamentais para estudar a sistemática do microhimenóptero Melittobia spp. (Eulophidae). No entanto, existem ainda poucas espécies de vespas estudadas nos neotrópicos, e qualquer esforço desta natureza esbarra na difícil tarefa de identificação e/ou descrição dos pouco conhecidos agaonídeos que polinizam figueiras neotropicais.

A vespa polinizadora de Ficus luschnathiana apresenta um comportamento peculiar: antes de retirar o pólen das cavidades mesotorácicas, em sicônios de fase B, abaixa a cabeça e agarra vigorosamente o estigma com as mandíbulas, permanecendo assim por todo o tempo de duração da coleta de pólen. Este comportamento não foi citado para espécies de vespas neotropicais (Frank 1984, Galil et al. 1973a). Porém, também ocorre nos agaonídeos que polinizam o subgênero paleotropical Ficus, ou seja, as vespas

Ceratosolen arabicus (Galil & Eisikowitch 1969, 1974), C. hewitti (Galil 1973b) e C. fusciceps (Joseph & Abdurahiman 1978). Outra vespa polinizadora de Ficus subgen. Ficus, Blastophaga quadraticeps (Galil & Snitzer-Pasternak 1970), apresenta comportamento similar ao das espécies de Ceratosolen, com exceção de que não mordem o estigma. Apesar do comportamento de morder o estigma ter sido observado tanto em espécies do gênero Ceratosolen quanto na espécie do presente estudo, não é possível fazer considerações sobre a evolução desta característica comportamental, pois não há dados suficientes sobre a relação filogenética entre vespas de figo paleotropicals e neotropicals.

Baseado na similaridade comportamental de oviposição e polinização entre as espécies de vespas paleo e neotropicals, é possível generalizar e prever que futuros estudos com outras espécies de figueiras encontrarão semelhantes padrões comportamentais de polinização e coleta de pólen das vespas polinizadoras. A possível proximidade filogenética dos polinizadores de figueiras, todos da subfamília Agaoninae, segundo Bouček (1988), sugere que o padrão geral de polinização e o ciclo de vida das espécies de vespas polinizadoras sejam semelhantes, independentemente da região de estudo (ver Wiebes 1982). Pequenas diferenças comportamentais das vespas de figo poderão ser importantes a nível sistemático, e a compreensão da evolução do mutualismo Ficus-Agaoninae passa necessariamente pelo conhecimento mais aprofundado do ajustamento coevolutivo entre as figueiras e as vespas polinizadoras e a filogenia destes mutualistas.

O período de entrada das vespas fêmeas pelo ostíolo até o interior do sicônio na fase B é semelhante ao verificado por

Abdurahiman & Joseph (1976) para uma espécie asiática, que variou de 5 a 10 minutos. O espinho presente no segundo segmento da antena provavelmente facilita a entrada da vespa fêmea na primeira escama do ostíolo. A mutilação das vespas após sua entrada nos sicônios receptivos parece não interferir no comportamento de polinização. A perda de asas e segmentos da antena também foi constatada em estudos com outras espécies (Abdurahiman & Joseph 1976, Wiebes 1979). Ramírez (1974) sugeriu que as partes da antena e asas arrancadas na região do ostíolo facilitam a entrada das vespas nos sicônios. Estas partes da vespa que ficam entre as escamas do ostíolo podem impedir que outras fêmeas consigam entrar no mesmo sicônio, o que também ocorre devido às brácteas do ostíolo ficarem novamente aderidas após a entrada da vespa (J. Semir, comunicação pessoal).

A substância líquida e incolor no interior dos sicônios das espécies estudadas após a entrada da vespa polinizadora parece ter uma ação inibitória do crescimento de microorganismos. Esta ação antibiótica foi observada por Couturier & Lachaise (1982) e Pignal & Lachaise (1985). Os machos de Pegoscapus nascem quando a cavidade dos figos ainda está preenchida por uma pequena quantidade de líquido. Quando as fêmeas saem dos ovários, alguns dias mais tarde, a substância líquida é praticamente inexistente. Compton & McLaren (1989) também observaram tal fato, e verificaram que os machos de duas espécies de agaonídeos africanos possuem pêlos nas entradas de seus espiráculos para prevenir a entrada de líquido na traquéia.

A quantidade de grãos de pólen que a fêmea possui nas cavidades torácicas aparentemente não é suficiente para a polinização do grande número de flores presentes do sicônio. No

presente estudo, foi visto que grãos de pólen também estão aderidos em grande parte das reentrâncias do corpo da vespa fêmea e em várias cerdas por todo o seu corpo. A entrada de apenas uma vespa polinizadora em um sicônio receptivo sugere que os grãos de pólen transportados pela vespa são suficientes para polinizar muitas flores. Cunningham (1889) afirmava que o desenvolvimento dos embriões das figueiras parecia ser um processo assexual por não conseguir imaginar que as vespas transportassem pólen em quantidades adequadas. Porém, vários estudos mostraram que apenas uma vespa fêmea pode polinizar a maior parte das flores femininas de um sicônio (Michaloud & Michaloud-Pelletier 1983, Ramirez 1987).

Nas espécies estudadas, as vespas fêmeas realizam a polinização e a oviposição na maior parte das flores femininas. Este fato também foi verificado nas outras espécies estudadas (Bronstein 1992). Verkerke (1986, 1987, 1988) mostrou que a oviposição das vespas induz a formação de galhas. Porém somente a polinização causa o desenvolvimento do endosperma, o qual possibilita o desenvolvimento das larvas das vespas. Outros pesquisadores observaram que, juntamente com a deposição dos ovos na fase B, as vespas também injetam uma quantidade de veneno no mesmo local, e tal secreção induz ao desenvolvimento partenocárpico do fruto, criando um meio propício para o desenvolvimento dos embriões da vespa (Abdurahiman & Joseph 1976, Longo 1909, Grandi 1929).

A quantidade de vespas polinizadoras que emergem de cada sicônio, e mesmo de toda a planta em cada episódio reprodutivo, pode ser considerada grande levando-se em conta o pequeno número de figueiras receptivas existentes na área. No presente estudo

foram encontrados 40% a 60% de ovários galhados. Janzen (1979b) encontrou de 41% a 77% de ovários galhados do total de ovários disponíveis nos sicônios, em quatro espécies de figueiras de uma floresta decídua da Costa Rica. Este grande número de vespas produzidas em cada sicônio sugere uma alocação de grande quantidade de ovários disponíveis nos sicônios, reduzindo o número de ovários que poderiam produzir frutos. Howe (1984a, 1985) sugere que, para as figueiras, não há vantagens evolutivas no sacrifício de seus óvulos para o uso por parasitas de sementes (os agaonídeos polinizadores). Segundo este mesmo autor, a polinização feita por predadores de sementes seria um ponto de desequilíbrio na interação entre figueiras e vespas (ver também Kjellberg *et al.* 1987). No entanto, Janzen (1985) pondera que existe interesse reprodutivo tanto na produção de sementes quanto na produção da prole da vespa polinizadora. A produção de grande número de vespas polinizadoras parece estar relacionada ao balanço entre a produção de sementes, que também é grande, e ao fluxo de pólen, que neste caso significa produção de vespas fêmeas (Janzen 1985).

No presente estudo foi visto que os machos, logo após a cópula, deslocam-se vagarosamente para outro ovário de flor feminina com uma vespa fêmea que ainda não emergiu, para realizarem outra cópula. Abdurahiman & Joseph (1976) citam que, após fertilizarem as fêmeas, os machos de *Ceratosolen marchali* (Agaoninae) as ajudam a emergir de suas galhas, alargando o orifício do topo do ovário com suas mandíbulas.

Em sicônios ao final da fase D, os machos de Agaoninae geralmente morrem nos figos em que nasceram, confirmando observações feitas em uma figueira paleotropical (Abdurahiman &

Joseph 1976), porém diferindo das de Ramirez (1976a) que encontrou milhares de machos mortos no solo abaixo da figueira neotropical em frutificação. J. Semir (comunicação pessoal) observou que em Ficus guaranitica os machos também morrem dentro dos sicônios.

A baixa densidade populacional das figueiras, a assincronia intraespecífica na floração, a acentuada sazonalidade da região da Reserva de Santa Genebra e a grande quantidade de vespas formadas em cada episódio reprodutivo são fatores que podem estar relacionados no sentido de garantir que ao menos algumas vespas encontrem uma figueira receptiva, uma vez que a mortalidade das vespas pode ser muito elevada em algumas épocas do ano (veja Bronstein 1992, Janzen 1979a). Bronstein (1992) sugeriu que em áreas de marcada sazonalidade a quantidade de vespas polinizadoras formadas é grande, em relação à áreas climaticamente mais estáveis. Estudos de dinâmica populacional de figueiras em áreas com grande concentração de indivíduos, como o pantanal matogrossense (Marinho Filho 1992), comparados com os de áreas de baixa concentração, provavelmente fornecerão indícios das pressões seletivas a que estão sujeitas as figueiras.

A produção de grande quantidade de frutos por sicônio em cada episódio reprodutivo das figueiras estudadas pode ser uma resposta à pressão de dispersão. Segundo McKey (1975), um maior número de sementes dispersas poderá propiciar aumento na probabilidade de que parte das sementes produzidas germine e se estabeleça em um local adequado.

Nas espécies F. enormis e F. luschnathiana não foi observada agamospermia ou partenocarpia. Em F. glabra não foi possível fazer os testes para constatar agamospermia, devido ao elevado

porte dos indivíduos. Algumas espécies de figueiras apresentam partenocarpia em resposta à utilização de sicônios por microhimenópteros não-polinizadores (Figueiredo & Motta Junior 1986, Galil *et al.* 1970), situação que não foi verificada no presente estudo, uma vez que não foram encontrados sicônios nos quais se desenvolveram apenas vespas sicófilas não-polinizadoras.

No presente estudo, foram observados dois gêneros de microhimenópteros não-polinizadores que utilizam os sicônios de *F. glabra* e *F. enormis*. A existência de vespas sicófilas que não promovem a polinização das flores, mas as utilizam como sítios de oviposição, já foi observado por Hill (1967), que encontrou 14 espécies de Agaoninae e 51 espécies parasitas em 14 espécies de figueiras de Hong Kong. Timberlake (1921) encontrou 22 espécies de vespas nos sicônios de uma única espécie de figueira em Hong Kong. A pouca quantidade de vespas não-polinizadoras encontrada na Reserva de Santa Genebra pode ser explicada por uma menor quantidade de vespas sicófilas que normalmente habitam figueiras neotropicais, ou pela imperfeita sincronização de floração das figueiras da reserva, que pode também afetar o estabelecimento das vespas sicófilas parasitas na área.

4.4. PREDACÃO E DISPERSÃO DE SEMENTES

O consumo de sicônios imaturos diminui a quantidade de sementes dispersadas. Como a germinação das sementes e o estabelecimento das plântulas de figueiras ocorre somente sob condições particulares (Michaloud & Michaloud-Pelletier 1987, Ramirez 1976b), a predação de grande magnitude pode diminuir as chances de um outro indivíduo desta espécie de figueira

estabelecer-se na Reserva. Além disso, a predação de sicônios imaturos provavelmente afeta o fluxo de pólen das figueiras pelo grande número de vespas polinizadoras que estão mortas ainda nos sicônios. Os predadores de sementes, tais como papagaios (Galetti & Rodrigues 1992, presente estudo), esquilos (Galetti *et al.* 1992), periquitos (Figueiredo 1993a, Janzen 1981) e bugios (presente estudo), podem consumir grandes quantidades de frutos em regiões temperadas (Herrera 1984) e tropicais (Janzen 1981, Keeler-Wolf 1988, de Steven & Putz 1984)). Segundo Janzen (1983a), a ação dos predadores de sementes pode representar grande impacto na estrutura das florestas tropicais (Janzen 1983a). No entanto, as figueiras produzem milhares de frutos por sicônio e portanto, é praticamente impossível a destruição de todas as unidades de dispersão. A vespa e as formigas encontradas nos sicônios parcialmente consumidos pelos periquitos provavelmente estavam se alimentando das vespas sicófilas imaturas ainda nos ovários.

Os sicônios maduros que caem no chão abaixo da figueira, podem ser alvo de outros predadores de sementes, como os insetos encontrados no presente estudo. Esta predação é normalmente referida como danosa para a espécie, uma vez que as sementes que não são levadas para longe da árvore por animais dispersores, têm maior probabilidade de serem predadas (Chapman 1989, Clayton 1984, Slater 1972). No entanto, como as espécies estudadas de figueiras são hemiepífitas, as sementes que caem no solo provavelmente não se estabelecerão mesmo que germinem, e esta predação provavelmente não exerce impacto sobre a taxa de estabelecimento de plântulas.

As espécies de Ficus estudadas fornecem sicônios maduros ao longo de todo o ano, o que pode favorecer a manutenção dos frugívoros dispersores na área de estudo. Além disso, os frugívoros dispõem de fonte alimentar regular na Reserva de Santa Genebra, possivelmente diminuindo as incursões desses animais para fora da Reserva (e.g. Galetti 1992). A importância desta produção contínua de alimento reside no fato de que os animais que buscam alimentos em áreas mais abertas fora da Reserva, expõem-se mais à predação (Morrison 1978).

Os aquênios das figueiras estudadas são pequenos e dispersados por animais de hábito alimentar generalista. Porém, os tucanos, considerados frugívoros especialistas (McKey 1975), também consumiram os sicônios de Ficus glabra. Harper *et al.* (1970) e McKey (1975) sugeriram que o tamanho e o número das sementes representam estratégias de alocação de recursos para a reprodução, sendo uma delas a produção de grande número de pequenas sementes por fruto, com baixo valor nutritivo. De acordo com Milton (1980), a substância nutritiva principal oferecida pelos sicônios aos dispersores é composta por carboidratos. McKey (1975) sugeriu que os frugívoros que utilizam frutos com sementes pequenas, apenas como fonte de água e carboidratos, podem ser considerados oportunistas ou generalistas. No presente estudo foi verificado que a guilda de dispersores dos frutos das figueiras é muito generalista, uma vez que grande número de espécies alimenta-se dos sicônios. Atualmente há a sugestão de que, quando a preferência dos animais por alguma espécie vegetal não é distinta e constante, está ocorrendo uma associação ao invés de uma interação coevoluída (Howe 1984b, Janzen 1980, Schemske 1983, Wheelwright & Orians 1982). Nas

espécies de figueiras estudadas observa-se que a sua interação com vertebrados frugívoros é diversa e variada. Segundo Bronstein & Hoffman (1987) e Coates-Estrada & Estrada (1986), o consumo dos figos é feito por animais de hábito alimentar generalista, com comportamento de dispersão pouco especializado. Além disso, Janzen (1969) sugere que a produção de um grande número de sementes pequenas atuaria como um mecanismo de defesa, saciando o predador sem comprometer a totalidade das sementes. Estratégia reprodutiva semelhante foi observada em espécies de Melastomataceae (e.g. Willis 1966), Cecropiaceae (e.g. Leck 1972) e Cactaceae (Racine & Downhove 1974, Silva 1988), todas plantas com frutos do tipo baga, portando muitas sementes pequenas.

As características dos sicônios maduros de F. enormis, F. glabra e F. guaranitica indicam que são frutos especialmente atrativos para morcegos (Morrison 1978; Pijl 1957, 1982), devido à sua coloração esverdeada e a sinalização do seu amadurecimento ser por meio de odor. Além disso, algumas figueiras perdem totalmente as folhas quando os figos estão próximos à maturação, de modo que estes ficam expostos nos ápices dos ramos. Com a queda das folhas e a caulicarpia (desde que se entenda o sicônio como representando um fruto), que é uma das características para quiropterocoria, os sicônios ficam mais evidentes e mais facilmente capturados (E. A. Herre, comunicação pessoal, J. Semir, comunicação pessoal). Quando maduros, os figos são macios e carnosos possibilitando que animais dos mais diferentes tamanhos possam ingeri-los (ver Bronstein & Hoffman 1987). As figueiras são constituintes importantes na dieta de aves (e.g. Cruz 1974, Morton 1979), morcegos (e.g. Heithaus et al. 1975, Morrison 1978) e macacos (e.g. Milton 1980, Terborgh 1983). No

entanto, como o comportamento destes vertebrados apresentam diferenças quanto ao consumo e à colocação dos aquênios no ambiente, a qualidade de dispersão das sementes das figueiras por estes animais pode ser bastante variável (cf. Janzen 1983b, Snow 1971). Porém, é difícil a definição de dispersores mais ou menos eficientes para as figueiras. Além disso, as sementes podem ser fisiologicamente adaptadas aos dispersores (cf. Herrera 1985), e a passagem pelo tubo digestivo de vertebrados pode aumentar a porcentagem de germinação destas (Barnea *et al.* 1990, Figueiredo 1993b, Debussche 1989, Lieberman & Lieberman 1986, Midya & Brahmachary 1991, Morrison 1978, Utzurrum & Heideman 1991).

Segundo Galetti (1992) e Sazima & Semir (1975), o morcego frugívoro Artibeus lituratus é um bom dispersor de F. enormis e de F. guaranitica, apesar de outros animais também utilizarem os sicônios desta figueira, tais como macacos (Figueiredo 1993b, Galetti 1992), marsupiais (J. Semir, comunicação pessoal), esquilos (Galetti 1992, Galetti *et al.* 1992) e aves (Galetti 1992, presente estudo). A guilda de frugívoros que dispersam os sicônios de F. enormis é constituída basicamente por mamíferos, sendo o periquito Forpus xanthopterygius predador dos sicônios desta figueira.

Ficus luschnathiana apresenta sicônios vermelhos quando maduros, indicando uma síndrome de dispersão por aves (French 1991, Snow 1971), o que foi confirmado no presente estudo. Também há o consumo de figos desta espécie por morcegos e macacos. Geralmente, os frutos de espécies vegetais ornitocóricas não possuem odor (Pijl 1982). Porém, os sicônios maduros de F. luschnathiana apresentaram odor, o que sugere que os sicônios maduros desta espécie atraem tanto aves como mamíferos, como foi

confirmado neste estudo, e também por Galetti (1992).

Como a fenologia de frutificação das figueiras é assincrônica e imprevisível, acreditamos que elas possam ser recursos alimentares-chaves na Reserva de Santa Genebra. Recurso alimentar-chave foi definido por Terborgh (1986) como plantas que frutificam em épocas de generalizada escassez de alimentos para os frugívoros. As figueiras são consideradas recursos-chave na região amazônica e nas florestas úmidas asiáticas (Lambert & Marshall 1991, Leighton & Leighton 1983, Terborgh 1986). Porém, Gautier-Hion & Michaloud (1989) não verificaram que as figueiras eram recursos-chave em regiões africanas. Galetti (1992), não considerou as figueiras como recurso alimentar-chave para os frugívoros da Reserva de Santa Genebra, baseado na fenologia e na frequência de visitas de frugívoros aos sicônios maduros. No entanto, com a continuação da destruição do hábitat e o depauperamento da fauna de frugívoros especializados nesta Reserva (ver Leitão-Filho 1992b, Silva *et al.* 1992), a assincrônica e copiosa produção de sicônios poderá aumentar a importância das figueiras como recurso alimentar crítico para vertebrados. Terborgh (1986) fez uma predição de que se as figueiras, palmeiras e plantas produtoras de néctar fossem removidas de uma floresta tropical, ocorreria uma perda de metade ou três-quartos do total da biomassa de aves e mamíferos. Como os esforços de conservação atualmente estão concentrados na preservação das espécies-chave (Rohlf 1991, porém ver Mills *et al.* 1993), a conservação das espécies de figueiras na Reserva de Santa Genebra é recomendável.

As formigas *Pheidole* sp. e *Atta sexdens*, que carregam sementes e frutos para seus formigueiros muitas vezes distantes

da árvore, podem atuar como dispersores secundários das sementes da figueira. Como as figueiras estudadas são hemiepífitas, sementes deixadas no solo provavelmente não encontrarão micrositios bons para germinação e estabelecimento. No entanto, estudos sobre a dispersão secundária por formigas seriam convenientes, pois algumas espécies de formigas podem fazer formigueiros em troncos de árvores e formar "ant-gardens" (Fisher 1992, Wheeler 1942), e alguns estudos indicam a importância das formigas para a dispersão de figueiras centro-americanas (Kaufmann *et al.* 1991, Roberts & Heithaus 1986).

4.5. GERMINAÇÃO DE SEMENTES

As condições básicas para a germinação das sementes de *Ficus glabra*, *F. enormis* e *F. luschnathiana* foram umidade constante, luz e microorganismos. Não há inibidores na camada hialina em torno do aquênio, uma vez que eles germinaram normalmente. Galil & Meiri (1981) verificaram que as condições básicas para a germinação de sementes de uma figueira paleotropical são umidade e a luz, enquanto Ramírez (1976b) verificou que, além desses fatores, a presença de microorganismos é importante para as sementes de uma figueira neotropical. Segundo Ramírez (1976b), a importância dos microorganismos na germinação é pelo fato de destruírem a capa viscosa hialina que recobre os frutos das figueiras. Bessey (1908) verificou germinação tanto em sementes mantidas sob iluminação como nas em completa escuridão.

As diferenças nas porcentagens de germinação verificadas em todos os tratamentos, podem ocorrer pela falta de uniformidade das sementes semeadas. Estas diferenças, no entanto, estão no

intervalo de 20-25% de não-germinação, considerado normal do ponto de vista ecológico, por existir uma compensação pela grande quantidade de sementes produzidas por cada figueira (cf. Galil & Meiri 1981).

A taxa de germinação das sementes de F. glabra e F. luschnathiana não aumentou após a sua passagem pelo tubo digestivo de algumas espécies de aves e morcegos que consumiram os sicônios. Porém, houve aumento significativo da taxa de germinação das sementes de F. enormis defecadas por bugios. O Bugio não pode ser considerado um bom dispersor de sementes de figueiras, uma vez que ele tem longos períodos de permanência na figueira, e a maioria dos aquênios é defecada no solo sob a árvore (Chapman 1989, Figueiredo 1993b). A germinação de cerca da metade das sementes não ingeridas pelo bugio indica que os frugívoros, neste caso, contribuem somente para a disseminação das sementes pela Reserva. O aumento da taxa de germinação das sementes defecadas pelo bugio não é importante para o aumento das plântulas de figueiras, uma vez que a maioria das sementes é colocada em locais inadequados para germinação. Pijl (1982) sugere que nas espécies vegetais zocóricas as sementes são defecadas em condições viáveis para a germinação sendo que, em alguns casos, a passagem pelo tubo digestivo do dispersor aumenta a taxa de sementes germinadas. Porém, como foi verificado neste estudo, as características comportamentais de cada espécie de frugívoro irá definir a colocação das sementes no ambiente mais ou menos adequado, o que pode aumentar a sobrevivência das plântulas das figueiras. A colocação adequada das sementes pode ser importante em espécies vegetais tais como Ficus, Cecropia e outras espécies que produzem grandes quantidades de sementes.

O estabelecimento das plântulas de Ficus, que são frágeis e susceptíveis à dessecação, provavelmente é muito difícil (Bronstein 1992). Apesar da grande quantidade de sementes produzidas por cada figueira, aparentemente as chances de uma planta se estabelecer é também muito pequena (Corner 1952).

4.6. CICLO DE VIDA DAS VESPAS

As características morfológicas do macho e da fêmea dos agaonídeos são diferentes devido a existência de diferenças comportamentais nos dois sexos. As características diferenciais entre machos e fêmeas é atribuída à evolução das vespas no ambiente úmido e escuro do interior do sicônio (Ramírez 1987).

Neste estudo foi verificado que os machos tornam-se mais vagarosos após a abertura do orifício na parede lateral do sicônio. Foi verificado que os machos de uma espécie paleotropical também se tornam vagarosos, e esta mudança no comportamento dos machos foi atribuída a uma mudança na composição interna de gases do sicônio. Após a perfuração do sicônio a composição interna de oxigênio e gás carbônico equilibra-se com a do exterior, e como resultado os machos têm seus movimentos inibidos (Galil *et al.* 1973b).

A endogamia das vespas polinizadoras de espécies de Ficus, apesar de levar à uma maior taxa de homozigose, o que pode ser um fator de diminuição do valor adaptativo da população da vespa, pode ser parcialmente entendida como uma resposta direta ao desenvolvimento em territórios muito limitados, ou seja, no interior do sicônio (Mitchell 1973). Janzen (1979c) sugere que a endogamia é importante no sentido das vespas que nascem de um

sicônio terem comportamento de ajuda mútua. Isto por que, sendo todos os machos e fêmeas irmãos, a inseminação de uma fêmea pode ser feita por qualquer um dos machos que os genes passados para a próxima geração serão praticamente os mesmos. Se a prole da vespa polinizadora não fosse composta de irmãos, os machos que estariam escavando o orifício de saída teriam um valor adaptativo mais baixo, pois outros machos estariam inseminando as fêmeas. Hamilton (1979) sugere que a prole composta por machos irmãos diminui a competição por fêmeas, o que diminui as agressões entre os machos.

As vespas polinizadoras têm pouco tempo de vida após sua saída dos sicônios. A longevidade das fêmeas adultas é importante no sentido de que, quanto maior for o seu tempo de vida, maior será o número de árvores que pode, potencialmente, receber o pólen da figueira da qual as vespas nasceram, pois elas podem voar a maiores distâncias (cf. Janzen 1979a). Kjellberg *et al.* (1988), após experimentos de marcação-recaptura, encontraram que a vespa polinizadora de F. carica, Blastophaga psenes, tem duração de 48 horas após a saída dos sicônios maduros. Em estudos de laboratório com B. psenes, foi encontrada longevidade de dois a três dias (Joseph 1958), enquanto Grandi (1920), encontrou duração de quatro a cinco dias para esta mesma espécie de vespa. Figueiredo & Motta-Junior (1993) encontraram para o microhimenóptero Walkerella microcarpae (= W. yashiroi) (Boucek 1993) uma longevidade de três a onze dias em condições de laboratório. Abdurahiman & Joseph (1976) encontraram duração de cerca de um dia para o agaonídeo Ceratosolen marchali.

A ausência de diapausa em pupa de agaonídeos verificada neste estudo, e o fato dos agaonídeos não utilizarem outra

espécie, leva à consideração que estas vespas somente se utilizem dos sicônios para seu ciclo de vida (ver também Boucek 1988, Bronstein 1989, Ramirez 1969). Geralmente, espécies que dependem de frutificações de abundância errática apresentam diapausa, que pode ter importante significado adaptativo, como ocorre nas mariposas polinizadoras de espécies do gênero Yucca (Powell 1992). Apesar de diapausa nunca ter sido verificado nas vespas de figo, Kjellberg et al. (1988) citam que não houve procura sistemática de vespas de figo em outras espécies vegetais, e que é praticamente desconhecido onde os indivíduos adultos destas vespas passam o período entre sair de uma figueira em fase D e encontrar outra em fase B. Além disso, Abdurahiman & Joseph (1976) citam que as fêmeas de Ceratosolen marchali se alimentam de mel diluído em laboratório, apesar de existir um consenso que as vespas de figo não se alimentam na fase adulta (Bajjnath & Ramcharun 1988, Bronstein 1992). Assim, maiores informações sobre a biologia das vespas adultas fora dos sicônios é de grande importância para a compreensão tanto do ciclo de vida dos Agaonidae como do ajustamento coevolutivo entre figueiras e vespas polinizadoras.

Existem poucos indivíduos de cada espécie de figueira na Reserva de Santa Genebra, o que também ocorre com outras espécies vegetais, refletindo a composição das matas semidecíduas de planalto (H. F. Leitão-Filho, comunicação pessoal (6), Galetti 1992). As figueiras da Reserva de Santa Genebra não apresentam

(6) Departamento de Botânica, Universidade Estadual de Campinas.

perfeita sincronia de episódios reprodutivos, ou seja, quando as vespas polinizadoras estão saindo dos sicônios de uma figueira nem sempre existe outra da mesma espécie com sicônios receptivos. Este fato poderia ser uma indicação de possível processo de extinção da população de polinizadores na área estudada (ver Bronstein *et al.* 1990).

O estabelecimento e a manutenção de uma população de vespas polinizadoras requer que a população de figueiras tenha um número mínimo de indivíduos (McKey 1989). Bronstein *et al.* (1990) mostraram em um estudo simulado que existe a necessidade de uma população mínima de noventa e cinco indivíduos da mesma espécie de figueira para que a população de polinizadores seja mantida ao longo de todo o ano em uma região da África. Apesar do pequeno número de figueiras, foram encontradas vespas polinizadoras em todos os sicônios interflorais. Mesmo que as espécies de vespas polinizadoras não sejam diferentes para cada espécie de figueira, tomando o conjunto das espécies, a assincronia de floração apresenta falhas ao longo do ano. Assim, a não especificidade de polinizador para as espécies de figueiras continua não explicando a presença de vespas em todas as florações. A presença contínua das vespas polinizadoras na área poderia ter três explicações: o ciclo de vida das vespas é completado em outro gênero de plantas; existe diapausa nas pupas das vespas; e estas vespas têm outra procedência que não da Reserva de Santa Genebra.

A primeira idéia, ou seja, da vespa passar seu ciclo em outra planta, parece ser uma possibilidade bastante remota uma vez que a coevolução dos Agaonidae com as figueiras é bem antiga (Boucek 1988). Segundo Ramírez (1970a) as vespas de figo não podem se desenvolver em outro lugar exceto nas flores das

figueiras. A segunda possibilidade, ou seja, a ocorrência de diapausa em pupas foi testada e os resultados mostram que isto não ocorre. Bronstein (1992) cita que nunca foi verificado diapausa em pupas ou adultos de Agaonidae. Assim, a possibilidade da ocorrência de diapausa parece também ser pequena.

A maior probabilidade para a presença do polinizador em todas as florações é a de que as vespas procedem de figueiras que estão fora da Reserva. Esta possibilidade foi apoiada com a verificação de que todas as espécies de figueiras da Reserva de Santa Genebra também ocorrem na cidade de Campinas, no Distrito de Barão Geraldo e nas vizinhanças da Reserva (Figueiredo 1991b). Possivelmente, as vespas que emergem de sicônios pós-florais de figueiras da reserva são atraídos para as figueiras com sicônios receptivos da mesma espécie em áreas antrópicas, e vice-versa. As figueiras nas praças são, na sua maioria, invasoras hemiepífitas de árvores comumente utilizadas na urbanização, como Tipuana tipu e Caesalpinia peltophoroides, cujos ramos e troncos oferecem substrato adequado para a germinação e o estabelecimento de figueiras estranguladoras. E, além destes indivíduos hemiepífitas, algumas espécies de figueiras são utilizadas na ornamentação de praças e parques.

No entanto, deve-se considerar que os agrupamentos humanos se estabeleceram no entorno da Reserva há poucos anos, e, conseqüentemente, a arborização das praças e ruas com figueiras é recente. Assim, pode-se pensar em uma hipótese alternativa para explicar a existência da vespa polinizadora na área, que seria a ocorrência de diapausa nas vespas adultas, após sua saída dos sicônios. No presente estudo não foi testada a ocorrência de diapausa em agaonídeos adultos.

Se a produção de sicônios pelas figueiras das áreas antrópicas for parcialmente responsável pela manutenção das vespas polinizadoras das figueiras da Reserva de Santa Genebra, e estas figueiras invasoras de ambientes antrópicos forem eliminadas, poderá ocorrer extinção das vespas polinizadoras, e as figueiras da Reserva não terão seus sicônios polinizados. Raven (1977) sugere que as plantas polinizadas por animais têm menor risco de extinção em condições onde existe redução na densidade populacional. No entanto, se a população local de plantas se tornar isolada por distâncias que excedam às distâncias de vôo do polinizador, elas correm grande risco de extinção local (Eriksson & Bremer 1992). Apesar de não existirem referências na literatura sobre a distância de vôo das vespas agaonídeas, pode-se prever que, devido ao seu diminuto tamanho, as vespas tenham pequena autonomia de vôo. Se for confirmado que as distâncias percorridas pelas vespas realmente não são grandes, a hipótese da ocorrência de diapausa em vespas adultas torna-se fortalecida.

Segundo o presente estudo, na fase de dispersão as vespas sofreram predação por aranhas e aves. Aparentemente, a predação feita por besouros estafilinídeos pode ser de impacto considerável sobre as vespas polinizadoras. Porém, estudos aprofundados são necessários para melhor compreensão do impacto causado por predadores de vespas de figo sobre o fluxo gênico em Ficus. O estudo de uma espécie de vespa neotropical também mostrou que a prole da vespa polinizadora sofre grande predação por aranhas, insetos e aves durante a fase de dispersão (Bronstein 1989).

A interação entre agaonídeos polinizadores e figueiras tem sido considerada um dos melhores exemplos de mutualismo (Wiebes 1979). Em estudos de mutualismos, o termo benefício é de central importância (Cushman & Beattie 1991), uma vez que os organismos mutualistas deixam mais descendentes ao se beneficiarem de um recurso apresentado pela outra parte. Assim, pode-se considerar que, no mutualismo Ficus-Agaoninae, o recurso que beneficia a figueira é o transporte de pólen pelas vespas fêmeas, e o recurso utilizado pelas vespas são as flores femininas de estilete curto produzidas nos sicônios das figueiras. Briand & Yodzis (1982) definiram mutualismo obrigatório como sendo uma associação entre duas espécies que se torna vital para ambos os parceiros. Como este é o caso da relação figueira-vespa, estes organismos podem ser considerados mutualistas obrigatórios.

Não foram encontradas interações agressivas entre os machos de Pegoscapus. Murray (1989) observou nos gêneros Philotrypesis (Sycorictinae) e Idarnes (Sycophaginae), confrontos que resultavam na morte de um dos machos. Figueiredo & Motta-Junior (1993) também encontraram interações antagonísticas entre machos de Walkereella (Otitesellinae), mas sem verificar morte. Nestes dois estudos, as vespas não eram de espécies polinizadoras. Murray (1984, 1987) e Hamilton (1979) observaram que os machos dos insetos de figo parecem lutadores, uma vez que são robustos, possuem mandíbulas poderosas e cabeças muito esclerotizadas. Esta descrição não corresponde aos machos de Pegoscapus sp. deste estudo, indicando que não possuem adaptações morfológicas para confrontos. Recentemente, Murray (1990) generalizou que os membros da subfamília Agaoninae não desenvolveram comportamento agressivo.

Não encontrei dípteros utilizando os figos como sítios de oviposição, o que concorda com a predição feita por Lachaise & Tsacas (1983) de que a radiação adaptativa de drosofilídeos relacionada à evolução das figueiras ocorreu somente na África. No entanto, outros autores encontraram Drosophilidae ovipondo em figueiras nativas na América do Norte e em F. carica (Heed 1957, Miller & Phaff 1962), e uma espécie de Diptera foi encontrada utilizando figos na Austrália (Bock 1976). O presente trabalho, no entanto, reforça a predição de Lachaise & Tsacas (1983), já que a exploração dos figos por Diptera parece ter sido apenas oportunista.

As formigas Camponotus sp. e Crematogaster sp. que ocorriam nos ramos das figueiras, não apresentaram interação com as vespas de figo. Estas formigas podem entrar nos sicônio de fase D e preda vespas não-eclodidas. Verkerke (1986) também observou formigas Oecophylla sp. nos ramos de F. ottoniifolia na fase A, mas não observou relação entre as formigas e as vespas polinizadoras. A cavidade dos sicônios de F. ottoniifolia é também vasculhada por formigas Xyphomyrmex sp. (Verkerke 1986). As formigas que atendiam homópteros em F. guaranitica não tiveram interferência na polinização da figueira, diferindo dos dados de Compton & Robertson (1988), que observaram formigas atendendo homópteros nos ramos de Ficus sur e predando as vespas no momento em que chegavam nos sicônios da fase B. Também não foi observado ataque das formigas a insetos herbívoros que pousam nas folhas e ramos, diferindo de estudos que provam que as formigas que atendem homópteros reduzem a herbivoria (para recente revisão, ver Rocha & Bergallo 1992).

Uma última constatação foi a presença de Nematoda, em grande quantidade, no interior de figos em fases D e E, e na superfície externa do corpo das vespas fêmeas recém-saídas dos sicônios. Aparentemente, a dispersão destes vermes ocorre através da própria dispersão das vespas. No entanto, a biologia destes nematódeos, e sua relação com os sicônios das figueiras e suas vespas polinizadoras, ainda merece maiores estudos.

5 - CONSIDERAÇÕES FINAIS

As figueiras presentes na Reserva de Santa Genebra apresentam ampla variedade de animais que dependem direta ou indiretamente de seus figos: aves, macacos, morcegos, vespas, besouros, formigas, abelhas, cigarrinhas, nematódeos e libélulas. O pequeno número de indivíduos de Ficus de cada espécie existente na Reserva faz com que a sua fenologia não garanta que em todas as épocas do ano existam sicônios receptivos às vespas polinizadoras. Na falta de vespas polinizadoras, ocorrem abortos totais dos figos. Estes abortos provavelmente prejudicam todos os animais que se beneficiam do mutualismo entre figueiras e vespas, por não poderem utilizar os sicônios como recurso alimentar. Este prejuízo poderá ser ainda maior nos períodos de escassez de alimentos (ver Galetti 1992).

A extinção da relação figueira-vespa na Reserva de Santa Genebra poderá depender de como será a resposta destas populações à fragmentação acentuada da mata nativa (ver Pimm & Gilpin 1986). Aparentemente, o efeito de borda está contribuindo para que o

sistema figueira-vespa não seja extinto (ver Lovejoy et al. 1986), uma vez que, possivelmente, ocorrem na Reserva as vespas polinizadoras provindas das figueiras de áreas urbanas.

6. RESUMO

As figueiras são conhecidas há milênios, porém a sua biologia reprodutiva só recentemente tem sido estudada profundamente. No Brasil, a ecologia das figueiras é pouco conhecida. O presente trabalho foi desenvolvido na Reserva de Santa Genebra, Estado de São Paulo, e aspectos da fenologia, polinização, dispersão, predação e germinação das sementes de três espécies de Ficus foram estudados. A floração nas três espécies é assincrônica e não está correlacionada a fatores ambientais tais como pluviosidade e temperatura. A polinização foi feita por vespas Pegoscapus sp., e outros microhimenópteros que utilizaram os sicônios não atuaram como polinizadores. A dispersão das sementes foi feita por frugívoros generalistas, sendo que alguns vertebrados e insetos atuaram como predadores de sementes. As condições básicas para a germinação das sementes das figueiras foram luz, umidade constante e presença de microorganismos. As figueiras são imprescindíveis para a sobrevivência de espécies diretamente relacionadas aos sicônios, como as vespas de figo. Além disso, os sicônios constituem fonte alimentar para vertebrados frugívoros, predadores de sementes especializados e predadores de vespas de figo. A manutenção da população de figueiras na Reserva de Santa Genebra provavelmente será possível a longo prazo se forem implementados programas de manejo de suas populações.

7. ABSTRACT

The study of the reproductive biology of figs (Ficus spp.) is recent and, in Brazil, the ecology of fig pollination is little known. This study was done at "Reserva de Santa Genebra", southeastern Brazil, and the phenology, pollination, dispersion, predation and germination of the seeds of three fig species were studied. The flowering of the species was asynchronous and was not correlated with environmental factors such as temperature and pluviosity. The pollination of fig flowers were done by the wasp Pegoscapus sp. Other fig wasps inhabited the syconia but they did not pollinate the flowers. The dispersion of the seeds was done by generalist frugivores. Some vertebrates and insects predated fig seeds. The factors influencing germination were light, humidity and microorganisms. The figs are important to the survivorship of several animal species that utilize syconia. The fig population in the Reserva de Santa Genebra should be maintained by environmental management.

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABDURAHIMAN, U. C. & K. J. JOSEPH. 1976. Observations on the biology and behaviour of Ceratosolen marchali Mayr (Agaonidae, Chalcidoidea, Hymenoptera). Entomon 1: 115-122.
- ASSEM, J. VAN DEN, H. A. J. IN DEN BOSCH & E. PROOY. 1982. Melittobia courtship behaviour: a comparative study of evolution of a display. Neth. J. Zool. 32: 427-471.
- AUGSPURGER, C. K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators on Hybanthus prunifolius (Violaceae). Ecology 62: 775-788.
- AUGUST, P. 1981. Fig fruit consumption and seed dispersal by Artibeus jamaicensis in the Llanos of Venezuela. Biotropica 13: 70-76.
- BAIJNATH, H. & S. RAMCHARUN. 1983. Aspects of pollination and floral development in Ficus capensis Thunb. (Moraceae). Bothalia 14: 883-888.
- BAIJNATH, H. & S. RAMCHARUN. 1988. Reproductive biology and chalcid symbiosis in Ficus burtt-davyi (Moraceae). Monograph. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 25: 227-235.
- BAIJNATH, H., S. RAMCHARUN & S. NAICKER. 1983. Microscopic observations of the inner syconial surfaces in some South African figs (Ficus spp. - Moraceae). Proceedings of the Electron Microscopy Society of Southern Africa 13: 57-58.
- BAKER, H. G. 1961. Ficus and Blastophaga. Evolution 15: 378-379.
- BAKER, H. G., & P. D. HURD, Jr. 1968. Intrafloral ecology. Ann. Rev. Entomol. 13: 385-414.

- BALAKRISHNAN, N. & U. C. ABDURAHIMAN. 1987. Ethological adaptations of Kradibia gestroi (Grandi) (Agaonidae: Hymenoptera) for pollination and oviposition. In: M. Baladrisnhan & K. M. Alexander (eds.) Recent trends in ethology in India. Bombay.
- BARKER, N. P. 1985. Evidence of a volatile attractant in Ficus ingens (Moraceae). Bothalia 15: 607-611.
- BARNEA, A., Y. TOM-TOV & J. FRIEDMAN. 1990. Differential germination of two closely related species of Solanum in response to bird ingestion. Oikos 57: 222-228.
- BEGON, M.; J. L. HARPER & C. R. TOWNSEND. 1990. Ecology: individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publications, Massachusetts.
- BENZING, D. H. 1990. Vascular epiphytes: general biology and related biota. Cambridge University Press, Cambridge.
- BERG, C. C. 1979. Urticales, their differentiation and systematic position. Plant Syst. Evol., suppl.1: 349-374.
- BERG, C. C. 1983. Dispersal and distribution in the Urticales - an outline. Sonderb. naturwiss. Ver. Hamburg 7: 219-229.
- BERG, C. C. 1989a. Reproduction and evolution in Ficus (Moraceae): traits connected with the adequate rearing of pollinators. Mem. N. Y. bot. Gdn 55: 169-185.
- BERG, C. C. 1989b. Classification and distribution of Ficus. Experientia 45: 605-611.
- BERG, C. C. 1990. Differentiation of flowers and inflorescences of Urticales in relation to their protection against breeding insects and to pollination. Sommerfeltia 11: 13-34.

- BERG, C. C., M. VAZQUEZ-AVILA & F. KOOY. 1986. Ficus species of Brazilian Amazonia and the Guianas. Acta Amazon. 14: 159-194
- BESSEY, E. A. 1908. The Florida strangling figs. Ann. Rep. Missouri Bot. Gdn. 19: 25-33.
- BOCK, I. R. 1976. Drosophilidae of Australia. I. Drosophila (Insecta: Diptera). Aust. J. Zool. 40: 1-105.
- BOUCEK, Z. 1988. Australasian Chalcidoidea (Hymenoptera). The Cambrian News. UK.
- BOUCEK, Z. 1993. The genera of chalcidoid wasps from Ficus fruit in the New World. J. Nat. Hist. 27: 173-217.
- BOUCEK, Z.; A. WATSHAM & J. T. WIEBES. 1981. The fig wasp fauna of the receptacles of Ficus thoningii (Hymenoptera, Chalcidoidea). Tijdschr. Ent. 124: 149-233.
- BRIAND, F. & P. YODZIS. 1982. The phylogenetic distribution of obligate mutualism: evidence of limiting similarity and global instability. Oikos 39: 273-175.
- BRONSTEIN, J. L. 1987. Maintenance of species-specificity in a neotropical fig-pollinator wasp mutualism. Oikos 48: 39-46.
- BRONSTEIN, J. L. 1988. Individual and population consequences of fig flowering patterns. Bulletin of the Ecological Society of America 69: 82-83
- BRONSTEIN, J. L. 1989. A mutualism at the edge of its range. Experientia 45: 622-637.
- BRONSTEIN, J. L. 1992. Seed predators as mutualists: ecology and evolution of the fig/pollinator interaction. In: E. Bernays (ed.) Insect-plant interactions. pp.1-43. CRC Press, Florida.

- BRONSTEIN, J. L. & A. PATEL. 1992. Causes and consequences of within-tree phenological pattern in the Florida strangling fig, Ficus aurea (Moraceae). Am. J. Bot. 79: 41-48.
- BRONSTEIN, J. L. & K. HOFFMANN. 1987. Spatial and temporal variation in frugivory at a neotropical fig, Ficus pertusa. Oikos 49: 261-268.
- BRONSTEIN, J. L. & D. McKEY. 1989. The fig/pollinator mutualism: a model system for comparative biology. Experientia 45: 601-604.
- BRONSTEIN, J. L.; P. H. GOUYON; C. GLIDDON; F. KJELLBERG & G. MICHALOUD. 1990. The ecological consequences of flowering asynchrony in monoecious fig: a symulation study. Ecology 71: 2145-2156.
- BROWER, J. E. & J. H. ZAR. 1984. Field & laboratory methods for general ecology. Wm. C. Brown Publishes, Iowa.
- BROWN, J. H. & A. KODRIC-BROWN. 1979. Convergence, competition and mimicry in a temperate community of hummingbird-pollinated plants. Ecology 64: 851-861.
- CARAUTA, J. P. P. 1983. Plantas da Bíblia - pequeno comentário. Atas da Sociedade Botânica do Brasil 1: 47-54.
- CARAUTA, J. P. P. 1989. Taxonomia e conservação de figueiras brasileiras. Albertoa 2: 1-311.
- CARDOZO, Y. 1981. Florida's Ficus. Garden 5: 6-9.
- CHAPMAN, C. A. 1989. Primate seed dispersal: the fate of dispersed seeds. Biotropica 21: 148-154.
- CHOPRA, R. N. & H. KAUR. 1969. Pollination and fertilization in some Ficus species. Beitr. Biol. Pflanzen 45: 441-446.

- CLAYTON, R. 1984. The lygaied fauna of Ficus pertusa. In: C. Simon (ed.) Tropical biology: an ecological approach, pg. 343-351. OTS Press, Durham.
- COATES-ESTRADA, R. & A. ESTRADA. 1986. Fruiting and frugivores at a strangler fig in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. J. Trop. Ecol. 2: 349-357.
- COMPTON, S. G. & F. A. C. McLAREN. 1989. Respiratory adaptations in some male fig wasps. Proc. K. Ned. Akad. Wet. C 92: 57-71.
- COMPTON, S. G. & H. G. ROBERTSON. 1988. Complex interactions between mutualisms: ants tending homopterans protect fig seeds and pollinators. Ecology 69: 1302-1305.
- COMPTON, S. C., K. C. HOLTON, V. K. RASHBROOK, S. van NOORT, S. L. VINCENT & A. B. WARE. 1991. Studies of Ceratosolen galili, a non-pollinating agaonid fig wasp. Biotropica 23: 188-194.
- CONDIT, I. J. 1947. The fig. Chronica Botanica Co., Massachusetts.
- CORLETT, R. T. 1984. The phenology of Ficus beniamina and Ficus microcarpa in Singapore. J. Singapore Acad. Sci. 13: 30-31.
- CORLETT, R. T. 1987. The phenology of Ficus fistulosa in Singapore. Biotropica 19: 122-124.
- CORNER, E. J. H. 1952. Wayside trees of Malaya. Government Printers, Singapore.
- CORNER, E. J. H. 1958. An introduction to the distribution of Ficus. Reinwardtia 4: 357-360.

- CORNER, E. J. H. 1965. Check-list of Ficus in Asia and Australia with keys to identification. Grd. Bull., Singapore 21: 1-186.
- CORNER, E. J. H. 1976. The climbing species of Ficus: derivation and evolution. Phil. Trans. R. Soc. Lond. ser. B 273: 359-386 .
- CORNER, E. J. H. 1985. Ficus (Moraceae) and Hymenoptera (Chalcidoidea): figs and their pollinators. Biol. J. Linnean Soc. 25 : 187-195.
- COUTURIER, G. & D. LACHAISE. 1982. Le peuplement d'insectes en forêt de Tai. II. Les insectes associés aux figuiers en forêt de Tai: le témoignage d'une longue histoire commune. Bulletin de la Société Entomologique de France 87: 384-388.
- CRUZ, A. 1974. Feeding assemblages of Jamaican birds. Condor 76: 103-107 .
- CROME, F. J. H. 1975. The ecology of fruit pigeons in tropical northern Queensland. Aust. Wildl. Res. 2: 155-185.
- CUNNINGHAM, D. C. 1889. On the phenomena of fertilization of Ficus roxburghii Wall. Ann. Roy. Bot. Gardens Calcutta 1: 13-51.
- CUSHMAN, J. H. & A. J. BEATTIE. 1991. Mutualisms: assessing the benefits to hosts and visitors. Trends in Ecology and Evolution 6: 193-195.
- DEBUSSCHE, M. 1989. Role de oiseaux disséminateurs dans la germination des graines des plantes à fruits charnus en région Méditerranée. Acta Oecologica 6: 365-374.
- DESHMUKH, I. 1986. Ecology and tropical biology. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pg: 167.

- DE SANTIS, L. - 1980. Catalogo de los himenopteros brasileños de la serie parasitica, incluyendo Behyloidea. Ed. Universidade Federal do Paraná. Curitiba.
- de STEVEN, D. & F. E. PUTZ. 1984. The impact of mammals on early recruitment of a tropical canopy tree, Dipteryx panamensis, in Panama. Oikos 43: 207-216.
- DOBZHANSKY, T. & J. MURÇA-PIRES. 1957. Strangler trees. Sci. Am. 190: 78-80.
- ERIKSSON, O. & B. BREMER. 1992. Pollination systems, dispersal modes, life forms, and diversification rates in angiosperm families. Evolution 46: 258-266.
- FERNANDES, A. & P. BEZERRA. 1990. Estudo fitogeográfico do Brasil. Stylus Comunicações, Fortaleza.
- FIGUEIREDO, R. A. de. 1991a. Espécie-especificidade das vespas de figo: um estudo com figueiras exóticas. Ciência e Natura 13: 117-121.
- FIGUEIREDO, R. A. de. 1991b. Levantamento das figueiras (Moraceae) da cidade de Campinas, SP. Bioikos 5: 77-83.
- FIGUEIREDO, R. A. de. 1992. Produção anual de folhas e frutos em uma figueira monóica. VII Seminário Regional de Ecologia, Universidade Federal de São Carlos, SP, pg: 97. Resumos.
- FIGUEIREDO, R. A. de. 1993a. Predation on immature syconia of Ficus guaranitica by the parrotlet Forpus xanthoerygius in Southeastern Brazil. Studies on neotropical fauna and environment (submetido).
- FIGUEIREDO, R. A. de. 1993b. Ingestion of Ficus enormis syconia by howler monkeys (Alouatta fusca): effects on seed germination. J. Trop. Ecol. 9: (no prelo).

- FIGUEIREDO, R. A. de & J. C. MOTTA JUNIOR. 1986a. Análise da relação entre Ficus microcarpa (Moraceae) e um microhimenóptero hospedeiro na região de São Carlos, SP. Anais da Sociedade Botânica de São Paulo 6: 103-107.
- FIGUEIREDO, R. A. de & J. C. MOTTA JUNIOR. 1986b. Considerações iniciais sobre a polinização de Ficus retusa (Moraceae) em São Carlos, SP. Ci. Cult. 38(supl.): 695.
- FIGUEIREDO, R. A. de & J. C. MOTTA JUNIOR. 1986c. Notas bionômicas de um microhimenóptero (Pteromalidae, Chalcidoidea), hospedeiro de uma figueira ornamental. V Seminário Regional de Ecologia, Universidade Federal de São Carlos, SP, pg: 59. Resumos.
- FIGUEIREDO, R. A. de & J. C. MOTTA JUNIOR. 1993. Biological aspects of Walkerella yashiroi (Ishii) (Hymenoptera, Chalcidoidea). Naturalia (no prelo).
- FIGUEIREDO, R. A. de & J. M. de QUEIROZ. 1993. Herbivory on an ornamental fig by a neotropical moth. Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society (no prelo).
- FIGUEIREDO, R. A. de, J. C. MOTTA JUNIOR & L. A. S. VASCONCELLOS. 1992. Reproductive ecology of Ficus microcarpa (Moraceae) in Southeastern Brazil. Rev. Bras. Biol. (submetido).
- FISHER, B. L. 1992. Facultative ant association benefits a neotropical orchid. J. Trop. Ecol. 8: 109-114.
- FRANK, S. A. 1984. The behavior and morphology of the fig wasps Pegoscapus assuetus and P. jimenezi: descriptions and suggested behavioral characters for phylogenetic studies. Psyche 91: 289-308.
- FRANKIE, G. W., H. G. Baker & P. A. OPLER. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. J. Ecol. 62: 881-919.

- FRENCH, K. 1991. Characteristics and abundance of vertebrate-dispersed fruits in temperate wet sclerophyll forest in south-eastern Australia. Aust. J. Ecol. 16: 1-13.
- FRENCH, K. 1992. Phenology of fleshy fruits in a wet sclerophyll forest in southeastern Australia: are birds an important influence? Oecologia 90: 366-373.
- GALETTI, M. 1992. Sazonalidade na dieta de vertebrados frugívoros em uma floresta semidecídua no Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- GALETTI, M. & M. RODRIGUES. 1992. Comparative seed predation on pods by parrots in Brazil. Biotropica 24: 222-224.
- GALETTI, M., M. PASCHOAL & F. PEDRONI. 1992. Palm nut predation (Syagrus romanzoffiana) by squirrels (Sciurus ingrami) in south-east Brazil. J. Trop. Ecol. 8: 121-123.
- GALIL, J. 1973a. Topocentric and ethodynamic pollination. In: N. B. M. Brantjes & H. F. Linskens (eds.) Pollination and dispersal. Nijmegen.
- GALIL, J. 1973b. Pollination in dioecious figs. Pollination in Ficus fistulosa by Ceratosolen hewitti. Gdms Bull. Singapore 26: 303-311.
- GALIL, J. 1977. Fig biology. Endeavour 1: 52-56.
- GALIL, J. & D. EISIKOWITCH. 1968a. On the pollination ecology of Ficus sycomorus in East Africa. Ecology 49: 259-269.
- GALIL, J. & D. EISIKOWITCH. 1968b. Flowering cycles and fruit types in Ficus sycomorus in Israel. New Phytol. 67: 745-758.
- GALIL, J. & D. EISIKOWITCH. 1969. Further studies on the pollination ecology in Ficus sycomorus L. (Hymenoptera, Chalcidoidea, Agaonidae). Tijdschr. Ent. 112: 1-13.

- GALIL, J. & D. EISIKOWITCH. 1974. Further studies on the pollination ecology in Ficus sycomorus. II. Pocket filling and emptying by Ceratosolen arabicus Mayr. New Phytol. 73: 515-528.
- GALIL, J. & L. MEIRI. 1981. Druplet germination in Ficus religiosa L. Israel J. Bot. 30: 41-47.
- GALIL, J. & Y. SNITZER-PASTERNAK. 1970. Pollination in Ficus religiosa L. as connected with the structure and mode of action of the pollen pockets of Blastophaga quadraticeps Mayr. New Phytol. 69: 775-784.
- GALIL, J., R. DULBERGER & D. ROSEN. 1970. The effects of Sycophaga sycomori L. on the structure and development of the syconia in Ficus sycomorus L. New Phytol. 72: 1113-1127.
- GALIL, J., W. RAMÍREZ B. & D. EISIKOWITCH. 1973a. Pollination of Ficus costaricana and F. hemsleyana by Blastophaga estherae and B. tonduzi (Agaonidae) in Costa Rica. Tijdschr. Ent. 116: 175-183.
- GALIL, J., M. ZERONI & D. B. SHALOM. 1973b. Carbon dioxide and ethylene effects in the co-ordination between the pollinator Blastophaga quadraticeps and the syconium in Ficus religiosa. New Phytol. 72: 1113-1127.
- GAUTIER-HION, A. & G. MICHALOUD. 1989. Are figs always keystone resources for tropical frugivorous vertebrates? A test in Gabon. Ecology 70: 1866-1883.
- GRANDI, G. 1920. Studio morfologico e biologico della Blastophaga psenes L. Boll. Lab. Zool. Portici 14: 63-204.
- GRANDI, G. 1929. Studio morfologico e biologico della Blastophaga psenes L. Bol. Lab. Ent. R. sup. agr. Bologna 2: 1-119.

- GRANDI, G. 1934. Nuovi agaonidi (Hymenoptera, Chalcidoidea) della fauna Neotropica. Boll. Lab. Entomol. Bologna 7: 186-197.
- GRANDI, G. 1963. Catalogo ragionato degli agaonidi del mondo descritti fino ad oggi. Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna 26: 319-373.
- HAMILTON, W. D. 1979. Wingless and fighting males in fig wasps and other insects. In: M. S. Blum & N. A. Blum (eds.) Reproduction, competition and selection in insects. Academic Press, New York.
- HARPER, J. L., P. H. LOVELL & K. G. MOORE. 1970. The shapes and sizes of seeds. Ann. Rev. Ecol. Syst. 1: 327-356.
- HEED, W. B. 1957. Ecological and distributional notes on the Drosophilidae (Diptera) of El Salvador. Univ. Texas Publ. 5721: 62-78.
- HEITHAUS, E. R., T. H. FLEMING & P. A. OPLER. 1975. Foraging patterns and resource utilization by eight species of bats in a seasonal tropical forest. Ecology 56: 841-854.
- HERRE, E. A. 1989. Coevolution of reproductive characteristics in 12 species of new world figs and their pollinator wasps. Experientia 45: 637-647.
- HERRERA, C. M. 1982. Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. Ecology 63: 773-784.
- HERRERA, C. M. 1984. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants and their interaction in Mediterranean scrublands. Ecol. Monogr. 54: 1-23.
- HERRERA, C. M. 1985. Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. Oikos 44: 132-141.

- HILL, D. S. 1967. Figs (*Ficus* spp.) and fig-wasps (Chalcidoidea). J. Nat. Hist. 1: 413-434.
- HILTY, S. L. 1980. Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Columbia. Biotropica 12: 292-306.
- HOLDRIDGE, L. R. 1967. Life zone ecology. Costa Rica: Tropical Science Center.
- HOWE, H. F. 1984a. Interaction and coevolution. Evolution 38: 463-464.
- HOWE, H. F. 1984b. Constraints on the evolution of mutualisms. Am. Nat. 123: 764-777.
- HOWE, H. F. 1985. Not all male dogs have fitness. Biotropica 17: 205.
- JANZEN, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. Evolution, Lancaster 23: 620-637.
- JANZEN, D. H. 1969. Seed eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. Evolution 23: 1-27.
- JANZEN, D. H. 1979a. How to be a fig. Annu. Rev. Ecol. Syst. 10: 13-51.
- JANZEN, D. H. 1979b. How many babies do figs pay for babies? Biotropica 11: 48-50.
- JANZEN, D. H. 1979c. How many parents do the wasps from a fig have? Biotropica 11: 127-129.
- JANZEN, D. H. 1980. When it is coevolution? Evolution 34: 611-612.

- JANZEN, D. H. 1981. Ficus ovalis seed predation by an Orange-chinned parakeet (Brotogeris jugularis) in Costa Rica. Auk 98: 841-844.
- JANZEN, D. H. 1983a. Food webs: who eats what, why, how, and with what effects in a tropical forest? In: F. B. Goley (ed.) Tropical rain forest ecosystem. Elsevier Scientific Publishing Company.
- JANZEN, D. H. 1983b. Dispersal of seeds by vertebrate guts. In: D. J. Futuyma & M. Slatkin (eds.) Coevolution, pg. 232-262. Sinauer, Sunderland, Mass.
- JANZEN, D. H. 1985. Male dogs have fitness. Biotropica 17: 205.
- JERMY, T. 1984. Evolution of insect/host relationships. Am. Nat. 124: 609-630.
- JOSEPH, K. J. 1958. Recherches sur les chalcidiens, Blastophaga psenes L. et Philotrypesis L. du figuier (Ficus carica L.). Annales des Sciences Naturelles Zoologiques 13: 187-260.
- JOSEPH, M. & U. C. ABDURAHIMAN. 1978. Oviposition behaviour of Ceratosolen fusciceps Mayr (Agaonidae: Hymenoptera) and the mechanism of pollination in Ficus racemosa L. J. Bombay Nat. Hist. Soc. 78: 287-291.
- JOSEPH, K. J. & U. C. ABDURAHIMAN. 1984. Agaonid-Ficus interactions with special reference to pollination ethology. Proc. Indian Acad. Sci. (Anim. Sci.) 93: 365-372.
- KAUFMANN, S., D. B. McKEY, M. H. McKEY & C. C. HORVITZ. 1991. Adaptations for a two-phase seed dispersal system involving vertebrates and ants in a hemiepiphytic fig (Ficus microcarpa: Moraceae). Am. J. Bot. 78: 971-977.

- KEELER-WOLF, T. 1988. Fruit and consumer differences in 3 species of trees shared by Trinidad and Tobago. Biotropica 20: 38-52.
- KJELLBERG, F., G. MICHALOUD & G. VALDEYRON. 1987. The Ficus-pollinator mutualism: how can it be evolutionary stable? In: V. Labeyrie, G. Fabres & D. Lachaise, eds. Insects-plants, pg: 335-340. Dr. W. Junk Publishers, Netherland.
- KJELLBERG, F., B. DOUMESCHE & J. L. BRONSTEIN. 1988. Longevity of a fig wasp (Blastophaga psenes). Proc. K. Ned. Akad. Wet. C 91: 117-122.
- KRICHER, J. C. 1989. A neotropical companion. Princeton University Press, New Jersey. pg: 160-161.
- LACHAISE, D. & L. TSACAS. 1983. Breeding-sites in tropical African drosophilids. In: M. Ashburner, H. L. Carsen & J. N. Thompson (eds.) The genetics and biology of Drosophila, vol. 3. Academic Press, London.
- LACHAISE, D.; L. TSACAS & G. COUTURIER. 1982. The Drosophilidae associated with tropical African figs. Evolution 36: 141-151.
- LAMBERT, F. R. 1992. Fig dimorphism in bird-dispersed gynodioecious Ficus. Biotropica 24: 214-216.
- LAMBERT, F. R. & A. G. MARSHALL. 1991. Keystone characteristics of bird-dispersed Ficus in a Malaysian lowland rain forest. J. Ecol. 79: 793-810.
- LECK, C. F. 1972. Observations of birds at Cecropia trees in Puerto Rico. Wilson Bull. 84: 498-500.

- LEIGHTON, M. & D. R. LEIGHTON. 1983. Vertebrate responses to fruiting seasonality within a Bornean forest. In: S. Sutton, T. Whitmore & A. Cladwick (eds.) Tropical rain forest: ecology and management, pp. 181-196. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- LEITAO-FILHO, H. F. 1982. Aspectos taxonômicos das florestas do estado de São Paulo. In: Anais do Congresso Nacional sobre Essências Nativas. Silvicultura 71: 1181-1194.
- LEITAO-FILHO, H. F. 1992a. A flora arbórea da Serra do Japi. In: L.P.C. Morellato (org.) História natural da Serra do Japi. Ed. da Unicamp, Campinas.
- LEITAO-FILHO, H. F. 1992b. As perspectivas da Reserva Municipal de Santa Genebra - a problemática da manutenção de uma reserva florestal urbana. Seminário Mata de Santa Genebra. Campinas, pg: 4-5. Resumos.
- LEVEY, D. J. 1988. Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. Ecol. Monogr. 58: 251-269.
- LIEBERMAN, M. & D. LIEBERMAN. 1986. An experimental study of seed ingestion and germination in plant-animal assemblage in Ghana. J. Trop. Ecol. 2: 113-126.
- LLOYD, D. G. & C. J. WEBB. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. I. Dichogamy. New Zealand J. Bot. 24: 135-162.
- LONGO, B. 1909. Osservazione e ricercho sul Ficus carica L. Ann. di Botanica 7: 234-256.

- LOVEJOY, T. E.; R. O BIERREGAARD Jr.; A. B. RYLANDS; J. R. MALCOME = C. E. QUINTELA; L. H. HARPER; K. S. BROWN Jr.; A. H. POWELL; G. V. N. POWELL; H. O. R. SCHUBART & M. B. HAYS. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon Forest fragments. In: M. E. Soulé (ed.) Conservation biology: the science of scarcity and diversity. Sinauer, Sunderland, Mass.
- MABBERLEY, D. J. 1987. The plant-book. Cambridge University Press. Cambridge.
- MANGABEIRA FILHO, O. 1937. Contribuição ao conhecimento dos insetos que vivem em figos do Brasil. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz 32: 443-452.
- MARINHO FILHO, J. S. 1992. Ecologia e história natural das interações entre palmeiras, epífitas e frugívoros na região do pantanal matogrossense. Dissertação de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- MATTHES, L. A. F. 1980. Composição florística, estrutura e fenologia de uma floresta residual do planalto paulista: Bosque dos Jequitibás (Campinas, SP). Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, SP.
- MATTHES, L. A. F. 1992. Dinâmica da sucessão secundária em mata, após ocorrência de fogo, Santa Genebra, Campinas, SP. Dissertação de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- McKEY, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. In: L. E. Gilbert & P. H. Raven (eds.) Coevolution of animals and plants. University of Texas Press, Austin.
- McKEY, D. 1989. Population biology of figs: applications for conservation. Experientia 45: 661-673.

- MEDINA, D. M. & C. H. T. M. CONAGIN. 1964. Técnica citológica. Instituto Agronômico de Campinas, Campinas. pp: 108.
- MELLO FILHO, L. E. 1963. Introdução ao estudo do gênero Ficus (Moraceae) na Guanabara e arredores. Dissertação. Universidade do Estado da Guanabara.
- MELLO FILHO, L. E. & L. J. NEVES. 1990. Um caso de nostogamia em Ficus microcarpa L.f.. Bradea 5: 334-337.
- MICHALOUD, G. & S. MICHALOUD-PELLETIER. 1983. Host and habitat partitioning of fig pollinators. Proceedings of the Mini Symposium Fig and Fig Insects. France.
- MICHALOUD, G. & S. MICHALOUD-PELLETIER. 1987. Ficus hemiepiphytes (Moraceae) et arbres supports. Biotropica 19: 125-136.
- MICHALOUD, G., S. MICHALOUD-PELLETIER, J. T. WIEBES & C. C. BERG. 1985. The co-occurrence of two pollinating species of fig wasp and one species of fig. Proc. K. Ned. Akad. Wet C 88: 93-119.
- MIDYA, S. & R. L. BRAHMACHARY. 1991. The effect of birds upon germination of banyan (Ficus bengalensis) seeds. J. Trop. Ecol. 7: 537-538.
- MILLER, M. W. & H. J. PHAFF. 1962. Successive microbial populations in Calimyrna figs. Appl. Microbiol. 10: 394-400.
- MILLS, L. S., M. E. SOULE & D. F. DOAK. 1993. The keystone-species concept in ecology and conservation. Bioscience 43: 219-224.
- MILTON, K. 1980. The foraging strategy of howler monkeys: a study in primate economics. Columbia University Press, New York.

- MILTON, K. 1991. Leaf change and fruit production in six neotropical Moraceae species. J. Ecol. 79: 661-673.
- MILTON, K., D. M. WINDSOR, D. W. MORRISON & M. A. ESTRIBI. 1982. Fruiting phenologies of two neotropical Ficus species. Ecology 63: 752-762.
- MITCHELL, R. 1973. Growth and population dynamics of a spider mite (Tetranychus urticae K. Acarina: Tetranychidae). Ecology 54: 1349-1355.
- MORELLATO, L. P. C. 1991. Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. Dissertação de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- MORRISON, D. W. 1978. Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat Artibeus jamaicensis. Ecology 59: 716-723.
- MORTON, E. S. 1979. A comparative survey of avian social system in northern Venezuelan habitats. In: J. F. Eisenberg (ed.) Vertebrate ecology in the northern neotropics, pg. 233-259. Smithsonian Institution Press, Washington.
- MOTTA JUNIOR, J. C. & R. A. de FIGUEIREDO. 1986. Sobre Ficus microcarpa (Moraceae) como recurso alimentar para aves. V Seminário Regional de Ecologia. Universidade Federal de São Carlos, SP, pg: 76. Resumos.
- MULLER, F. 1887. Notes on fig insects. Proc. Entomol. Soc. London, Pg: 10-12.
- MURRAY, M. G. 1984. Conflict in the neighbourhood: models where close relatives are in direct competition. J. Theor. Biol. 111: 237-246.

- MURRAY, M. G. 1987. The closed environment of the fig receptacle and its influence on male conflict in the Old World fig wasp, Philotrypesis pilosa. Anim. Behav. 35: 488-506.
- MURRAY, M. G. 1989. Environmental constraints on fighting in flightless male fig wasps. Anim. Behav. 38: 186-193.
- MURRAY, M. G. 1990. Comparative morphology and mate competition of flightless male fig wasps. Anim. Behav. 39: 434-443.
- NEVES, L. J. & R. M. S. ISAIAS. 1987. Ocorrência de agente galhador em flores de Ficus microcarpa L.f.. Bradea 4: 327-329.
- NEWTON, L. E. & A. LOMO. 1979. The pollination of Ficus vogelii in Ghana. Bot. J. Linn. Soc. 78: 21-30.
- OLLERTON, J. & A. J. LACK. 1992. Flowering phenology: an example of relaxation of natural selection? Trends in Ecology and Evolution 7: 274-276.
- OPLER, P. A., G. W. FRANKIE & H. G. BAKER. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. J. Ecol. 68: 167-188.
- PEREIRA, F. M. 1981. Cultura da figueira. Ed. Livrocerees Ltda., Piracicaba.
- PIGNAL, M-C. & D. LACHAISE. 1985. Les levures des figues et des drosophiles associées en forêt de Tai (Côte-d'Ivoire). Acta Oecologica 6: 223-233.
- PIJL, L. van der. 1957. The dispersal of plants by bats. Acta Bot. Neerl. 6: 291-315.
- PIJL, L. van der. 1982. Principles of dispersal in higher plants. Berlin.

- PIMM, S. L. & M. E. GILPIN. 1986. Theoretical issues in conservation biology. In: J. Roughgarden, R. M. May & S. A. Levin (eds.) Perspectives in ecological theory. Princeton University Press, New Jersey.
- PINTO, H. S., A. A. ORTOLANI & R. R. ALFONSI. 1972. Estimativa das temperaturas médias mensais do estado de São Paulo em função de altitude e latitude. Ciência da Terra 23. Instituto de Geografia Universidade de São Paulo.
- POWELL, J. A. 1992. Interrelationships of yuccas and yucca moths. Trends in Ecology and Evolution 7: 10-15.
- PUTZ, F. E. & N. M. HOLBROOK. 1986. Notes on the natural history of hemiepiphytes. Selbyana 9: 61-69.
- PUTZ, F. E. & N. M. HOLBROOK. 1989. Strangler fig rooting habits and nutrient relations in the Llanos of Venezuela. Am. J. Bot. 76 : 781-788.
- RACINE, C. H. & J. F. DOWNHOVER. 1974. Vegetative and reproductive strategies of Opuntia (Cactaceae) in the Galapagos Islands. Biotropica 6: 175-186.
- ROHLF, D. J. 1991. Six biological reasons why the Endangered Species Act doesn't work - and what to do about it. Conserv. Biol. 5 : 273-282.
- RAMIREZ B., W. 1969. Fig wasps: mechanism of pollen transfer. Science 163: 580-581.
- RAMIREZ B., W. 1970a. Host specificity of fig wasps (Agaonidae). Evolution 24: 680-691.
- RAMIREZ B., W. 1970b. Taxonomical and biological studies of Neotropical fig wasps (Hymenoptera: Agaonidae). Univ. Kansas Scien. Bull. 49: 1-44.

- RAMÍREZ B., W. 1974. Coevolution of Ficus and Agaonidae. Ann. Missouri Bot. Gard. 61: 770-780.
- RAMIREZ B., W. 1976a. Evolution of Blastophagy. Brenesia 9: 1-13.
- RAMIREZ B., W. 1976b. Germination of seeds of New World Urostigma (Ficus) and Morus rubra L. (Moraceae). Rev. Biol. Trop. 24: 1-6.
- RAMIREZ B., W. 1977a. A proposed classification of Ficus. Ann. Missouri Bot. Gard. 64: 296-310.
- RAMIREZ B., W. 1977b. Evolution of the strangling habit in Ficus L., subgenus Urostigma (Moraceae). Brenesia 12/13: 11-19.
- RAMIREZ B., W. 1987. The influence of the microenvironment - the interior of the syconium - in the coevolution between fig wasps (Agaonidae) and the fig (Ficus). Proceedings of the 6th International Symposium on Insect-Plant Relationships: 329-334. The Netherlands.
- RATHCKE, B. & E. P. LACEY. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. Annu. Rev. Ecol. Syst. 16: 179-214.
- RAVEN, P. H. 1977. A suggestion concerning the Cretaceous rise to dominance. Evolution 31: 451-452.
- REID, N. 1988. Host specificity, dispersion and persistence through drought of two arid zone mistletoes. Aust. J. Bot. 36: 299-313.
- REID, N. 1989. Dispersal of mistletoes by honeyeaters and flowerpeckers: components of seed dispersal quality. Ecology 70: 137-145.
- RIZZINI, C. T. 1963. Nota prévia sobre a divisão fitogeográfica (florístico-sociológica) do Brasil. Rev. Bras. Geografia 25: 3-84.

- ROBERTS, T. J. & R. E. HEITHAUS. 1986. Ants rearrange the vertebrate-generated seed shadow of a neotropical fig tree. Ecology 67: 1046-1051.
- ROCHA, C. F. D. & H. G. BERGALLO. 1992. Bigger ant colonies reduce herbivory and herbivore residence time on leaves of an ant-plant: Azteca muelleri vs. Coelomera ruficornis on Cecropia pachystachya. Oecologia 91: 249-252.
- SAZIMA, I. 1988. Um estudo da biologia comportamental da jararaca, Bothrops jararaca, com uso de marcas naturais. Mem. Inst. Butantan 50: 83-99.
- SAZIMA, I. & J. SEMIR. 1975. Quiropterocoria de Ficus enormis (Moraceae) e comportamento de morcegos frugívoros na região de Campinas, SP. XXVI Congresso Brasileiro de Botânica, Rio de Janeiro. Resumos.
- SCHEMSKE, D. W. 1983. Limits to specialization and coevolution in plant-animal mutualisms. In: M. H. Nitecki (ed.) Coevolution, pg. 67-109. University of Chicago Press, Chicago.
- SILVA, W. R. 1988. Ornitocoria em Cereus peruvianus (Cactaceae) na Serra do Japi, estado de São Paulo. Rev. Brasil. Biol. 48: 381-389.
- SILVA, W. R., J. M. E. VIELLIARD, M. A. PIZO, M. GALETTI, E. G. SOAVE & A. L. P. ALEIXO. 1992. Aves da mata de Santa Genebra: passado, presente e futuro. Seminário Mata de Santa Genebra. Campinas, pg: 22. Resumos.
- SLATER, J. A. 1972. Lygaeid bugs (Hemiptera: Lygaeidae) as seed predators of figs. Biotropica 4: 145-151.
- SMALL, J. K. 1964. Gangster among trees: how the strangling-fig kills. J. New York Bot. Gard. 37: 158-163.

- SMITH, C. & J. L. BRONSTEIN. 1992. Variation in reproductive phenology in four Mexican figs. Am. J. Bot. 79 (supp.): 69.
- SNOW, D. W. 1965. A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. Oikos 15: 274-281.
- SNOW, D. W. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. Ibis 113: 194-202.
- STILES, E. W. 1980. Patterns of fruit presentation and seed dispersal in bird-disseminated woody plants in the eastern deciduous forest. Am. Nat. 116: 670-688.
- STRAUSS-DEBENEDETTI, S. & F. A. BAZZAZ. 1991. Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different successional positions. Oecologia 87: 377-387.
- TERBORGH, J. 1983. Five New World primates: a study in comparative ecology. Princeton University Press, New Jersey.
- TERBORGH, J. 1986. Keystone plant resources in the tropical forest. In: M. E. Soulé (ed.) Conservation biology. Sinauer, Massachusetts.
- THOMPSON, J. N. & M. F. WILSON. 1979. Evolution of temperate fruit/bird interactions: phenological strategies. Evolution 33: 973-982.
- TIMBERLAKE, P. H. 1921. Insects from figs of F. retusa at Hong Kong, China. Proc. Hawaiian Entomol. Soc. 5: 5-6.
- TING, I. P., J. HANN, N. M. HOLBROOK, F. E. PUTZ, L. da S. L. STERNBERG, D. PRICE & G. GOLDSTEIN. 1991. Photosynthesis in hemiepiphytic species of Clusia and Ficus. Oecologia 74: 339-346.

- UTZURRUM, R. C. B. & P. D. HEIDEMAN. 1991. Differential ingestion of viable vs nonviable Ficus seeds by fruit bats. Biotropica 23: 311-312.
- VALDEYRON, G. & D. G. LLOYD. 1979. Sex differences and flowering phenology in the common fig, Ficus carica L. Evolution 33: 673-685.
- VAN NOORT, S., A. B. WARE & S. G. COMPTON. 1989. Pollinator-specific volatile attractants released from the figs of Ficus burtt-davayi. Suid-Afrikaanse Tydskrif vir Wetenskap 85: 323-324.
- VAZQUEZ-AVILA, M. 1981. El genero Ficus (Moraceae) en la Republica Argentina. Darwiniana 23: 605-636.
- VAZQUEZ-AVILA, M. 1985. Ficus luschnathiana (Miq.) Miq. nombre correcto para Ficus monckii Hassler. Darwiniana 26: 381-382.
- VAZQUEZ-AVILA, M.; C. C. BERG & F. KOOY. 1986. New taxa of South American Ficus. Acta Amazon. 14: 195-213.
- VERKERKE, W. 1986. Anatomy of Ficus ottoniifolia (Moraceae) syconia and its role in the fig-fig wasp symbiosis. Proc. K. Ned. Akad. Wet. C 89: 443-469.
- VERKERKE, W. 1987. Syconial anatomy of Ficus asperifolia (Moraceae), a gynodioecious tropical fig. Proc. K. Ned. Akad. Wet. C 90: 461-492.
- VERKERKE, W. 1988. Sycone morphology and its influence on the flower structure of Ficus sur (Moraceae). Proc. K. Ned. Akad. Wet. C 91: 319-344.
- VERKERKE, W. 1989. Structure and function of the fig. Experientia 45: 612-622.

- VERKERKE, W. - 1990. Fig anatomy and reproductive biology of African Ficus species (Moraceae). Proceedings of the 20^o plenary meeting of aetfat, Hamburg, pg: 427-431.
- WARE, A. B. , P. T. KAYE, S. G. COMPTON & S. VAN NOORT. 1993. Fig volatiles: their role in attracting pollinators and maintaining pollinator specificity. Pl. Syst. Evol. 186: 147-156 .
- WHARTON, R. A., J. W. TILSON & R. L. TILSON. 1980. Asynchrony in a wild population of Ficus sycomorus. South African J. Sci. 76: 478-480.
- WHEELER, W. M. 1942. Studies of neotropical ant-plants and their ants. Bull. Mus. Comp. Zool. 90: 1-262.
- WHEELWRIGHT, N. T. & G. H. ORIANI. 1982. Seed dispersal by animals : contrasts with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolution. Am. Nat. 119: 402-413 .
- WIEBES, J. T. - 1963. Taxonomy and host preferences of Indo-Australian fig wasps of the genus Ceratosolen (Agaonidae). Tijdschr. Entomol. 106: 1-112.
- WIEBES, J. T. - 1977. A short history of fig wasp research. Gard. Bull., Singapore 29: 207-210.
- WIEBES, J. T. 1979. Co-evolution of figs and their insect pollinators. Annu. Rev. Ecol. Syst. 10: 1-12.
- WIEBES, J. T. 1982. The phylogeny of the Agaonidae (Hymenoptera, Chalcidoidea). Neth. J. Zool. 32: 395-411.
- WIEBES, J. T. 1983. Records and descriptions of Pegoscapus Cameron (Hymenoptera, Chalcidoidea, Agaonidae). Proc. K. Ned. Acad. Wet. C 86: 243-253.

- WIEBES, J. T. - 1986a. The association of figs and fig-insects.
Revue Zool. afr. 100: 63-71.
- WIEBES, J. T. - 1986b. Agaonidae (Hymenoptera, Chalcidoidea) and
Ficus (Moraceae): fig wasps and their figs. Proc. K. Ned.
Akad. Wet. C 89: 335-355.
- WILLIS, E. O. 1966. Competitive exclusion and birds at fruiting
trees in Western Colombia. Auk 83: 479-480.
- WINDSOR, D. M., D. W. MORRISON, M. A. ESTRIBI & B. DE LEON. 1989.
Phenology of fruit and leaf production by strangler figs on
Barro Colorado Island, Panama. Experientia 45: 647-653.
- ZEISLER, M. - 1938. Über die Abgrenzung der eigentlichen
Narbenfläche mit Hilfe von Reaktionen. Beih. bot. Zbl. 58:
308-318 .