

Biologia, comportamento social e alocação sexual de *Digelasinus diversipes* (Kirby, 1882) (Hymenoptera, Argidae)

Daniele Boraschi¹, Rui Carlos Peruquetti^{1,2} & Marco Antônio Del Lama¹

¹Laboratório de Genética Bioquímica, Departamento de Genética e Evolução, Universidade Federal de São Carlos. Caixa Postal 676, 13567-905 São Carlos-SP, Brasil. boraschidani@zipmail.com.br

²Endereço atual: Laboratório de Biologia Molecular, Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Viçosa. 36570-000 Viçosa-MG, Brasil. peruquetti@ufv.br

ABSTRACT. Biology, social behavior and sex-allocation of *Digelasinus diversipes* (Kirby, 1882) (Hymenoptera, Argidae). The results of a two-year study of the Neotropical sawfly *Digelasinus diversipes* are presented. This species is univoltine and common in Estação Ecológica Jataí, a nature reserve of Cerrado vegetation in São Paulo State, Brazil. The larvae feed gregariously on *Eugenia glazioviana* (Kiaersk.) D. Legrand (Myrtaceae) from November through April. Fusions of different feeding groups were frequent. After the feeding period, larvae congregate and communally construct a cocoon mass (105 cocoons \pm 60SD; $n = 25$) attached to the trunk of the host plant, entering in diapause as prepupae until the beginning of the rainy season in October. The population peak was in December when 62% ($n = 2,967$) of adult emergence occurred. In experimental conditions, emergence was observed from 6:30 a.m. until 15:00 p.m., but 73.5% ($n = 223$) of the adults appeared between 9:00 a.m. and 12:00 h. Sex sequence was not observed during emergence but, in a single cocoon mass, males may appear 20 to 40 days earlier than females. After emergence, males may either (1) disperse (early and late in the emergence period; October and November, January and February, respectively) or (2) remain on or near the cocoon mass and mate with newly emerged females (during the emergence peak in December). Copulation lasts 4.28 minutes (\pm 3.4SD; $n = 28$), and during the day, males may mate with different females (1-8; $n = 5$); however, females mate only once. Newly emerged females have a mean of 76 mature eggs (\pm 21SD; $n = 19$) and oviposited all of them underneath of a single leaf of the host plant. Egg guarding by females lasted only 2 ($n = 12$) of the 30 days of egg incubation. The female's behavioral repertoire against potential enemies was shorter than that reported for some other sawfly species. Apparently, the female induces necrosis of the leaf tissue that covers the eggs, which forms a hard shelter for the eggs during incubation. Both sexes of *D. diversipes* do not feed as adults (controlled condition) and have a short life span (5.2 days \pm 1.7SD; minimum 1, maximum 11; $n = 179$). The mean sex ratio was 2.83 (\pm 0.014SE) in favor of females. Main mortality factors were development defects, lack of food due to intense herbivory, and attack of parasitoids. Parasitoids reared, *Lymeon dieloceri* (Costa Lima, 1937) (Ichneumonidae), *Conura (Spilochalcis) sp.* (Chalcididae) and *Perilampus sp.* (Perilampidae).

KEYWORDS. Gregarious feeding; maternal care; Neotropical sawfly; sex ratio; subsocial insect.

RESUMO. Biologia, comportamento social e alocação sexual de *Digelasinus diversipes* (Kirby, 1882) (Hymenoptera, Argidae). São apresentados os resultados de um estudo de dois anos sobre o Symphyta neotropical *Digelasinus diversipes*. Esta espécie é univoltina e comum na Estação Ecológica Jataí, uma reserva de Cerrado no Estado de São Paulo. As larvas alimentam-se gregariamente em *Eugenia glazioviana* (Myrtaceae) de novembro a abril. Associações entre grupos de alimentação foram freqüentes. Após o período de alimentação, as larvas congregam-se e comunalmente constroem uma massa de casulos (105 casulos \pm 60DP; $n = 25$) aderida ao tronco da planta hospedeira, permanecendo em diapausa como prepupas até o início da estação chuvosa, em outubro. O pico populacional foi observado em dezembro, quando 62% ($n = 2.967$) dos adultos emergiram. Em condições experimentais, foram observadas emergências das 6:30 às 15:00 h, mas 73,5% ($n = 223$) dos adultos emergiram entre 9:00 e 12:00 h. Não foi observado, durante a emergência, sequenciamento sexual, mas em um agregado de casulos os machos podem emergir de 20 a 40 dias antes das fêmeas. Após a emergência os machos podem (1) dispersar-se (no início e final do período de emergência; outubro e novembro, janeiro e fevereiro, respectivamente) ou (2) permanecer sobre ou próximo ao agregado de casulos e copular com as fêmeas recém-emergidas (durante o pico de emergência, em dezembro). As cópulas duraram 4,28 minutos (\pm 3,4DP; $n = 28$). Ao longo do dia, os machos podem copular com diferentes fêmeas (1-8; $n = 5$); contudo, as fêmeas copularam apenas uma vez. Em média, as fêmeas emergem com 76 (\pm 21DP; $n = 19$) ovos maduros e todos eles são ovipositados de uma só vez sob uma única folha da planta hospedeira. A guarda dos ovos pelas fêmeas durou apenas 2 dias ($n = 12$) dos 30 necessários para sua incubação. O repertório de comportamentos da fêmea contra potenciais inimigos foi menor do que o observado em outras espécies de Symphyta. Aparentemente, a fêmea induz um necrosamento do tecido foliar que cobre os ovos. Isto formaria uma proteção rígida para os ovos durante sua incubação. Em *D. diversipes*, adultos de ambos os sexos não se alimentaram (condição controlada) e tiveram vida curta (5,2 dias \pm 1,7DP; mínimo 1, máximo 11; $n = 179$). A razão sexual média foi 2,83 (\pm 0,014EP) em favor de fêmeas. Os principais fatores de mortalidade foram falhas no desenvolvimento, falta de alimento devido à intensa herbivoria e ataque de parasitoides. Parasitoides criados, *Lymeon dieloceri* (Costa Lima, 1937) (Ichneumonidae), *Conura (Spilochalcis) sp.* (Chalcididae) e *Perilampus sp.* (Perilampidae).

PALAVRAS-CHAVE. Alimentação gregária; cuidado maternal; inseto subsocial; razão sexual; Symphyta neotropical.

A subordem Symphyta (Hymenoptera) reúne cerca de 8.000 espécies agrupadas em 14 famílias (Smith 1993), cujas relações filogenéticas são pouco entendidas (Smith 1995; Gauld & Bolton 1996). Estruturalmente, Symphyta agrupa os representantes mais primitivos de Hymenoptera. Os adultos podem ser facilmente reconhecidos por não apresentarem constrição basal no abdome e propódeo e as larvas são eruciformes, sendo muito semelhantes às larvas típicas de Lepidoptera. Elas alimentam-se externa ou internamente de tecidos vivos de vegetais inferiores ou superiores (folhas, caules, espículas, sementes e frutos), algumas são galhadoras e outras alimentam-se de detritos vegetais ou mesmo de fungos (Camargo 1956; Heitland & Pschorn-Walcher 1993; Smith 1995; Smith & Janzen 2003a, b). É devido ao seu hábito alimentar que muitos Symphyta são considerados pragas agrícolas ou silviculturais (Wagner & Raffa 1993) e, quando ingeridas, as larvas de algumas espécies podem causar a morte de animais (Costa Lima 1941; Camargo 1956; Macdonald & Ohmart 1993). As larvas dos representantes de Orussidae são exceções em Symphyta, pois são ectoparasitóides de larvas ou pupas de outros insetos holometábolos. Em qualquer caso, parece haver uma relação estreita entre as larvas das diferentes espécies de Symphyta e suas fontes de alimento.

Apesar das plesiomorfias, os representantes de Symphyta são biologicamente diversos e apresentam vasto repertório comportamental. Há grande complexidade em suas relações com hospedeiros, sistemas de comunicação, defesa, socialidade e dinâmica populacional, o que assegura o sucesso destes insetos em muitos ambientes (Wagner & Raffa 1993; Costa 1997; Costa & Pierce 1997; Costa & Louque 2001). Uma revisão sobre estes aspectos pode ser vista em Wagner & Raffa (1993). Com relação à distribuição, Symphyta é um grupo cosmopolita (Smith 1995; Gauld & Bolton 1996), mas Tenthredinidae, Pergidae e Argidae são melhores representados no Ocidente, com muitas espécies Neotropicais, cuja biologia é pouco conhecida (Smith 1995; Smith & Janzen 2003a, b). Provavelmente porque, nos trópicos, estes insetos não são considerados pragas primárias de nenhuma cultura agrícola ou de reflorestamentos. No Brasil, apenas duas espécies de Argidae foram estudadas em detalhes, *Themos olfersii* (Klug, 1834) e *Dielocerus diasi* Smith, 1975, ambas com larvas gregárias e cuidado maternal (Dias 1975, 1976). Estas formas de comportamento social não são generalizadas em Symphyta, sendo mais comuns em Tenthredinidae, Pergidae e Argidae, com diferenças específicas relacionadas à intensidade e tempo de duração das interações mãe-descendência (sejam ovos e/ou larvas) e larvas-larvas (Dias 1975, 1976; Eickwort 1981; Smith & Janzen 2003a, b). Neste trabalho são apresentadas informações sobre a biologia, ecologia e socialidade de *Digelasinus diversipes* (Kirby, 1882) (Argidae) que poderão contribuir para o incremento do conhecimento sobre os Symphyta neotropicais.

MATERIAL E MÉTODOS

Espécie estudada. *Digelasinus diversipes* é uma espécie

neotropical com ocorrência registrada na Venezuela e no Brasil (Goiás, Minas Gerais, Pará, Pernambuco e São Paulo) (Smith 1992). Suas larvas se alimentam em pau-pomba (*Erythroxylon* sp.) [sic] (Costa-Lima 1951; 1960; o primeiro artigo tem o nome comum da planta grafado erroneamente como pau-peroba) e em Myrtaceae (Smith 1992). Os dados aqui apresentados baseiam-se em espécimes coletados e observados em *Eugenia glazioviana* (Kiaersk.) D. Legrand (Myrtaceae). Informações sobre *D. diversipes* podem ser encontradas em Costa-Lima (1937) (planta hospedeira e parasitóide), Monte (1941) (planta hospedeira), Monte (1946) (agregado de casulos e parasitóide), Costa-Lima (1951) (parasitismo, fotos do macho, da fêmea e do agregado de casulos), Costa-Lima (1960) (hábitos sociais e sistemática), Benson (1938) e Berland (1951) *apud* Dias (1975) (cuidado maternal), Pentead-dias (1991) (parasitóides, agregado de casulos e diapausa) e Smith (1992) (taxonomia e sistemática).

Amostragem e local de estudo. Os indivíduos de *D. diversipes* foram coletados em plantas de *E. glazioviana* próximas a locais inundáveis nas áreas denominadas Lagoa do Pato e Lagoa do Infernã (distantes 1.700 m uma da outra) na Estação Ecológica Jataí (EEJ; Luís Antônio, São Paulo). A EEJ está localizada entre os paralelos 21°33' e 21°37'S e 47°45' e 47°51'W, com altitude média de 675 m. Possui pouco mais de 9.000 ha e nela encontram-se 15 das dezenas de lagoas marginais do rio Mogi-Guaçu e uma das maiores áreas de Cerrado (*lato sensu*) do Estado de São Paulo (Cavalheiro *et al.* 1990; São Paulo 1997). Duas estações climáticas são bem definidas, uma chuvosa, com pluviosidade e temperaturas elevadas [novembro a abril, média de quatro anos: pluviosidade, 193 mm (zero-412 mm); temperaturas: média das médias, 25,1°C (22,8-26,5°C); média das máximas, 27,8°C (25,4-34,9°C); média das mínimas, 21,4°C (13,6-24,6°C)] e outra seca, com pluviosidade e temperaturas mais baixas [de maio a outubro, média de quatro anos: pluviosidade, 43,5 mm (zero-270 mm); temperaturas: média das médias, 21,9°C (18,4-27,8°C); média das máximas, 25,7°C (21,9-30,3°C); média das mínimas, 16,5°C (9,3-24,3°C)] (Fig. 1). Segundo a classificação de Köppen, o clima da região é Aw (Cavalheiro *et al.* 1990). Os dados meteorológicos utilizados foram obtidos no Instituto Agrônomo de Campinas, junto ao Centro Integrado e Informações Agrometeorológicas (Ciiagro), para a região de São Simão (SP; 21°28'S, 47°33'W, 665 m), no endereço <http://ciiagro.iac.br/ciiagroonline/>.

Foram amostrados 67 agregados de casulos de *D. diversipes*, sendo 31 no período de agosto a outubro de 2000 e 36 em setembro de 2001. Todos os agregados foram individualizados e levados ao laboratório, onde foram mantidos em luz e temperatura ambiente e periodicamente borrifados com água até ficarem úmidos. Foram anotados todos os adultos emergidos de cada agregado, assim como seus associados.

Observações. De dezembro de 2001 a março de 2002 foram realizadas observações (aproximadamente 80 h) sobre o

comportamento das larvas e adultos presentes na Lagoa do Infernã. As plantas hospedeiras estavam espalhadas em um trecho de 120 m à beira da lagoa. Foram verificados: (i) a forma de alimentação das larvas, (ii) o período de maior atividade de larvas e adultos, (iii) o comportamento de oviposição e (iv) ocorrência de cuidado maternal.

As larvas alimentam-se em grupos distintos na planta hospedeira. Para verificar se estes grupos se associavam durante o processo de alimentação, 150 larvas distribuídas em seis grupos, em uma única planta, foram marcadas com tinta à base de nitrocelulose. Após 24 h os grupos foram inspecionados para verificar a ocorrência ou não de associação entre eles.

O comportamento de oviposição foi observado no campo e após as fêmeas terminarem a postura elas foram coletadas e dissecadas em laboratório para determinação do número de ovos não-colocados. Estes valores foram então comparados com o número de ovos contados nas folhas e aqueles presentes em fêmeas recém-emergidas.

O ciclo de desenvolvimento foi determinado com base nas observações feitas no campo sobre o aparecimento dos adultos e a construção dos agregados pelas larvas. Para determinação do número de instares foram amostradas 284 larvas ao longo do período de alimentação. Utilizou-se para esta estimativa a metodologia proposta por Logan *et al.* (1998). Na área de observação também foi anotada a presença de inimigos naturais.

Algumas informações sobre a biologia de *D. diversipes* foram obtidas ou complementadas no laboratório, como a época da emergência dos adultos, o horário de emergência e o tempo médio de vida de machos e fêmeas. Para isto, machos e fêmeas foram individualizados em frascos tipo “penicilina” tampados com rolha de algodão e foi oferecido a eles solução aquosa de mel a 75%. Este experimento foi conduzido nas condições de luz e de temperatura naturais. Utilizando-se caixas de observação (20 x 20 x 20 cm) foi verificado o comportamento de machos e fêmeas após sua emergência.

Razão e alocação sexual. A razão sexual secundária (F/M) foi calculada a partir dos adultos emergidos no laboratório em cada ano do estudo. Para testar a hipótese de que plantas hospedeiras maiores promoveriam maior competição entre as larvas nelas presentes, o que geraria adultos com menor peso, adultos de diferentes agregados emergidos no laboratório foram sexados e pesados em balança de precisão (0,1 mg). Posteriormente, os valores de peso foram comparados através de Anova. O teste de Levene foi usado para verificar possíveis diferenças na heterogeneidade do peso ao emergir de machos e fêmeas entre os anos de amostragem e entre os agregados amostrados em cada ano (Manly 1994). Possíveis diferenças entre os anos de amostragem, em relação à média de peso de machos e fêmeas, foram testadas, assim como as possíveis relações entre o tamanho do agregado, a razão sexual e o peso médio dos indivíduos emergidos.

Em Hymenoptera a fêmea pode controlar o sexo de sua prole no momento da oviposição (Flanders 1965; Gerber &

Klostermeyer 1970) e essa decisão é feita normalmente de acordo com estímulos ambientais (Craig & Mopper 1993; West & Sheldon 2002; Peruquetti & Del Lama 2003). Com isto em mente, foi verificado o efeito da pluviosidade sobre a decisão da fêmea em produzir um ou outro sexo, visto que o regime de chuvas poderia influenciar o desenvolvimento da planta hospedeira, alterando a qualidade ou a quantidade de recursos que estariam disponíveis para as larvas, o que poderia influenciar a decisão da fêmea em produzir machos ou fêmeas (Larsson *et al.* 2000).

Fecundidade das fêmeas. Com o propósito de determinar se a fecundidade das fêmeas estaria relacionada ao seu tamanho corporal, 19 fêmeas foram pesadas e dissecadas. Seus ovos foram contados e foi estabelecida uma relação entre o peso da fêmea e o número de ovos através de regressão linear Modelo II (Sokal & Rohlf 1995: 541).

Capacidade de suporte do hospedeiro. A relação entre o tamanho da planta hospedeira e o tamanho dos agregados de casulos foi verificada através de correlação entre a medida da circunferência na base do tronco de cada planta e o tamanho do agregado, estimado considerando-se a área de uma elipse, forma geométrica semelhante à maioria dos agregados. Estas duas variáveis apresentaram boa correlação entre elas (Correlação de Pearson; $r = 0,91$; $n = 16$; $p < 0,001$). Adotando-se este procedimento, evitou-se que os agregados fossem danificados e que larvas ainda em diapausa fossem mortas.

Taxa de mortalidade. A taxa de mortalidade foi estimada pela diferença entre o número de indivíduos que emergiu e o número de casulos existentes no agregado. Calculada desta forma, a taxa de mortalidade pode ser superestimada porque em alguns casos a diapausa em *D. diversipes* pode durar até 22 meses. Entretanto, aparentemente, menos de 1% da população permanece em diapausa por períodos mais longos do que nove meses. A estimativa do número de casulos no agregado foi feita de maneira não-destrutiva. Determinou-se a área dos agregados e estabeleceu-se a relação entre ela e o número de casulos através de regressão linear. Desta forma, o número de casulos em um agregado seria 1,9 vezes a área do agregado mais 4,2 (Regressão linear; $r^2 = 0,81$; $F_{1,14} = 64,8$; $p < 0,0001$).

Os procedimentos estatísticos estão de acordo com Sokal & Rohlf (1995) e Zar (1999). A identificação da espécie foi feita comparando-se o material coletado com espécimes previamente identificados e depositados na coleção do DCBU (Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva da Universidade Federal de São Carlos). Espécimes-testemunhas foram depositados nessa coleção e no Museu de Entomologia da Universidade Federal de Viçosa (UFVB).

RESULTADOS

Ciclo de desenvolvimento e aspectos da biologia. As principais etapas do ciclo de desenvolvimento de *D. diversipes*

estão representadas na Fig. 2. No local de estudo, apenas uma geração ocorre a cada ano e, durante os dois anos de observação, os adultos puderam ser encontrados por seis meses, do meio de outubro ao final de março, com picos de abundância em dezembro, o que corresponde à estação chuvosa. Este padrão também foi observado no laboratório. Dos agregados coletados em 2000, emergiram 1.105 indivíduos, 12,13% em outubro, 20,18% em novembro, 53,93% em dezembro e, de janeiro a maio de 2001, 13,75%. Da amostragem de 2001, emergiram 1.862 indivíduos, 1,18% em outubro, 15,09% em novembro, 70,3% em dezembro e 13,43% em janeiro de 2002.

Ao longo do dia, os adultos foram vistos em maior número das 10:00 às 14:00 h. No laboratório, este período correspondeu, em parte, ao horário de emergência dos adultos, já que foram registradas emergências das 6:30 às 15:00 h. Entretanto, 73,5% (n = 223) delas ocorreram das 9:00 às 12:00 h. Com relação ao horário de emergência, foi verificado que machos e fêmeas emergem sem ordem definida. Mas, considerando o período de emergência (outubro a março), a maioria dos machos (36%; n = 410) emergiram de 20 a 40 dias antes das fêmeas (Fig. 3).

Machos e fêmeas têm comportamentos distintos após a emergência. As fêmeas são agitadas e tentam deixar o agregado de casulos rapidamente. Os machos podem apresentar dois tipos de comportamento. No início (outubro, novembro) e final (janeiro, fevereiro) do período de emergência, rapidamente tentam deixar o agregado de casulos e no pico do período de emergência (dezembro) ficam quietos sobre o agregado. Nesta ocasião, os machos se movimentam apenas quando uma fêmea passa perto deles, quando tentam copular. Durante a cópula, o macho monta a fêmea com seu abdome curvado, tentando introduzir sua genitália e, quando consegue, rotaciona seu corpo permanecendo unidos pelas extremidades do abdome.

A cópula durou em média 4,28 minutos ($\pm 3,4$ DP; n = 28), com os machos copulando várias vezes. Em cinco observações, cada macho copulou, num mesmo dia, com oito fêmeas. Em cópulas sucessivas o tempo da cópula aumenta progressivamente. Por exemplo, um macho numa seqüência de três cópulas demorou 3,82 minutos na primeira cópula, 12,5 na segunda e 15,7 na terceira. As fêmeas copulam apenas uma vez. Após a primeira cópula, os machos deixam de ter interesse pela fêmea, ou quando tentam copular com ela, o contato entre as genitálias dura muito menos (5,3 segundos $\pm 0,4$ DP; n = 20) do que a cópula normal.

Machos e fêmeas não se alimentaram no cativeiro e viveram pouco, em média 5,2 dias (machos: $\pm 1,78$ DP; mínimo, 1 dia; máximo, 9; n = 77; fêmeas: $\pm 1,73$ DP; mínimo, 1 dia; máximo, 11; n = 101; teste de Mann-Whitney, Z = -0,064; p = 0,95). Os machos foram capazes de copular durante toda sua vida (n = 12; mínimo, 1 dia; máximo, 6) e fêmeas com diferentes idades foram receptivas (n = 15; mínimo 1 dia; máximo, 7).

A oviposição ocorreu na face inferior das folhas da planta hospedeira. Durante a oviposição, a fêmea caminhou sobre a superfície foliar, escolheu o local da postura, fez um pequeno corte na cutícula da folha com seu ovipositor e injetou na epiderme foliar uma substância translúcida e gelatinosa, juntamente com o ovo (Fig. 2a). As fêmeas iniciaram a

oviposição perto do meio-dia e continuaram nesta tarefa até o final da tarde.

As fêmeas emergiram com todos seus ovos maduros (76 ovos ± 21 DP; mínimo, 42; máximo, 105; n = 19) e os ovipositaram de uma só vez (n = 5) numa única folha (Figs. 2c-d) ou em folhas de um mesmo ramo próximas entre si. Foi comum observar várias posturas de fêmeas diferentes em uma mesma planta hospedeira.

Terminada a postura, a fêmea permaneceu na face inferior da folha e dirigiu-se à sua base, com a cabeça voltada para o pecíolo e com as asas estendidas (Fig. 2c). Durante a fase final da postura, foi possível observá-las andando com as asas abertas sobre a postura (Fig. 2b). Entretanto, quando molestadas, apresentaram um repertório de comportamentos de advertência limitado a zumbir e abrir um pouco as asas. As fêmeas responderam lentamente aos estímulos com agressividade pouco pronunciada. A guarda da postura durou apenas dois dias, quando morreram (n = 4) ou desapareceram (n = 8).

Os ovos aumentam pouco de tamanho durante o período de incubação. Logo após o final da postura, a epiderme foliar que recobre os ovos escurece (Fig. 2b-d) e após 48 h ela está necrosada e rígida, mas não rompida. A eclosão dos ovos (Fig. 2e) se iniciou, aproximadamente, um mês após a postura. O tecido foliar nesta época está morto e nos locais de onde saíram as larvas ficaram marcas bastante características (Fig. 2e).

As larvas se alimentaram de forma gregária durante todo o dia e à noite, por cinco a seis meses (novembro a abril) (Figs. 2f-g e 2j-k). O consumo da planta hospedeira é intenso e muitas delas são totalmente desfolhadas (Fig. 2h). Os grupos de alimentação são coesos e as folhas são consumidas das bordas para o interior, com as larvas posicionadas umas atrás das outras (Figs. 2j-k). A larva que vai à frente do grupo, ao terminar de consumir a borda foliar, deixa o grupo e permanece quieta até encontrar outro ponto na borda foliar para iniciar a alimentação. Este processo acontece sucessivamente até toda a folha ser consumida, quando os indivíduos dispersaram e iniciaram a formação de novo grupo com a retomada do processo de alimentação. Não houve sinais claros de recrutamento ou liderança entre os membros dos grupos de alimentação.

Foram observadas associações entre grupos de alimentação de uma mesma planta hospedeira ou de plantas hospedeiras adjacentes. A migração das larvas entre plantas adjacentes ocorreu sempre que as folhas de uma das plantas havia sido totalmente consumida e havia pontos de contato entre elas. Quando as folhas de uma planta isolada eram totalmente consumidas, as larvas se dispersavam e assim muitas morreram (Fig. 2i).

As larvas apresentaram respostas sincronizadas a ameaças feitas ao grupo (Fig. 2k), como quando da aproximação de algum objeto. Nestes momentos, todos os membros do grupo assumiam a postura de defesa característica de muitas espécies de Symphyta (Costa 1997).

O tamanho das cápsulas cefálicas das larvas de *D. diversipes* variou de 1,04 (larvas recém-emergidas) a 4,83 mm

(larvas tecendo casulo). Apesar do aumento de quase cinco vezes no tamanho da larva, a amostragem realizada ao longo do período de alimentação mostrou-se ineficiente para a determinação do número de instares nesta espécie.

Ao final do período de alimentação, os grupos ficam menos coesos e seus membros começam a migrar para a parte inferior da planta hospedeira, onde se juntam novamente (Fig. 2l) para iniciarem a tecelagem da capa de seda que irá recobrir o agregado de casulos (Fig. 2m). Os agregados puderam ser encontrados desde o solo até a 180 cm (média, 35 cm \pm 52DP; n = 31), sempre presos à planta hospedeira (Fig. 2n). Alguns agregados (n = 25) tiveram todos os seus casulos contados. Este número foi muito variável, com média de 105 casulos (\pm 60DP; mínimo, 25; máximo, 275). O número estimado de casulos nos agregados (método não-destrutivo) variou de 35 a 552 (média 151 \pm 115DP; n = 27).

Depois de construídos os agregados de casulos, as larvas entraram em diapausa como pré-pupa. O tempo da diapausa variou entre sete e nove meses mas, na amostragem feita no ano de 2000, uma parcela muito pequena da população (<1%) permaneceu em diapausa por 22 meses, provavelmente porque estes agregados foram deixados secos.

Apesar de não terem sido determinadas com exatidão, as principais causas de mortalidade foram, por ordem de importância: falha no desenvolvimento por razões desconhecidas, escassez de alimento devido ao consumo excessivo da folhagem da planta hospedeira e ataque de parasitoides. Nos agregados, de 0,1 a 91% dos casulos não produziram adultos. Entretanto, houve a tendência de mais indivíduos emergirem de agregados maiores (Correlação de Pearson; $r = 0,57$; $n = 27$; $p < 0,01$). Esta tendência persistiu mesmo quando foi considerada a área do agregado ao invés do número estimado de casulos [Correlação de Pearson, dados transformados (log); $r = 0,72$; $n = 30$; $p < 0,0001$].

Ao todo emergiram 147 espécimes de Hymenoptera parasitoides: 66 *Conura (Spilochalcis) sp.* (Chalcididae), 48 *Lymeon dieloceri* (Costa Lima, 1937) (Ichneumonidae) e 33 *Perilampus sp.* (Perilampidae), todos já mencionados por Pentead-Dias (1991). Entretanto, vale citar que o parasitismo de *L. dieloceri* ocorre através da parede do agregado de casulos sendo comum ver fêmeas deste parasitóide caminhando sobre os agregados nos quais oviposita e que *Conura (Spilochalcis) sp.* talvez seja parasita do Ichneumonidae (hiperparasitismo) e não do Symphyta (Delvare 1995:291). Há registros de Perilampidae parasitando Diprionidae e Tenthredinidae (Symphyta) (Darling 1995:352). Também foram observados diversos Tachinidae (Diptera) nos locais onde as larvas de *D. diversipes* se alimentavam. Apesar destas moscas serem frequentemente registradas como parasitoides de larvas de Symphyta (Townsend 1942; Dias 1976), nenhum espécime emergiu no laboratório.

Alocação e razão sexual. O peso das fêmeas de *D. diversipes* ao emergir é maior (146,43 mg \pm 30,98DP; $n = 915$; mínimo, 48 mg; máximo, 290 mg) do que o dos machos (50,19 mg \pm 10,08DP; $n = 366$; mínimo, 25 mg; máximo, 79 mg) (teste t com correção

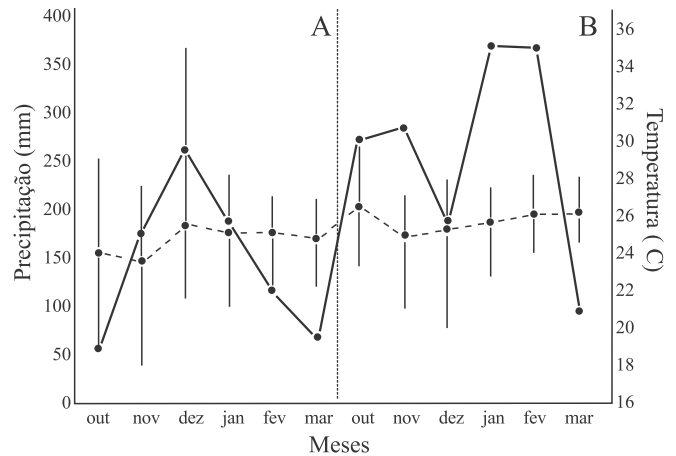


Fig. 1. Precipitação (linha cheia) e temperaturas (linha tracejada) nos meses de oviposição (outubro, novembro e dezembro) e desenvolvimento das larvas (novembro a março) de *Digelasinus diversipes* nos períodos de (A) 1999/2000 e (B) 2000/2001. Na temperatura, os círculos preenchidos indicam a temperatura média e as barras, as temperaturas máxima e mínima.

de Welch; $t_{0,05(2);1241} = 83,569$; $p < 0,0001$). As fêmeas e os machos da amostragem de 2000 tiveram maior peso ao emergir (fêmeas: 162,7 mg \pm 26,44DP; $n = 366$; machos: 53,56 mg \pm 8,57DP; $n = 177$) do que aqueles da amostragem de 2001 (fêmeas: 135,6 \pm 28,97 mg; $n = 549$; machos: 47,04 mg \pm 10,37DP) (teste t com correção de Welch; para 2000, $t_{0,05(2);827} = 14,65$; para 2001, $t_{0,05(2);356} = 6,573$; $p < 0,0001$ para ambos).

Há relação significativa entre o peso da fêmea ao emergir e o número de ovos maduros que possui (Regressão linear modelo II; $r^2 = 0,89$; $p < 0,001$; $n = 10$). Não houve relação entre o peso médio dos indivíduos ao emergir e o tamanho dos agregados (Correlação de Spearman; geral: $r = -0,013$; $n = 24$; fêmeas: $r = -0,092$; $n = 28$; machos: $r = -0,218$; $n = 25$).

Nos anos de 2000 e 2001, indivíduos de ambos os sexos de agregados diferentes apresentaram diferenças em seu peso ao emergir (Anova; 2000: para fêmeas, $F_{21;344} = 5,19$; $p < 0,0001$; para machos, $F_{19;152} = 3,65$; $p < 0,0001$; 2001: para fêmeas, $F_{22;540} = 22,8$; $p < 0,0001$; para machos, $F_{19;170} = 3,22$; $p < 0,001$). Apenas os machos emergidos em 2000 não foram variáveis em relação ao peso ao emergir (teste de Levene; 2000: fêmeas, $F_{21;344} = 2,61$; $p < 0,001$; machos, $F_{19;152} = 1,51$; $p > 0,05$; 2001: fêmeas, $F_{22;540} = 2,08$; $p < 0,01$; machos, $F_{19;170} = 20,01$; $p < 0,001$).

O tamanho da planta hospedeira (diâmetro médio da base do tronco = 35,4 cm \pm 22,4DP; mínimo, 10 cm; máximo, 104 cm) não influenciou o peso de machos e fêmeas ao emergir (Regressão linear; machos: $r = -0,26$; $F_{1;11} = 0,77$; $p > 0,05$; fêmeas: $r = 0,20$; $F_{1;9} = 0,37$; $p > 0,05$). Entretanto, em plantas maiores foram amostrados agregados com maior número de casulos (Correlação de Spearman, $r = 0,81$; $n = 19$; $p < 0,001$) e foi delas que emergiram o maior número de indivíduos (Correlação de Pearson, $r = 0,76$; $n = 19$; $p < 0,01$). Não houve relação entre o tamanho do agregado e o peso médio dos indivíduos emergidos [Regressão linear, dados transformados (log); $r = -0,08$; $F_{1;19} = 0,12$; $p > 0,05$].

Considerando-se os dois anos de amostragem, a razão sexual secundária em *D. diversipes* foi de 2,83 ($\pm 0,014$ EP) fêmeas para cada macho (= 3:1; $\chi^2_{1,0,05} = 1,73$; $p = 0,1842$; $n = 2905$). Analisando-se os anos separadamente, na amostragem de 2000 emergiram 2,24 ($\pm 0,014$ EP) fêmeas para cada macho (= 2:1; $\chi^2_{1,0,05} = 2,32$; $p = 0,1274$; $n = 1106$) e na amostragem de 2001, 3,28 ($\pm 0,009$ EP) fêmeas para cada macho (= 3:1; $\chi^2_{1,0,05} = 2,49$; $p = 0,1141$; $n = 1799$). A diferença na proporção de fêmeas é significativa entre os dois anos (teste binomial; $Z = 4,49$; $p < 0,0001$). Não foi verificado efeito do tamanho da planta hospedeira sobre a proporção de fêmeas emergidas dos agregados [Regressão linear, dados transformados (arcseno); $r = 0,17$; $F_{1,15} = 0,47$; $p > 0,05$].

Aparentemente, há relação entre o número de fêmeas produzidas e o volume de precipitação que ocorre no período da oviposição (outubro a dezembro). Em 1999, o volume de precipitação foi menor (367,2 mm) do que a do ano de 2000 (490 mm) e a proporção de fêmeas passou de 67%, em 2000, para 75% em 2001.

DISCUSSÃO

Desenvolvimento e comportamento social. Os gêneros *Digelasinus* Malaise, 1937 e *Dielocerus* Curtis, 1844 são neotropicais e filogeneticamente relacionados (Smith 1992). Há semelhanças entre *Dielocerus diasi* (Dias 1976) e *Digelasinus diversipes* como o gregarismo larval, cuidado maternal, comportamento de cópula e construção e aspecto do agregado de casulos. A ocorrência de alguns parasitóides também é semelhante. Entretanto, algumas diferenças merecem destaque.

No local de estudo, *D. diversipes* é uma espécie univoltina, com a diapausa durando de sete a nove meses. *D. diasi* pode ter até quatro ciclos ao ano (Dias 1976) e a ocorrência de diapausa nesta espécie parece relacionar-se com a umidade presente no ambiente; em ambiente seco a diapausa pode durar até dois anos. Isto também parece acontecer em *D. diversipes*, já que somente de agregados de casulos deixados secos foram observados adultos emergindo em períodos mais longos do que o visto no campo. Knerer (1993) discute os possíveis mecanismos adaptativos envolvidos na manutenção e duração da diapausa em Symphyta e mostra que nestes insetos variações na extensão da diapausa em função de variáveis ambientais é normal e pode ser encontrada em várias espécies. Em algumas, esta variação pode ocorrer ao longo de sua área de distribuição (Charles & Allan 2000).

Dias (1976) relata que em *D. diasi* os machos nascem até uma hora antes do que as fêmeas, permanecem sobre os aglomerados de casulos e copulam com elas. A grande maioria das fêmeas acasala uma única vez, mas acasalamentos múltiplos podem acontecer. Nesta espécie a emergência é sincronizada, não durando mais do que uma semana. Em *D. diversipes* os adultos emergem sem ordem definida ao longo do dia, mas considerando-se um agregado, os machos podem emergir até 40 dias antes da emergência da primeira fêmea (Fig. 3). O período em que os adultos emergem de um agregado também pode ser

longo. De um agregado com 372 casulos, adultos emergiram por 64 dias e o maior número de indivíduos emergidos num mesmo dia foi 29 (23 fêmeas e cinco machos).

As observações feitas no laboratório indicam que, no início e final do período de emergência, é provável que os machos dispersem à procura de fêmeas. O encontro não deve ser difícil devido à assincronia no momento de emergência entre adultos de diferentes agregados, densidade destes na área e envolvimento de algum feromônio no processo de localização, fato comum em Symphyta (Anderbrant 1993). O encontro entre machos e fêmeas torna-se ainda mais fácil no momento em que muitos indivíduos estão emergindo, quando o macho permanece sobre o agregado de onde emergiu e copula com as fêmeas recém-emergidas. De qualquer maneira, a dinâmica demográfica existente na população de *D. diversipes* e a necessidade de dispersão diferenciada entre os sexos parecem favorecer acasalamentos casualizados (Boraschi & Del Lama 2004).

A cópula em *D. diversipes* é relativamente curta (4,28 minutos) quando comparada aos 10 minutos observados em *D. diasi* (Dias 1976) e 19,3 minutos em espécies de clima temperado (Östrand & Anderbrant 2001). Estes dados não permitem uma discussão ampla, mas em *D. diversipes* os machos que copulam sucessivamente demandam mais tempo nesta atividade, o que seria indicativo de que apesar de os machos emergirem com seus espermatozoides maduros, o que possibilita que eles copulem logo após sua emergência, eles necessitam de um tempo para mobilizá-los e efetivarem nova inseminação.

A forma gregária de alimentação e as posturas de defesa observadas em *D. diversipes* são semelhantes às relatadas por Dias (1976) para *D. diasi* e parecem ser comuns à maioria das espécies de Symphyta com larvas gregárias (Eickwort 1981; Smith 1993). Apesar de serem conhecidos casos de recrutamento entre as larvas de Symphyta (Costa & Louque 2001) este comportamento não foi observado em *D. diversipes* ou em outros Symphyta neotropicais (Dias 1975; 1976). Entretanto, a comunicação entre os membros destas sociedades de larvas (Costa & Pierce 1997) parece ser bem desenvolvida e estudos com melhor delineamento podem mostrar resultados diferentes.

Em *D. diversipes*, o tamanho do grupo de larvas que constrói o agregado de casulos parece relacionar-se com a taxa de emergência dos adultos, o que estaria de acordo com os dados da literatura. Nas espécies gregárias de Symphyta, grupos numerosos, em comparação com grupos pequenos, asseguraria mais adultos na próxima geração (Wilson 1971; Dias 1976; Eickwort 1981). Além disso, sistemas de comunicação eficientes (Costa & Pierce 1997; Costa & Louque 2001) e a camuflagem promovida pelo grupo, diminuem a chance de um membro do grupo ser predado ou parasitado (Wilson 2000). Em Symphyta, há outra vantagem menos aparente nas sociedades de larvas. Espécies gregárias normalmente apresentam alimentação sincronizada (quando uma larva inicia a alimentação outras também o fazem) que acontece dioturnamente (Heitland & Pschorn-Walcher 1993). Nestas



Fig. 2. Etapas do ciclo de desenvolvimento de *Digelasinus diversipes*. A, fêmea ovipositando em folha de *Eugenia glazioviana* (Myrtaceae) (outubro-dezembro); B, fêmea caminhando sobre a oviposição; C, fêmea guardando a postura; D, aspecto da oviposição antes da eclosão dos ovos; E, sinais da eclosão dos ovos; F, larvas recém-emergidas (novembro-janeiro); G, grupo de larvas se alimentando; H, aspecto da planta hospedeira após ataque das larvas; I, larvas mortas; J, posicionamento típico das larvas ao se alimentarem; K, larvas em posição de alarme/defesa; L, larvas reunidas para iniciar construção dos casulos (fevereiro-abril); M, detalhe da construção da capa de seda comunal que recobre os casulos; N, agregado de casulos preso ao tronco da planta hospedeira.

espécies, os índices de consumo foliar e taxas de crescimento larval são muito superiores aos das espécies não-gregárias (Heitland & Pschorn-Walcher 1993). Provavelmente, crescimento rápido foi a razão da ineficiência na detecção do número exato de instares em *D. diversipes*.

A oviposição e o cuidado maternal exibidos pela fêmea de *D. diversipes* são, em vários aspectos, semelhantes ao relatado por Dias (1976) para *D. diasi*. As fêmeas de ambas as espécies ovipositam todos os seus ovos e de uma só vez na face inferior da folha da planta hospedeira. Este fenômeno é conhecido como semelparidade e os modelos que tentam explicar suas vantagens adaptativas baseiam-se nos custos da reprodução ao longo da vida (Wilson 2000). Apesar disso e da

semelparidade ser pouco frequente nos demais Hymenoptera, em Symphyta muitas espécies subsociais (*sensu* Choe & Crespi 1997) adotaram este modo de reprodução (Dias 1975; 1976; Kudô *et al.* 1992; Kudô *et al.* 1998).

Dias (1976) propõe que haveria relação entre o número de ovos colocados pelas fêmeas e a intensidade do cuidado maternal. Este comportamento seria um componente dispendioso na história de vida dos organismos e surgiria apenas sob forte pressão de seleção e precursores comportamentais específicos (Talamy 1984), sendo esperado principalmente em ambientes que oferecessem grande disponibilidade de alimento, mas poucas oportunidades de refúgio (Tallamy & Wood 1986). Estas condições são

encontradas em Symphyta, já que o cuidado maternal parece ser ancestral na subordem (Shinohara 1996) e a maioria dos locais onde eles se desenvolvem oferecem alimento farto, mas poucas possibilidades de proteção contra inimigos.

Considerando-se os Argidae neotropicais, a hipótese proposta por Dias (1976) parece razoável. As fêmeas de *T. olfersii* ovipõem, em média, 27 ovos (mínimo 18; máximo 34, n = 29) e vivem por mais de um mês; as de *D. diasi*, 75 ovos (mínimo 39, máximo 92, n = 33) e vivem pouco mais de 20 dias e as de *D. diversipes*, 76 ovos (mínimo 42, máximo 105, n = 19) e vivem cerca de cinco dias. O número de comportamentos defensivos, sua intensidade e resposta a estímulos diminuem muito da primeira para a última espécie. Porém, analisando-se outros trabalhos que mostram cuidado maternal em Symphyta e apresentam o número de ovos produzidos (Kudô *et al.* 1992; Kudô *et al.* 1998; MacDonald & Ohmart 1993), percebe-se que aquela hipótese não é sustentada.

Uma hipótese alternativa seria que todas as variáveis relacionadas ao cuidado maternal, como tempo de vida da fêmea, número de comportamentos agressivos etc, seriam mais pronunciadas naquelas espécies cujos ovos são deixados desprotegidos (na postura ou durante seu desenvolvimento) e vulneráveis ao ataque de predadores ou parasitas. Entretanto, indícios sobre o ataque aos ovos de Symphyta são poucos, sendo importantes apenas em algumas espécies galhadoras (Dias 1976; Clancy 1993), sendo que as maiores taxas de mortalidade ocorreriam na fase larval, seja por ação de parasitóides ou devido a fatores que reduziriam a disponibilidade ou qualidade do alimento (Clancy 1993), como observado em *D. diversipes*.

Contudo, as observações de Dias (1975; 1976), Kudô *et al.* (1992), Kudô *et al.* (1998), MacDonald & Ohmart (1993) e Smith & Janzen (2003a) dão suporte à hipótese sobre a vulnerabilidade dos ovos influenciando a intensidade do cuidado maternal. Nas espécies estudadas por aqueles autores, a postura é feita livremente na folha da planta hospedeira, normalmente em sua face inferior (em Angiospermas) (Dias 1975; MacDonald & Ohmart 1993; Kudô *et al.* 1998; Smith & Janzen 2003a), ou num conjunto de espículas próximas (Gminospermas) (Kudô *et al.* 1992), ou é inserida na epiderme foliar inferior e quando os ovos se desenvolvem a epiderme se rompe, expondo os ovos (Dias 1976). Nestes estudos, as fêmeas apresentaram cuidado maternal prolongado, indo da postura à eclosão dos ovos e, em alguns casos, ocorre interação da fêmea com as larvas de primeiro ínstar (Dias 1975, 1976).

A observação de que, em *D. diversipes*, as fêmeas permanecem pouco tempo com seus ovos e seu repertório de comportamentos agressivos é muito pequeno, poderia, de acordo com a hipótese de vulnerabilidade dos ovos, ser produto da proteção física oferecida a eles durante todo seu desenvolvimento. Os ovos desta espécie não aumentam muito de volume (compare as Figs. 2b e 2d) e a epiderme foliar que os recobre necrosa e torna-se rígida (Figs. 2d e 2e) o que deve fornecer a eles proteção contra o ataque de parasitóides ou qualquer outra ameaça. Este necrosamento do tecido foliar

seria induzido pela fêmea no momento da oviposição e teria um papel importante para um organismo com vida naturalmente curta (5,2 dias).

A posição de guarda ocupada pela fêmea (Fig. 2c) aparentemente tenta impedir que inimigos tenham acesso à folha com os ovos pelo pecíolo foliar ou pelo ramo que os contenha. Este comportamento é semelhante ao relatado para outras espécies de Symphyta com cuidado maternal, cuja fêmea não se coloca sobre os ovos para protegê-los (Dias 1976; Kudô *et al.* 1992; MacDonald & Ohmart 1993).

Razão e alocação sexual. Em Symphyta, a razão sexual é predominantemente desviada em direção às fêmeas. Das 47 espécies listadas por Craig & Mopper (1993), 43 apresentaram razão sexual favorecendo fêmeas, em duas a razão sexual favoreceu machos e em cinco, não foi diferente de 1:1. Porém, Roller (1998), em um estudo feito com armadilhas tipo Malaise, sugere que em algumas comunidades de Symphyta a razão sexual não diferiria de 1:1 e, nas espécies mais abundantes, seria desviada em direção aos machos. Os resultados deste autor devem ser analisados com cuidado, já que eles indicam somente mobilidade diferenciada entre os sexos, pois o tipo de armadilha utilizada intercepta os insetos em voo e em Symphyta as fêmeas dispersam muito pouco (Östrand & Anderbrant 2001).

Com novos dados, tem-se em Symphyta a razão sexual de 0,63 ($\pm 0,23$ DP; n = 64) em favor de fêmeas (Dias 1976; Craig & Mopper 1993; Roller 1998; Mecke *et al.* 2000) e a razão sexual secundária encontrada em *D. diversipes* (0,70 $\pm 0,06$ DP, dados de dois anos) apenas confirma a tendência observada na subordem.

Diferentes fatores podem promover desvios na razão sexual de uma espécie. Normalmente, os desvios são explicados de acordo com teorias envolvendo (1) competição local por acasalamento e/ou endocruzamentos (Hamilton 1967; Cowan 1991), (2) disponibilidade diferenciada de recursos em termos de quantidade e/ou qualidade (Charnov 1982; Schwarz 1988) e (3) fatores demográficos (Yanega 1996, 1997; Otsuka & Koshio 1999). Porém, outras causas que podem promover desvios na razão sexual primária são telitoquia, fêmeas não-inseminadas e determinação ambiental do sexo. A razão sexual secundária pode ser influenciada principalmente pela mortalidade diferenciada dos sexos. Craig & Mopper (1993) discutem em detalhes alguns destes fatores.

Apesar do estudo de Dias (1976) indicar que competição local por acasalamento poderia ocorrer, a associação entre diferentes grupos de larvas durante o processo de alimentação (Dias 1976; Costa & Louque 2001), a possibilidade de fêmeas serem inseminadas por mais de um macho, fenômeno comum em Symphyta (Craig & Mopper 1993) e dispersão diferenciada entre os sexos (Östrand & Anderbrant 2001), dificultaria a ocorrência de taxas elevadas de endogamia nestes insetos (Boraschi & Del Lama 2004), a ponto de justificar os desvios na razão sexual.

Há indicações de que as fêmeas de *D. diversipes* são monogâmicas (Boraschi & Del Lama 2004), mas o padrão

demográfico observado nesta espécie, juntamente com a grande mobilidade das larvas, dificultaria a endogamia e os desvios observados na razão sexual poderiam estar relacionados à qualidade da planta hospedeira no momento da oviposição. Fêmeas de diferentes espécies de Hymenoptera, sejam aculeados ou parasitóides, ajustam o sexo de sua prole de acordo com a disponibilidade de recursos no ambiente, de modo que o sexo que melhor se beneficiar da maior quantidade de recurso seja preferencialmente produzido (Torchio & Tepedino 1980; Charnov 1982; Brockmann & Grafen 1992; King 1993; Molumby 1997; Strohm & Linsenmair 1997; Martins *et al.* 1999; West & Sheldon 2002; O'Neill & O'Neill 2003; Peruquetti & Del Lama 2003). Espera-se que o mesmo aconteça em Symphyta (Mopper & Whithan 1992; Craig *et al.* 1989).

Os dados obtidos em *D. diversipes* indicam que a alocação diferenciada de recursos entre os sexos pode acontecer. As fêmeas são em média 194% mais pesadas do que os machos e o peso da fêmea está relacionado ao número de ovos que ela carrega, assim fêmeas maiores potencialmente podem produzir maior número de descendentes. Esta potencialidade pode ser acentuada já que fêmeas de diferentes agregados de casulos apresentam diferenças significativas em seu peso ao emergir. O papel da planta hospedeira nestas observações não está claro, mas é esperado que características fisiológicas da planta, como sua capacidade de capturar carbono e nitrogênio, influenciem as taxas de consumo das larvas de Symphyta (Mattson 1980), com conseqüências no peso dos adultos formados. Desconsiderando-se possíveis limitações na capacidade do estômago destes insetos (Heitland & Pschorn-Walcher 1993), o teor de água do alimento seria o fator fundamental para que as taxas de consumo foliar se mantivessem próximas do máximo, favorecendo o maior crescimento dos indivíduos (Slansky & Feeny 1977). Isto poderia explicar as diferenças de peso observadas entre os indivíduos emergidos em 2000/2001 e 2001/2002. Em comparação com os adultos emergidos em 2000/2001, aqueles emergidos em 2001/2002 experimentaram temperaturas mais altas (amplitude média: 8,68 vs. 5,65) e chuvas bem distribuídas (variância: 13.282 vs. 3.478) em seu período de alimentação (Fig. 1), o que favoreceria as taxas de consumo da planta hospedeira (Heitland & Pschorn-Walcher 1993) e geração de adultos mais pesados e, em relação às fêmeas, maior fecundidade. Padrão semelhante relacionado à temperatura foi encontrado por Charles & Allan (2000) em um Symphyta da Nova Zelândia.

As variações entre indivíduos de diferentes agregados podem ser devidas a possíveis diferenças entre as plantas hospedeiras que ocupavam diferentes porções do terreno. As plantas ocupavam áreas inundáveis à beira de duas lagoas, mas algumas estavam em áreas mais altas e secas e outras mais próximas à lâmina d'água onde, devido ao regime de inundação, as terras devem ser mais férteis. Mopper & Whitham (1992) verificaram que em Symphyta há relação entre o peso da fêmea, sua fecundidade e o estado nutricional e estresse hídrico da planta hospedeira.

No momento não é possível explicar porque somente os

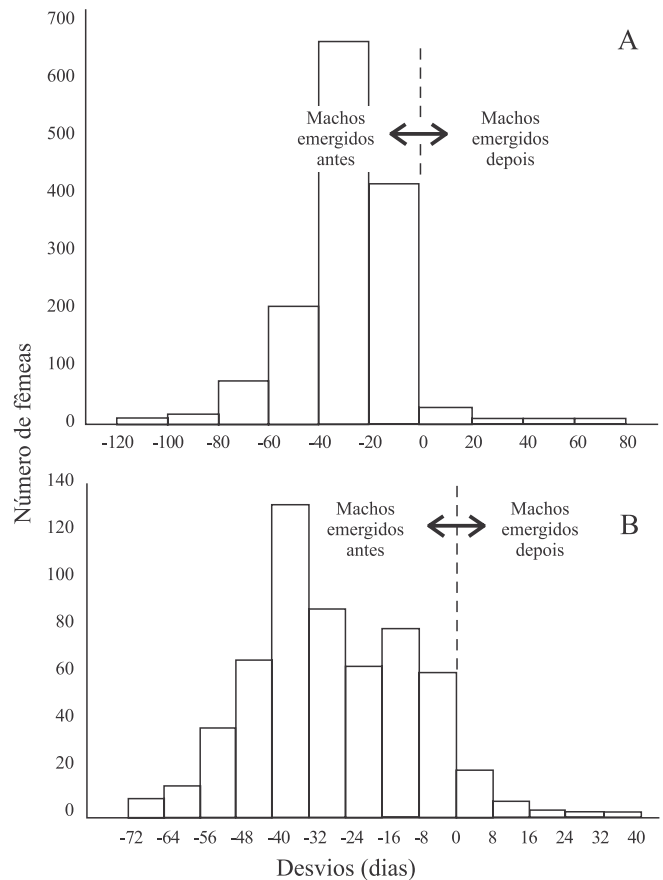


Fig. 3. Frequência de fêmeas emergidas em (A) 2000 e (B) 2001 de acordo com os desvios (dias) entre a emergência do primeiro macho e as fêmeas de um agregado de casulos. Zero indica que não existe diferença na data de emergência de machos e fêmeas. Os valores negativos indicam quantos dias os machos nasceram antes das fêmeas.

machos amostrados em diferentes agregados de casulos em 2000 foram homogêneos em relação a seu peso ao emergir, mas o estado da planta hospedeira, associado ao clima de 1999/2000 deve ter alguma influência nisto. De qualquer modo, para Symphyta não há informações sobre o tamanho do macho influenciando seu potencial reprodutivo (Craig & Mopper 1993), e em outros himenópteros relações desta natureza não foram encontradas (Brockmann 1992; Molumby 1997; Strohm & Lechner 2000).

Como o tamanho da planta hospedeira não influenciou o peso dos adultos ao emergir (apenas seu número) e não houve relação entre o número de casulos no agregado com o peso do adulto ao emergir, espera-se que a competição entre os grupos de alimentação ou entre os indivíduos de um grupo não seja significativa. Mas estes resultados podem ser mascarados pela grande mobilidade das larvas de *D. diversipes* e estas observações precisam ser testadas de outra maneira, pois Mopper *et al.* (1990) relatam que competição e o fenótipo da planta hospedeira seriam os maiores responsáveis pela regulação das populações de Symphyta.

O grande número de oviposições encontrado em algumas

plantas indica que é possível haver preferência da fêmea de *D. diversipes* no momento da oviposição por alguma característica da planta hospedeira (Craig *et al.* 1989; Larsson *et al.* 2000). Por isso, algumas plantas seriam intensamente atacadas enquanto outras receberiam poucas ou nenhuma oviposição. Dias (1976) também relata este tipo de comportamento nas fêmeas de *D. diasii*. Em Symphyta, escolhas desta natureza podem favorecer o desenvolvimento das larvas e fecundidade das fêmeas (Carr *et al.* 1998; Larsson *et al.* 2000).

Apesar dos dados serem preliminares, parece que em *D. diversipes* a pluviosidade total que ocorre no período da oviposição poderia influenciar a proporção de fêmeas produzidas na próxima geração, o que estaria de acordo com a hipótese de Craig & Mopper (1993) sobre a qualidade da planta influenciando a razão sexual em Symphyta, sendo que a prole feminina seria favorecida quando os recursos fossem de melhor qualidade. Não há evidências de que fatores demográficos pudessem promover o desvio observado na razão sexual de *D. diversipes*.

Agradecimentos. À Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo pela permissão de coleta de material biológico nas áreas da Estação Ecológica Jataí. Ao Professor Braúlio Dias pelo envio de material bibliográfico e interesse pelo trabalho. Ao Dr. Harri Lorenzi pela identificação da planta hospedeira. Ao Dr. David R. Smith pela leitura e correção do resumo em inglês. Aos senhores Horácio Gomes e Luís Henrique da Silva pelo auxílio no trabalho de campo. À Patrícia S. Ferreira-Peruquetti pela leitura de uma primeira versão do manuscrito e pelos comentários. À Capes pela concessão da bolsa de mestrado a DB. RCP agradece à FAPESP pelo auxílio financeiro (processo no. 98/16390-0) durante a coleta dos dados e ao CNPq pelo auxílio financeiro (processo no. 300026/03-0) durante a redação do manuscrito.

REFERÊNCIAS

- Anderbrant, O. 1993. Pheromone biology of sawflies, p. 119-156. In: M. Wagner & K. F. Raffa (eds.) **Sawfly life history adaptations to woody plants**. New York, Academic Press, 581 p.
- Boraschi, D. & M. A. Del Lama. 2004. Populational genetic structure and sociogenetic structure of cocoon masses of *Digelasinus diversipes* (Kirby, 1882) (Hymenoptera: Symphyta: Argidae). **Genetics and Molecular Biology** 27: 385-390.
- Brockmann, H. J. & A. Grafen. 1992. Sex ratios and life-history patterns of a solitary wasp, *Trypoxylon (Trypargilum) politum* (Hymenoptera: Sphecidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology** 30: 7-27.
- Brockmann, H. J. 1992. Male behavior, courtship and nesting in *Trypoxylon (Trypargilum) monteverdeae* (Hymenoptera: Sphecidae). **Journal of the Kansas Entomological Society** 65: 66-84.
- Camargo, O. R. 1956. As larvas "mata-porcos" no Rio Grande do Sul. **Boletim da Diretoria da Produção Animal** 13: 23-29.
- Carr, T. G.; H. Roininen & P. W. Price. 1998. Oviposition preference and larval performance of the *Nematus oligospilus* (Hymenoptera: Tenthredinidae). **Environmental Entomology** 27: 615-625.
- Cavalheiro, F.; M. V. R. Ballester; A. V. Krusche; S. A. Melo; J. L. Waechter; C. J. Silva; M. C. D'Arienzo; M. Suzuki; R. L. Bozelli; T. P. Jesus & J. E. Santos. 1990. Propostas preliminares referentes ao plano de zoneamento e manejo da Estação Ecológica de Jataí, Luiz Antônio, SP. **Acta Limnológica Brasiliensia** 3: 951-968.
- Charles, J. G. & D. J. Allan. 2000. Development of the willow sawfly, *Nematus oligospilus*, at different temperatures, and an estimation of voltinism throughout New Zealand. **New Zealand Journal of Zoology** 27: 197-200.
- Charnov, E. L. 1982. **The theory of sex allocation**. New Jersey, Princeton University Press, 480 p.
- Choe, J. C. & B. J. Crespi (eds.). 1997. **The evolution of social behavior in insects and arachnids**. Cambridge, University Press, 541 p.
- Clancy, K. M. 1993. Adaptations of galling sawflies to natural enemies, p. 295-332. In: M. Wagner & K. F. Raffa (eds.). **Sawfly life history adaptations to woody plants**. New York, Academic Press, 581 p.
- Costa-Lima, A. 1937. Uma nova espécie de *Diapetimorpha* (Hymenoptera: Ichneumonoidea). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 32: 539-541.
- Costa Lima, A. 1941. Bichos "mata porcos"! **Chácara e Quintais** 63: 43.
- Costa Lima, A. 1951. Sobre algumas vespas parasitas da família Ichneumonidae (Hymenoptera). **Papéis Avulsos de Zoologia** 9: 367-374.
- Costa Lima, A. 1960. **Insetos do Brasil**. 11º. tomo, Hymenoptera. Rio de Janeiro, Escola Nacional de Agronomia, Série Didática, nº. 13, 368 p.
- Costa, J. T. 1997. Caterpillars as social insects. **American Scientist** 85: 150-159.
- Costa, J. T. & N. E. Pierce. 1997. Social evolution in the Lepidoptera: ecological context and communication in larval societies, p. 407-442. In: J. C. Choe & B. J. Crespi (eds.). **The evolution of social behavior in insects and arachnids**. Cambridge, University Press, 541 p.
- Costa, J. T. & R. W. Louque. 2001. Group foraging and trail following behavior of the red-headed pine sawfly *Neodiprion lecontei* (Fitch) (Hymenoptera: Symphyta: Diprionidae). **Annals of the Entomological Society of America** 94: 480-489.
- Cowan, D. P. 1991. The solitary and presocial Vespidae, p. 33-73. In: K. G. Ross & R. W. Matthews (eds.). **The social biology of wasps**. Ithaca, Cornell University Press, 678 p.
- Craig, T. P. & S. Mopper. 1993. Sex variation in sawflies, p. 61-93. In: M. Wagner & K. F. Raffa (eds.). **Sawfly life history adaptations to woody plants**. New York, Academic Press, 581 p.
- Craig, P. T.; J. K. Itami & P. W. Price. 1989. A strong relationship between oviposition preference and larval performance in a shoot-galling sawfly. **Ecology** 70: 1691-1699.
- Darling, D. C. 1995. Perilampidae, p. 289-298. In: P. Hanson & I. Gauld (eds.). **The Hymenoptera of Costa Rica**. New York, Oxford University Press, 893 p.
- Delvare, G. 1995. Chalcididae, p. 351-354. In: P. Hanson & I. Gauld (eds.). **The Hymenoptera of Costa Rica**. New York, Oxford University Press, 893 p.
- Dias, B. F. S. 1975. Comportamento pré-social de sínfitas do Brasil Central. I. *Thermos olfersii* (Klug) (Hymenoptera, Argidae). **Studia Entomologica** 18: 401-432.
- Dias, B. F. S. 1976. Comportamento pré-social de sínfitas do Brasil Central. II. *Dielocerus diasii* Smith, 1975 (Hymenoptera, Argidae). **Studia Entomologica** 19: 461-501.
- Eickwort, G. C. 1981. Presocial insects, p.199-280. In: H. R. Herman (ed.). **Social Insects**. New York, Academic Press, 491 p.
- Flanders, S. E. 1965. On the sexuality and sex ratios of hymenopterous populations. **American Naturalist** 93: 489-494.
- Gauld, I. & B. Bolton (eds.). 1996. **The Hymenoptera**. 2nd. Edition. London, Oxford University Press, 839 p.
- Gerber, H. S. & E. C. Klostermeyer. 1970. Sex control by bees: a voluntary act of egg fertilization during oviposition. **Science** 167: 82-84.
- Hamilton, W. D. 1967. Extraordinary sex ratios. **Science** 156: 477-488.
- Heithland, W. & H. Pschorn-Walcher. 1993. Feeding strategies of sawflies, p. 94-118. In: M. Wagner & K. F. Raffa (eds.). **Sawfly life history adaptations to woody plants**. New York, Academic Press, 581 p.
- King, B. H. 1993. Sequence of offspring sex production in the parasitoid wasp, *Nasonia vitripennis*, in response to unparasitized versus

- parasitized hosts. **Animal Behaviour** **45**: 1236–1238.
- Knerer, G. 1993. Life history diversity in sawflies, p. 33–59. *In*: M. Wagner & K. F. Raffa (eds.). **Sawfly life history adaptations to woody plants**. New York, Academic Press, 581 p.
- Kudô, S.; K. Maetô & K. Ozaki. 1992. Maternal care in the red-headed spruce web-spinning sawfly, *Cephalcia ishikii* (Hymenoptera: Pamphiliidae). **Journal of Insect Behavior** **5**: 783–795.
- Kudô, S.; M. Ohara & A. Shinohara. 1998. Notes on brooding behavior in the sawfly *Nematus tiliae* (Hymenoptera: Tenthredinidae: Nematinae). **Journal of the New York Entomological Society** **106**: 209–211.
- Larsson, S.; B. Ekbom & C. Björkman. 2000. Influence of plant quality on pine sawfly population dynamics. **Oikos** **89**: 440–450.
- Logan, J. A.; B. J. Bentz; J. C. Vandygriff & D. L. Turner. 1998. General program for determining instar distribution from headcapsule widths: example analysis of mountain pine beetle (Coleoptera: Scolytidae) data. **Environmental Entomology** **27**: 555–563.
- MacDonald, J. & C. P. Ohmart. 1993. Life history strategies of Australian pergid sawflies and their interactions with host plants, p. 485–502. *In*: M. Wagner & K. F. Raffa (eds.) **Sawfly life history adaptations to woody plants**. New York, Academic Press, 581 p.
- Manly, B. F. J. 1994. **Multivariate statistical methods. A primer**. 2nd Edition. London, Chapman & Hall, 215 p.
- Martins, R. P.; A. Yasmine; F. A. Silveira & S. A. West. 1999. Seasonal variation in the sex allocation of a neotropical solitary bee. **Behavioral Ecology** **10**: 401–408.
- Mattson, W. J. Jr. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. **Annual Review in Ecology and Systematics** **11**: 119–161.
- Mecke, R.; M. S. Barbosa & W. Engels. 2000. A new Brazilian sawfly, *Derecyrtia araucariae* spec. nov. (Hymenoptera: Xiphydriidae), associated with *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze. **Journal of the Kansas Entomological Society** **73**: 177–182.
- Molunby, A. 1997. Why make daughter larger? Maternal sex-allocation and sex-dependent selection for body size in a mass-provisioning wasp, *Trypoxylon politum*. **Behavioral Ecology** **8**: 279–287.
- Monte, O. 1941. Identificação de ninho de Himenoptera. **O Biológico** **7**: 145–146.
- Monte, O. 1946. Falsas-Lagartas. **Chácaras e Quintais** **74**: 591–592.
- Mopper, S. & T. G. Whitham. 1992. The plant stress paradox: effects on pinyon sawfly sex ratios and fecundity. **Ecology** **73**: 515–525.
- Mopper, S.; T. G. Craig & P. T. Price. 1990. Plant phenotype and interspecific competition between insects determine sawfly performance and density. **Ecology** **71**: 2135–2144.
- O'Neill, K. M. & R. P. O'Neill. 2003. Sex allocation, nests, and prey in the grass-carrying wasp *Isodontia mexicana* (Saussure) (Hymenoptera: Sphecidae). **Journal of the Kansas Entomological Society** **76**: 447–454.
- Östrand, F. & O. Anderbrant. 2001. Mating duration and frequency in a pine sawfly. **Journal of Insect Behavior** **14**: 595–606.
- Otsuka, K. & C. Koshio. 1999. Proportion of mated females, female mating experience, and sex ratio of the osmund sawfly, *Strongylogaster osmundae* (Hymenoptera, Tenthredinidae). **Oecologia** **120**: 44–49.
- Penteado-Dias, A. M. 1991. Himenópteros parasitóides associados a ninhos de *Digelasinus diversipes* (Kirby, 1882) (Hymenoptera, Argidae). **Revista Brasileira de Entomologia** **35**: 545–548.
- Peruquetti, R. C. & M. A. Del Lama. 2003. Alocação sexual e seleção sexo-dependente para tamanho de corpo em *Trypoxylon rogenhoferi* Kohl (Hymenoptera: Sphecidae). **Revista Brasileira de Entomologia** **47**: 581–588.
- Roller, L. 1998. Sawfly (Hymenoptera, Symphyta) community in the Devínska Kobyla National Nature Reserve. **Biologia Bratislava** **53**: 213–221.
- São Paulo. 1997. **Cerrado: Bases para conservação e uso sustentável das áreas de cerrado do Estado de São Paulo**. Série Probio/São Paulo. Secretaria de Estado do Meio Ambiente. 113 p.
- Schwarz, M. P. 1988. Local resource enhancement and sex ratios in a primitively social bee. **Nature** **331**: 346–348.
- Shinohara, A. 1986. A new apterous sawfly from Sulawesi, Indonesia (Hymenoptera: Pergidae: Perreyiinae), and the pleural origin of the ventral region of the sawfly mesothorax. **Systematic Entomology** **11**: 247–253.
- Slansky, F. Jr. & P. Feeny. 1977. Stabilization of the rate of nitrogen accumulation by larvae of the cabbage butterfly on wild and cultivated food plants. **Ecological Monographs** **47**: 209–228.
- Smith, D. R. 1992. A synopsis of the sawflies (Hymenoptera: Symphyta) of America South of the United States: Argidae. **Memoirs of the American Entomological Society** **39**: 1–201.
- Smith, D. R. 1993. Systematics, life history, and distribution of sawflies, p. 3–32. *In*: M. Wagner & K. F. Raffa (eds.). **Sawfly life history adaptations to woody plants**. New York, Academic Press, 581 p.
- Smith, D. R. 1995. The sawflies and woodwasps, p. 157–177. *In*: P. Hanson & I. Gauld (eds.). **The Hymenoptera of Costa Rica**. New York, Oxford University Press, 893 p.
- Smith, D. R. & D. H. Janzen. 2003a. Food plants and life histories of sawflies of the family Argidae (Hymenoptera) in Costa Rica, with description of two new species. **Journal of Hymenoptera Research** **12**: 193–208.
- Smith, D. R. & D. H. Janzen. 2003b. Food plants and life histories of sawflies of the families Tenthredinidae and Pergidae (Hymenoptera) in Costa Rica, with description of four new species. **Journal of Hymenoptera Research** **12**: 312–332.
- Sokal, R. R. & F. J. Rohlf. 1995. **Biometry. The principles and practice of statistics in biological research**. 3rd Edition. New York, W. H. Freeman and Company, 887 p.
- Strohm, E. & K. E. Linsenmair. 1997. Female size affects provisioning and sex allocation in a digger wasp. **Animal Behaviour** **54**: 23–34.
- Strohm, E. & K. Lechner. 2000. Male size does not affect territorial behaviour and life history traits in a sphecid wasp. **Animal Behaviour** **59**: 183–191.
- Tallamy, D. W. 1984. Insect parental care. **BioScience** **34**: 20–24.
- Tallamy, D. W. & T. K. Wood. 1986. Convergence patterns in subsocial insects. **Annual Review of Entomology** **31**: 369–390.
- Torchio, P. F. & V. J. Tepedino. 1980. Sex ratio, body size and seasonality in a solitary bee, *Osmia lignaria propinqua* Cresson (Hymenoptera: Megachilidae). **Evolution** **34**: 993–1003.
- Townsend, C. H. T. 1942. Two new reared South American flies. **Revista de Entomologia** **13**: 438–439.
- Wagner, M. & K. F. Raffa (eds.). 1993. **Sawfly life history adaptations to woody plants**. New York, Academic Press, 581 p.
- West, S. A. & B. C. Sheldon. 2002. Constraints in the evolution of sex ratio adjustment. **Science** **295**: 1685–1688.
- Wilson, E. O. 1971. **The insect societies**. Cambridge, Belknap Press, 548p.
- Wilson, E. O. 2000. **Sociobiology - The new synthesis**. 25th anniversary edition. Cambridge, Belknap Press, 697 p.
- Yanega, D. 1996. Sex ratio and sex allocation in sweat bees (Hymenoptera: Halictidae). **Journal of the Kansas Entomological Society** **69**: 98–115.
- Yanega, D. 1997. Demography and sociality in halictine bees (Hymenoptera: Halictidae), p. 293–315. *In*: J. C. Choe & B. J. Crespi (eds.). **The evolution of social behavior in insects and arachnids**. Cambridge, University Press, 541 p.
- Zar, J. H. 1999. **Biostatistical analysis**. 4th Edition. London, Prentice Hall, 663 p.