

Fauna de Hymenoptera em *Ficus* spp. (Moraceae) na Amazônia Central, Brasil

Alison G. Nazareno¹, Ranyse B. Querino da Silva² & Rodrigo A. S. Pereira³

1. Departamento de Ciências Florestais, Universidade Federal de Lavras, Caixa Postal 3037, 37200-000 Lavras, MG. (alison_nazareno@yahoo.com.br)
2. Departamento de Ciências Agrárias, Unimontes, Campus Janaúba, Caixa Postal 91, Rua Reinaldo Viana, 2630, 39440-000 Janaúba, MG. (ranyse.querino@unimontes.br)
3. Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Av. Bandeirantes, 3900, 14040-901 Ribeirão Preto, SP. (raspereira@yahoo.com.br)

ABSTRACT. Fauna of Hymenoptera in *Ficus* spp. (Moraceae) in the Central Amazon, Brazil. The interaction between *Ficus* (Moraceae) and fig wasps is considered one of the most extreme examples of plant-insect mutualism. In the present study, we reported the fig wasp fauna associated with five *Ficus* species in the Central Amazon, Brazil, and considered some aspects of the pollination mode found in *Ficus (Urostigma) cremersii*, *Ficus (Urostigma) greiffiana*, *Ficus (Urostigma) mathewsii*, *Ficus (Urostigma) pertusa* e *Ficus (Pharmacosycea) maxima*. The study was carried out from April to July 2004, in the cities of Manaus and Presidente Figueiredo (state of Amazonas, Brazil). The number of fig wasp species per host tree varied from one to 13. Wasps of the genus *Pegoscapus* Cameron, 1906, pollinators of *Ficus (Urostigma)* spp., showed an active pollination mode. Indeed, these species have coxal combs and pollen pockets to collect and transport pollen. *Tetrapus* Mayr, 1885 species, pollinators of *Ficus (Pharmacosycea)* spp., demonstrated a passive pollination mode and they do not show morphological traits adapted to collect and transfer pollen grains. Besides fig wasps, *F. (Pharmacosycea) maxima* and *F. (Urostigma) pertusa* are associated with mites, ants (*Solenopsis* sp., Formicidae), beetles (Staphylinidae) and larvae of Diptera and Lepidoptera.

KEYWORDS. Coevolution, sexual dimorphism, diversity, plant-insect interaction, mutualism.

RESUMO. A interação *Ficus* (Moraceae) - vespas de figo é considerada um dos exemplos mais extremos de mutualismo entre planta e inseto. Neste trabalho, descreve-se a fauna de vespas de figo associada a cinco espécies de *Ficus* na Amazônia Central, considerando alguns aspectos do modo de polinização nas espécies *Ficus (Urostigma) cremersii*, *Ficus (Urostigma) greiffiana*, *Ficus (Urostigma) mathewsii*, *Ficus (Urostigma) pertusa* e *Ficus (Pharmacosycea) maxima*. O estudo foi desenvolvido durante o período de abril a julho de 2004 em Manaus e Presidente Figueiredo, Estado do Amazonas. O número de espécies de vespas de figo por hospedeiro variou de uma a 13. Vespas do gênero *Pegoscapus* Cameron, 1906, polinizadoras de *Ficus (Urostigma)* spp., apresentam pentes coxais e bolsos torácicos adaptados à coleta e ao transporte de pólen, indicando modo ativo de polinização. No subgênero *Pharmacosycea*, a polinizadora do gênero *Tetrapus* Mayr, 1885, não apresenta estrutura morfológica adaptada ao transporte de pólen, condizente com o modo passivo de polinização. Além das vespas de figo, *F. (Pharmacosycea) maxima* e *F. (Urostigma) pertusa* apresentaram associação com ácaros, formigas (*Solenopsis* sp., Formicidae), besouros (Staphylinidae) e larvas de Diptera e Lepidoptera.

PALAVRAS-CHAVE. Co-evolução, dimorfismo sexual, diversidade, interação planta-inseto, mutualismo.

A interação *Ficus* (Moraceae) - vespas de figo é considerada um dos exemplos mais extremos de mutualismo entre planta e inseto, com evidências suficientes para ser enquadrada no conceito de co-evolução (JOUSSELIN *et al.*, 2003; WEIBLEN, 2004). No mundo, existem mais de 750 espécies de *Ficus*, das quais 130 ocorrem na região neotropical, nos subgêneros *Urostigma* Miquel, 1847 e *Pharmacosycea* Miquel, 1847 (BERG, 1989). Em geral, a cada espécie de *Ficus* está associada uma única espécie de vespa polinizadora da subfamília Agaoninae (Hymenoptera: Agaonidae; RAMIREZ, 1970). Estudos mais aprofundados, porém, mostram que exceções a essa especificidade parecem mais comuns do que se supunha (COMPTON, 1990; WARE & COMPTON, 1992; MOLBO *et al.*, 2003).

O gênero *Ficus* é caracterizado pela sua inflorescência - sicônio ou figo (COOK & RASPLUS, 2003). O sicônio, em forma de urna, contém flores em seu interior e é fechado, apicalmente, por numerosas brácteas que formam o ostíolo (VERKERKE, 1989). O desenvolvimento e a maturação dos sicônios, em cada planta, são normalmente sincronizados; porém, diferentes plantas na

população iniciam a floração assincronizadamente ao longo do ano (BRONSTEIN, 1992; PEREIRA *et al.*, 2007). Quando os sicônios são jovens e as flores femininas estão receptivas, vespas fêmeas acasaladas e carregadas de pólen (fundadoras) são atraídas por substâncias voláteis emanadas do interior do sicônio (VAN NOORT *et al.*, 1989; WARE & COMPTON, 1994; GIBERNAU *et al.*, 1997). As fundadoras penetram no sicônio através do ostíolo, polinizam as flores femininas e depositam ovos nos ovários de algumas delas. Na seqüência, com algumas exceções (WARE & COMPTON, 1992; GIBERNAU *et al.*, 1996; CHEN *et al.*, 2001; MOORE *et al.*, 2003), as fêmeas morrem no interior do sicônio e seus corpos permanecem no lúmen. Durante as semanas seguintes, frutos (aquênios) se desenvolvem nas flores polinizadas e larvas de vespas polinizadoras crescem em flores nas quais ovos foram depositados, formando uma galha. Pouco antes do amadurecimento do sicônio, os machos emergem de suas galhas e vasculham o interior do sicônio em busca de galhas contendo fêmeas. Os machos perfuram as galhas com suas mandíbulas e acasalam com as fêmeas antes delas emergirem. Logo após o acasalamento, as fêmeas

emergem das galhas, coletam (espécies com comportamento de polinização ativa) ou simplesmente recobrem seus corpos (espécies com polinização passiva; JOUSSELIN *et al.*, 2003) com o pólen das flores masculinas recém-amadurecidas e abandonam o sicônio, recomeçando o ciclo em outra planta (WEIBLEN, 2002).

GALIL & EISIKOWITCH (1968) dividiram o ciclo de desenvolvimento do sicônio e das vespas de figo em cinco fases: (1) pré-feminina, antes do amadurecimento das flores femininas; (2) feminina, quando as flores femininas estão receptivas à polinização e atrativas às vespas polinizadoras; (3) interfloral, quando os frutos e as larvas das vespas estão em desenvolvimento; (4) masculina, quando as anteras estão maduras e a prole adulta das vespas emerge de suas galhas e (5) pós-floral, dispersão das fêmeas acasaladas e carregadas de pólen e o amadurecimento dos sicônios que se tornam atrativos a animais frugívoros.

Além das vespas polinizadoras, os sicônios suportam uma fauna de vespas não-polinizadoras pertencentes a outras famílias de Hymenoptera. No Neotrópico, ocorrem, além de Agaonidae, Pteromalidae, Torymidae e Eurytomidae (BOUÈEK, 1993; WEIBLEN, 2002), cujos integrantes não realizam polinização em benefício à planta hospedeira (BRONSTEIN, 1992; PEREIRA *et al.*, 2000). O grupo das não-polinizadoras apresenta maior riqueza de espécies, sendo que várias espécies de vespas são associadas a uma espécie de *Ficus* (BOUÈEK, 1988, 1993). Assim como as espécies polinizadoras, as não-polinizadoras apresentam certa especificidade ou preferência pela planta hospedeira (GORDH, 1975; RAMIREZ, 1988; BRONSTEIN, 1991, 1992; COMPTON *et al.*, 1991).

As vespas de figo podem ser divididas em três grupos ecológicos: (1) vespas polinizadoras, que são mutualistas; (2) vespas não-polinizadoras, incluindo galhadoras primárias e inquilinas (espécies fitófagas que ovipositam em galhas induzidas previamente por outra espécie fitófaga) e (3) vespas não-polinizadoras que são parasitoides de outras vespas de figo (COOK *et al.*, 1997).

No Brasil, poucos estudos da interação *Ficus* - vespas de figo e da fauna destas vespas foram realizados. Considerando os mais recentes, podem-se citar FIGUEIREDO & SAZIMA (1997), PEREIRA *et al.* (2000), PEREIRA & CARAUTA (2003), SCHIFFLER (2002) e PEREIRA & PRADO (2005a, b). Neste trabalho, descreve-se a fauna de vespas de figo associada a cinco espécies de *Ficus* que ocorrem na Amazônia Central, considerando alguns aspectos do modo de polinização em espécies dos subgêneros *Urostigma* e *Pharmacosycea*.

MATERIAL E MÉTODOS

As áreas de coletas compreenderam dois municípios da Amazônia Central: Manaus (03°06'S, 60°01'W) e Presidente Figueiredo (02°02'S, 60°01'W). O estudo foi desenvolvido durante o período de abril a julho de 2004, em cinco áreas de floresta tropical pluvial: duas áreas de preservação permanente (Reserva Adolpho Ducke, em Manaus e Cachoeira do Santuário, em Presidente Figueiredo), um fragmento florestal de 10 ha (Reserva Colosso - Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais, em Manaus) e

duas áreas urbanizadas (Campus do Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia - INPA e Campus da Universidade Federal do Amazonas - UFAM, em Manaus).

Foram amostradas cinco espécies nativas de *Ficus* pertencentes aos subgêneros *Pharmacosycea*, seção *Pharmacosycea* (*F. maxima*) e *Urostigma*, seção *Americana* (*F. cremersii*; *F. greiffiana*; *F. mathewsii* e *F. pertusa*). Exsicatas das espécies amostradas foram depositadas no Herbário do Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia (HERB/INPA).

Foram coletados de 50 a 150 sicônios por espécie (Tab. I), na fase que antecede a emergência das vespas (fase masculina). Em laboratório, os sicônios foram cortados ao meio e individualizados em recipientes plásticos até a emergência de todas as vespas (aproximadamente 24 horas). Após a emergência, as vespas foram mortas por congelamento, contadas, sexadas e identificadas no nível de gênero e separadas em morfo-espécies. A identificação foi baseada em BOUÈEK (1993) e HANSON & RAMIREZ (1995). Espécimes de vespas foram depositados na coleção de invertebrados do Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia.

O modo de polinização foi avaliado indiretamente pela presença ou ausência de pentes coxais e bolsos de pólen nas vespas polinizadoras - estruturas utilizadas para coletar e transportar pólen, respectivamente (KJELLBERG *et al.*, 2001).

RESULTADOS

O número de espécies de vespas observadas por espécie de *Ficus* variou de 1 a 13 (Tab. I). *Ficus pertusa* apresentou o maior número de espécies, seguida por *F. maxima* e *F. greiffiana*. *Ficus cremersii* e *F. mathewsii* apresentaram uma única espécie de vespa de figo.

Em *F. maxima*, foram encontrados, também, ácaros, formigas do gênero *Solenopsis* (Formicidae), besouros da família Staphylinidae e larvas de Diptera e Lepidoptera. Formigas e hemípteros foram encontrados associados aos sicônios de *F. pertusa*.

As vespas do gênero *Pegoscapus* Cameron, 1906, polinizadoras de *Ficus* (*Urostigma*) spp., apresentam bolsos torácicos com grãos de pólen e pentes coxais (Figs. 1-3), indicando mecanismo ativo de polinização. Em *Ficus* (*Pharmacosycea*) *maxima*, espécimes de *Tetrapus* Mayr, 1885 não apresentam estruturas morfológicas adaptadas ao transporte de pólen (Figs. 4-6), indicando mecanismo passivo de polinização (Tab. II).

Ficus maxima, com polinização passiva, apresentou maior número de flores masculinas, com grande quantidade de grãos de pólen, que as espécies polinizadas ativamente *Ficus* (*Urostigma*) spp.

Os machos de *Idarnes* Walker, 1843, *Pegoscapus* e *Tetrapus* coletados eram ápteros, tendo seus ciclos de vida restritos à cavidade do sicônio. Em espécimes de *Aepocerus* Mayr, 1885, *Critogaster* Mayr, 1885 e *Heterandrium* Mayr, 1885, foram encontrados machos ápteros e alados. Apenas machos alados foram observados nas famílias Eurytomidae e Torymidae (Tab. I).

Tabela I. Fauna de vespas de *Ficus* spp. amostradas nos municípios de Manaus e Presidente Figueiredo, AM, Brasil, de abril a julho de 2004 (N, número de sicônios e de plantas -entre parênteses- amostrados).

Hospedeiro	N	Família	Gênero	n° de morfo-espécies	Sexo amostrado	Morfologia dos ♂s	
<i>F. (P.) maxima</i>	50 (3)	Agaonidae	<i>Tetrapus</i>	1	♀♂	áptero	
			<i>Critogaster</i>	3	♀♂	áptero/alado	
<i>F. (U.) cremersii</i>	50 (1)	Agaonidae	<i>Pegoscapus</i>	1	♀♂	áptero	
<i>F. (U.) greiffiana</i>	50 (1)	Agaonidae	<i>Pegoscapus</i>	1	♀♂	áptero	
			<i>Idarnes</i>	1	♀♂	áptero	
<i>F. (U.) mathewsii</i>	50 (1)	Agaonidae	<i>Pegoscapus</i>	1	♀♂	áptero	
<i>F. (U.) pertusa</i>	120 (1)	Agaonidae	<i>Pegoscapus</i>	1	♀♂	áptero	
			<i>Heterandrium</i>	2	♀♂	áptero/alado	
			<i>Idarnes</i>	3	♀	-	
			<i>Aepocerus</i>	3	♀♂	áptero/alado	
			Torymidae	<i>Physothorax</i>	2	♀♂	alado
			Pteromalidae		1	♀	-
Eurytomidae		1	♀♂	alado			

Tabela II. Caracteres morfológicos das vespas polinizadoras relacionados ao mecanismo de polinização em espécies de *Ficus* amostradas nos municípios de Manaus e Presidente Figueiredo, AM, Brasil, de abril a julho de 2004.

Hospedeiro	Polinizadoras	Pentes coxais	Bolso de Pólen	Polinização
<i>Ficus (Pharmacosycea) maxima</i>	<i>Tetrapus</i> sp. 1	Ausentes	Ausente	Passiva
<i>Ficus (Urostigma) cremersii</i>	<i>Pegoscapus</i> sp. 2	Presentes	Presente	Ativa
<i>Ficus (Urostigma) greiffiana</i>	<i>Pegoscapus</i> sp. 3	Presentes	Presente	Ativa
<i>Ficus (Urostigma) mathewsii</i>	<i>Pegoscapus</i> sp. 1	Presentes	Presente	Ativa
<i>Ficus (Urostigma) pertusa</i>	<i>Pegoscapus</i> sp. 4	Presentes	Presente	Ativa

DISCUSSÃO

Este trabalho relata, pela primeira vez, a fauna das vespas de figo e alguns aspectos do mecanismo de polinização nas espécies de *Ficus* ocorrendo na Amazônia Central. As espécies de *Ficus* estudadas apresentaram uma diversidade de interações com vários grupos de organismos, como relatado em outros estudos com espécies neotropicais (BRONSTEIN, 1992; NADEL *et al.*, 1992; WEST *et al.*, 1996; PEREIRA *et al.*, 2000; SCHIFFLER, 2002).

A fauna neotropical de vespas das figueiras é pouco estudada. Considerando somente as vespas polinizadoras, o gênero *Tetrapus*, associado a *Ficus (Pharmacosycea)*, foi registrado em cinco das 21 espécies hospedeiras de *Ficus* conhecidas (restritas ao México, Antilhas e sul do Brasil, BOUÈEK, 1993). Em *Ficus (Urostigma)*, aproximadamente metade das 110 espécies de vespas polinizadoras (*Pegoscapus* spp.) foram descritas (WIEBES, 1995). No Brasil, a história natural das vespas polinizadoras foi estudada em poucas espécies de figueiras, podendo-se citar: *F. citrifolia* (= *F. eximia*; PEREIRA *et al.*, 2000); *F. luschnathiana*, *F. enormis* e *F. glabra* (FIGUEIREDO & SAZIMA, 1997), *F. mexiae* (SCHIFFLER, 2002) e *F. tomentella* (PEREIRA & CARAUTA, 2003).

Os resultados reforçam que o sistema *Ficus* - vespas de figo é adequado para os estudos de relações mutualísticas entre plantas e animais (COMPTON *et al.*, 1996). Muitos insetos são polinizadores passivos, mas alguns grupos de vespas de figo adquiriram um mecanismo sofisticado de polinização ativa (COOK & RASPLUS, 2003). Algumas espécies de Agaonidae são polinizadoras passivas, dispersando o pólen que fica aderido ao corpo (sem nenhum comportamento especializado, GALIL & MEIRI, 1981; WEIBLEN, 2002). Estudos filogenéticos indicam que o mecanismo passivo de polinização é ancestral nas vespas de figo, mas em

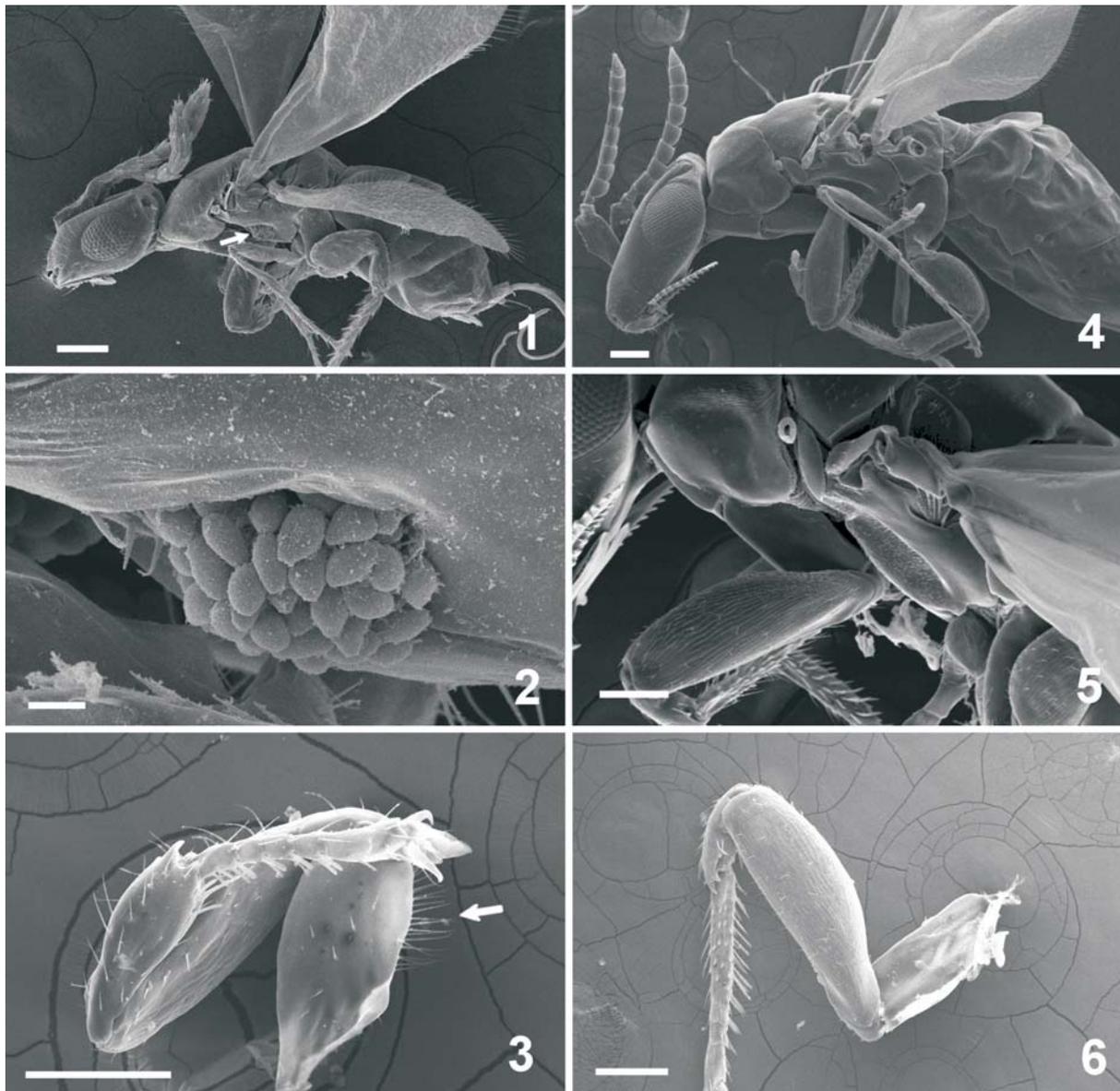
vários casos houve perdas secundárias do mecanismo ativo de polinização (KJELLBERG *et al.*, 2001; MACHADO *et al.*, 2001).

As espécies de *Tetrapus* associadas a *Ficus (Pharmacosycea)* spp. não apresentam estruturas adaptativas para o transporte de grãos de pólen, sendo caracterizadas como polinizadoras passivas (GALIL & MEIRI, 1981; WEIBLEN, 2002). Nossos resultados apóiam a constatação de KJELLBERG *et al.* (2001) de que o modo de polinização pode ser predito pelas características do sicônio. Os sicônios de *F. maxima* apresentaram grande quantidade de grãos de pólen quando comparados aos sicônios das espécies de figueiras do subgênero *Urostigma*, polinizadas por vespas que apresentam adaptações (bolso de pólen) e comportamento ativo de polinização (*Pegoscapus*). Muitas das espécies de vespas que polinizam as figueiras do subgênero *Urostigma* possuem, em adição ao bolso de pólen, pentes coxais nas pernas anteriores (GALIL *et al.*, 1973).

COOK *et al.* (2004) enfatizaram que a polinização ativa é uma síndrome em que alguns aspectos comportamentais devem ser identificados. As vespas devem (1) coletar grãos de pólen, (2) colocá-los dentro dos bolsos de pólen e (3) depositá-los sobre as flores femininas receptivas utilizando, para isto, os pentes coxais. A perda de qualquer um dos comportamentos descaracteriza a polinização ativa.

Considerando a carência de estudos taxonômicos e na especificidade existente entre as espécies de *Ficus* e as vespas polinizadoras (WIEBES, 1979; WEIBLEN, 2002), as morfo-espécies de *Pegoscapus* (exceto de *F. pertusa*) estudadas podem constituir espécies novas.

O mutualismo estudado nas espécies de *Ficus* da Amazônia Central é explorado por várias espécies de vespas que se desenvolvem dentro do sicônio, mas não realizam polinização, uma vez que depositam seus ovos pelo lado externo dessa estrutura. Parasitas de



Figs. 1-6. Vespas polinizadoras de *Ficus pertusa* (1-3) e *Ficus maxima* (4-6). 1, polinizadora de *F. pertusa*; 2, bolso torácico (seta em 1 e detalhe do bolso com pólen em 2); 3, pentes coxais especializados para a coleta e o transporte de pólen; 4, a polinizadora de *F. maxima* não apresenta bolsos torácicos (5) e pentes coxais (6). Escalas: Figs. 1, 3-6, 100 μ m; Fig. 2, 10 μ m.

mutualismos são bem relatados em *Ficus* (COOK & RASPLUS, 2003) e em outros casos de interações mutualísticas (YU, 2001). Pouco é conhecido, porém, da história natural, evolução e de como estas vespas afetam o mutualismo *Ficus* – vespas de figo (COOK & RASPLUS, 2003; WEIBLEN, 2002).

Dentre as espécies de *Ficus* estudadas na Amazônia Central, aquela com maior número de vespas não-polinizadoras, *F. pertusa*, apresentou número de espécies intermediário quando comparada às espécies do Velho Mundo, entre as quais foram relatadas até 30 espécies de vespas não-polinizadoras (COMPTON & HAWKINS, 1992; COMPTON & VAN-NOORT, 1992). Gêneros das vespas não-polinizadoras observados em *Ficus* (*Urostigma*) spp. na Amazônia Central foram os mesmos observados em *F. citrifolia* (= *eximia*) no sul e sudeste do Brasil (PEREIRA *et al.*, 2000). Estes resultados apóiam constatações prévias

da relação estreita, em nível genérico, da fauna de vespas não-polinizadoras e os subgêneros de *Ficus* (BOUÈEK, 1993; MACHADO *et al.*, 1996).

Em *F. maxima*, foram encontradas apenas espécies não-polinizadoras do gênero *Critogaster* (Hymenoptera, Pteromalidae). Espécies deste gênero foram coletadas em 1986 por Fritz Müller, no sul do Brasil, porém a espécie hospedeira não foi identificada (BOUÈEK, 1993). Essas vespas são provavelmente inquilinas das vespas polinizadoras (WEIBLEN, 2002).

Em *F. pertusa* e *F. greiffiana*, foram encontradas espécies de vespas de *Idarnes*, considerado o mais diverso entre os gêneros de vespas não-polinizadoras neotropicais (GORDH, 1975). As vespas de *Aepocerus* e *Heterandrium* são, provavelmente, galhadoras (BRONSTEIN, 1991; PEREIRA *et al.*, 2000) e a de *Physothorax* Mayr, 1885 é considerada parasitóide das larvas de

Heterandrium e *Aepocerus* (WEIBLEN, 2002). Das figueiras amazônicas estudadas, observamos espécies de *Heterandrium* apenas em *F. pertusa*. Espécies deste gênero também foram encontradas por PEREIRA *et al.* (2000) em *F. citrifolia* e por SCHIFFLER (2002) em *F. clusiifolia* Schott, 1827.

A fauna dos machos de vespas de figo da Amazônia Central apresentou dimorfismo sexual extremo em algumas espécies, servindo como fonte para a constatação e predição de modelos de seleção sexual em estudos futuros.

Poucas informações taxonômicas e ecológicas são conhecidas a respeito dos demais gêneros neotropicais observados no presente trabalho (BOUËK, 1993). Nosso estudo aponta, ainda, a diversidade de interações ecológicas que ocorrem no sistema *Ficus* - vespas, ressaltando a gama de possibilidades para a realização de trabalhos posteriores.

Agradecimentos. A Fernando S. dos Santos, pela revisão do Abstract; Neusa Hamada e Beatriz R. Teles, do INPA/CPEN, pelo apoio técnico e a Eduardo Alves, Eloísa Lopes e Vanessa de Carvalho, da UFPA/DFP, pela assistência na microscopia eletrônica de varredura. Essa publicação é a de número 495 da série técnica PDBFF-INPA/STRI. O primeiro autor recebeu apoio financeiro e logístico do INPA/STRI.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BERG, C. C. 1989. Classification and distribution of *Ficus*. **Experientia** 45(7):605-611.
- BOUËK, Z. 1988. **Australasian Chalcidoidea (Hymenoptera)**. Wallingford, CAB. p.832.
- . 1993. The genera of chalcidoid wasps from *Ficus* fruit in the New World. **Journal of Natural History** 27(1):173-217.
- BRONSTEIN, J. L. 1991. The nonpollinating wasp fauna of *Ficus pertusa*: exploitation of a mutualism? **Oikos** 61(2):175-186.
- . 1992. Seed predators as mutualists: ecology and evolution of the fig/pollinator interaction. In: BERNAYS, E. A. ed. **Insect-Plant Interactions**. Boca Raton, CRC. p.1-47.
- CHEN, Y. - R.; CHOU, L. S. & WU, W. - J. 2001. Regulation of fig wasps entry and egress: The role of the ostiole of *Ficus microcarpa*. **Formosan Entomology** 21(3):171-182.
- COMPTON, S. G. 1990. A collapse of host specificity in some African fig wasps. **Society African Journal Science** 86(1):39-40.
- COMPTON, S. G. & HAWKINS, B. A. 1992. Determinants of species richness in southern African fig wasp assemblages. **Oecologia** 91(1):68-74.
- COMPTON, S. G. & VAN-NOORT, S. 1992. Southern African fig wasps (Hymenoptera: Chalcidoidea): resource utilization and host relationships. **Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen** 95(4):423-435.
- COMPTON, S. G.; WIEBES, J. T. & BERG, C. C. 1996. The biology of fig trees and their associated animals. **Journal of Biogeography** 23(4):405-407.
- COMPTON, S. G.; HOLTON, K. C.; RASHBROOK, V. K.; VAN NOORT, S. & VICENT, S. L. 1991. Studies of *Ceratosolen galili*, a non-pollinating agaonid fig wasp. **Biotropica** 23(2):188-194.
- COOK, J. M. & RASPLUS, J. Y. 2003. Mutualists with attitude: coevolving fig wasps and figs. **Trends in Ecology and Evolution** 18(5):241-248.
- COOK, J. M.; BEAN, D.; POWER, S. A. & DIXON, D. J. 2004. Evolution of a complex coevolved trait: active pollination in a genus of fig wasps. **Journal of Evolutionary Biology** 17(2):238-246.
- COOK, J. M.; COMPTON, S. G.; HERRE, E. A. & WEST, S. A. 1997. Alternative mating tactics and extreme male dimorphism in fig wasps. **Proceedings of the Royal Society of London Series B** 264(2):747-754.
- FIGUEIREDO, R. A. & SAZIMA, M. 1997. Phenology and pollination ecology of three Brazilian fig species (Moraceae). **Botanical Acta** 110(4):73-78.
- GALIL, J. & EISIKOWITCH, D. 1968. On the pollination ecology of *Ficus sycamorus* in East Africa. **Ecology** 49(2):259-269.
- GALIL, J. & MEIRI, L. 1981. Number and structure of anthers in fig syconia in relation to behaviour of the pollen vectors. **New Phytologist** 88(1):83-87.
- GALIL, J.; RAMIREZ, W. B. & EISIKOWITCH, D. 1973. Pollination of *Ficus costaricana* and *F. hemsleyana* by *Blastophaga estherae* and *B. tonduzi* in Costa Rica (Hymenoptera: Chalcidoidea, Agaonidae). **Tijdschrift Voor Entomologie** 116(2):175-183.
- GIBERNAU, M.; BUSER, H. R.; FREY, J. E. & HOSSAERT-McKEY, M. 1997. Volatile compounds from extracts of figs of *Ficus carica*. **Phytochemistry** 46(2):241-244.
- GIBERNAU, M.; HOSSAERT-McKEY, M.; ANSTETT, M.-C. & KJELLBERG, F. 1996. Consequence of protecting flowers in a fig: a oneway trip for pollinators? **Journal of Biogeography** 23(4):425-432.
- GORDH, G. 1975. The comparative external morphology and systematics of the Neotropical parasitic fig wasp genus *Idarnes* (Hymenoptera: Torymidae). **The University of Kansas Science Bulletin** 50(3):389-455.
- HANSON, P. E. & RAMIREZ, W. B. 1995. Agaonidae. In: HANSON, P. E. & GAULD, I. D. eds. **The Hymenoptera of Costa Rica**. Oxford, Oxford Society. p.273-282.
- JOUSSELIN, E.; HOSSAERT-McKEY, M.; HERRE, E. A. & KJELLBERG, F. 2003. Why do fig wasps actively pollinate monoecious figs? **Oecologia** 134(3):381-387.
- KJELLBERG, F.; JOUSSELIN, E.; BRONSTEIN, J. L.; PATEL, A.; YOKOHAMA, J. & RASPLUS, J. Y. 2001. Pollination mode in fig wasps: the predictive power of correlated traits. **Proceedings of the Royal Society of London Series B** 268(1472):1113-1121.
- MACHADO, C. A.; HERRE, E. A.; McCAFFERTY, S. & BIRMINGHAM, E. 1996. Molecular phylogenies of fig pollinating and non pollinating wasps and the implications for the origin and evolution of the fig-fig wasp mutualism. **Journal of Biogeography** 23(4):531-542.
- MACHADO, C. A.; JOUSSELIN, E.; KJELLBERG, F.; COMPTON, S. G. & HERRE, E. A. 2001. Phylogenetic relationships, historical biogeography and character evolution of fig-pollinating wasps. **Proceedings of the Royal Society of London Series B** 268(1468):685-694.
- MOLBO, D.; MACHADO, C. A.; STEVENSTER, J. G.; KELLER, L. & HERRE, E. A. 2003. Cryptic species of fig pollinating wasps: implications for sex allocation, precision of adaptation, and the evolution of the fig-fig wasp mutualism. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** 100(10):5867-5972.
- MOORE, J. C.; DUNN, A. M.; COMPTON, S. G. & HATCHER, M. J. 2003. Foundress re-emergence and fig permeability in fig tree - wasp mutualisms. **Journal of Evolutionary Biology** 16(6):1186-1195.
- NADEL, H.; FRANK, J. H. & KNIGHT, R. J. 1992. Escapees and accomplices: the naturalization of exotic *Ficus* and their associated faunas in Florida. **Entomology** 75(1):29-38.
- PEREIRA, R. A. S. & CARAUTA, J. P. P. 2003. *Ficus tomentella* (Moraceae), the host of *Pegoscapus lopesi* (Hymenoptera, Agaonidae). **Albertoia Série Urticineae** 13(1):81-83.
- PEREIRA, R. A. S. & PRADO, A. P. 2005a. Non-pollinating wasps distort the sex ratio of pollinating fig wasps. **Oikos** 110(3):613-619.
- . 2005b. Recognition of competitive asymmetries reduces the severity of fighting in male *Idarnes* fig wasps. **Animal Behaviour** 70(2):249-256.
- PEREIRA, R. A. S.; RODRIGUES, E. & MENEZES, A. O., JR. 2007. Phenological patterns of *Ficus citrifolia* (Moraceae) in a seasonal humid-subtropical region in Southern Brazil. **Plant Ecology** 188(2):265-275.
- PEREIRA, R. A. S.; SEMIR, J. & MENEZES, A. O., JR. 2000. Pollination and other biotic interactions in figs of *Ficus eximia* Schott (Moraceae). **Brazilian Journal of Botany** 23(2):217-224.
- RAMIREZ, W. B. 1970. Host specificity of fig wasps (Agaonidae). **Evolution** 24(1):680-691.
- . 1988. Parasitic relationships among chalcidoid fig-wasps and the syconia of *Ficus* (Hymenoptera: Chalcidoidea). **Advanced Parasitic Hymenoptera Research** 1(1):345-350.
- SCHIFFLER, G. 2002. Fig wasps (Hymenoptera: Agaonidae) associated to *Ficus mexiae* Standl (Moraceae) in Lavras, Minas Gerais, Brazil. **Neotropical Entomology** 31(4):653-655.
- VAN NOORT, S.; WARE, A. B. & COMPTON, S. G. 1989. Pollinator-specific volatile attractants released from the figs of *Ficus burttidavayi*. **South African Journal of Science** 85(3):323-324.

- VERKERKE, W. 1989. Structure and function of the fig. **Experientia** **45**(7):612-622.
- WARE, A. B. & COMPTON, S. G. 1992. Breakdown of pollinator specificity in African fig tree. **Biotropica** **24**(4):544-549.
- _____. 1994. Responses of fig wasps to host plant volatiles cues. **Journal of Chemistry Ecology** **20**(3):785-802.
- WEIBLEN, G. D. 2002. How to be a fig wasp. **Annual Review of Entomology** **47**(1):299-330.
- _____. 2004. Correlated evolution in fig pollination. **Systematic Biology** **53**(1):128-139.
- WEST, S. A.; HERRE, E. A.; WINDSOR, D. M. & GREEN, P. R. S. 1996. The ecology and evolution of the New World non-pollinating fig wasp communities. **Journal of Biogeography** **23**(4):447-458.
- WIEBES, J. T. 1979. Co-evolution of figs and their insect pollinator. **Annual Review of Ecology and Systematics** **10**(1):1-12.
- _____. 1995. **The New World Agaoninae (pollinators of figs)**. Netherlands, KNAW. 60p.
- Yu, D. W. 2001. Parasites of mutualisms. **Biological Journal of the Linnean Society** **72**(4):529-546.