

**INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO, CIÊNCIA E
TECNOLOGIA GOIANO – CAMPUS RIO VERDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E
CONSERVAÇÃO**

**DIVERSIDADE E ESTRUTURA DA COMUNIDADE DE
VESPAS (HYMENOPTERA: CHALCIDOIDEA) ASSOCIADAS
A FIGUEIRAS (MORACEAE: *FICUS*) NO CERRADO DA
REGIÃO DE RIO VERDE-GO.**

Autora: Nayara Santos

Orientador: Dr. Fernando Henrique Antonioli Farache

Coorientador: Dr. Jânio Cordeiro Moreira

RIO VERDE- GO
Julho – 2020

**INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO, CIÊNCIA E
TECNOLOGIA GOIANO – CAMPUS RIO VERDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E
CONSERVAÇÃO**

**DIVERSIDADE E ESTRUTURA DA COMUNIDADE DE
VESPAS (HYMENOPTERA: CHALCIDOIDEA) ASSOCIADAS
A FIGUEIRAS (MORACEAE: *FICUS*) NO CERRADO DA
REGIÃO DE RIO VERDE-GO.**

Autora: Nayara Santos

Orientador: Dr. Fernando Henrique Antonioli Farache

Coorientador: Dr. Jânio Cordeiro Moreira

Dissertação apresentada como parte das exigências para obtenção do título de MESTRE EM BIODIVERSIDADE E CONSERVAÇÃO no Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação do Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano – Campus Rio Verde - Área de Concentração: Conservação dos Recursos Naturais.

RIO VERDE- GO

Julho - 2020

Sistema desenvolvido pelo ICMC/USP
Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema Integrado de Bibliotecas - Instituto Federal Goiano

SS237d Santos, Nayara
Diversidade e estrutura da comunidade de vespas
(hymenoptera: chalcidoidea) associadas a figueiras
(moraceae: Ficus) no cerrado da região de Rio Verde -
GO. / Nayara Santos; orientador Fernando Henrique
Antoniolli Farache; co-orientador Jânio Cordeiro
Moreira. -- Rio Verde, 2020.
44 p.

Dissertação (em Biodiversidade e conservação) --
Instituto Federal Goiano, Campus Rio Verde, 2020.

1. Interação. 2. Comunidade. 3. NPFW. 4.
Polinização. 5. Parasitismo. I. Antoniolli Farache,
Fernando Henrique, orient. II. Cordeiro Moreira,
Jânio , co-orient. III. Título.

TERMO DE CIÊNCIA E DE AUTORIZAÇÃO PARA DISPONIBILIZAR PRODUÇÕES TÉCNICO-CIENTÍFICAS NO REPOSITÓRIO INSTITUCIONAL DO IF GOIANO

Com base no disposto na Lei Federal nº 9.610/98, AUTORIZO o Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano, a disponibilizar gratuitamente o documento no Repositório Institucional do IF Goiano (RIIF Goiano), sem ressarcimento de direitos autorais, conforme permissão assinada abaixo, em formato digital para fins de leitura, download e impressão, a título de divulgação da produção técnico-científica no IF Goiano.

Identificação da Produção Técnico-Científica

- | | |
|--|---|
| <input type="checkbox"/> Tese | <input type="checkbox"/> Artigo Científico |
| <input checked="" type="checkbox"/> Dissertação | <input type="checkbox"/> Capítulo de Livro |
| <input type="checkbox"/> Monografia – Especialização | <input type="checkbox"/> Livro |
| <input type="checkbox"/> TCC - Graduação | <input type="checkbox"/> Trabalho Apresentado em Evento |
| <input type="checkbox"/> Produto Técnico e Educacional - Tipo: _____ | |

Nome Completo do Autor: Nayara Santos

Matrícula: 2018202310840026

Título do Trabalho: DIVERSIDADE E ESTRUTURA DA COMUNIDADE DE VESPAS (HYMENOPTERA: CHALCIDOIDEA) ASSOCIADAS A FIGUEIRAS (MORACEAE: FICUS) NO CERRADO DA REGIÃO DE RIO VERDE - GO.

Restrições de Acesso ao Documento

Documento confidencial: Não Sim, justifique: _____

Informe a data que poderá ser disponibilizado no RIIF Goiano: ___/___/___

O documento está sujeito a registro de patente? Sim Não

O documento pode vir a ser publicado como livro? Sim Não

DECLARAÇÃO DE DISTRIBUIÇÃO NÃO-EXCLUSIVA

O/A referido/a autor/a declara que:

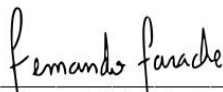
- o documento é seu trabalho original, detém os direitos autorais da produção técnico-científica e não infringe os direitos de qualquer outra pessoa ou entidade;
- obteve autorização de quaisquer materiais incluídos no documento do qual não detém os direitos de autor/a, para conceder ao Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano os direitos requeridos e que este material cujos direitos autorais são de terceiros, estão claramente identificados e reconhecidos no texto ou conteúdo do documento entregue;
- cumpriu quaisquer obrigações exigidas por contrato ou acordo, caso o documento entregue seja baseado em trabalho financiado ou apoiado por outra instituição que não o Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano.

Rio Verde, GO, 17/09/2020
Local Data



Assinatura do Autor e/ou Detentor dos Direitos Autorais

Ciente e de acordo:



Assinatura do(a) orientador(a)



SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL
MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
SECRETARIA DE EDUCAÇÃO PROFISSIONAL E TECNOLÓGICA
INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO, CIÊNCIA E TECNOLOGIA GOIANO

Documentos 18/2020 - GGRAD-RV/DE-RV/DG-RV/CMPRV/IFGOIANO

DIVERSIDADE E ESTRUTURA DA COMUNIDADE DE VESPAS (*Hymenoptera: Chalcidoidea*) ASSOCIADAS A FIGUEIRAS (*Moraceae: Ficus*) NO CERRADO DA REGIÃO DE RIO VERDE-GO

Autora: Nayara Santos

Orientador: Prof. Dr. Fernando Henrique Antonioli Farache

TITULAÇÃO: Mestre em Biodiversidade e Conservação - Área de Concentração Conservação dos Recursos Naturais

APROVADO em 31 de julho de 2020.

Prof. Dr. Fábio Martins Vilar
de Carvalho
Avaliador externo - IF Goiano /
Rio Verde

Prof. Dr. Rodrigo Augusto
Santinelino Pereira
Avaliador externo - FFCLRP-USP

Prof. Dr. Fernando Henrique Antonioli Farache
Presidente da Banca - IF Goiano / Rio Verde

Documento assinado eletronicamente por:

- Rodrigo Augusto Santinelino Pereira, Rodrigo Augusto Santinelino Pereira - Professor Avaliador de Banca - Universidade de São Paulo (63025530000104), em 05/08/2020 17:20:46.
- Fabio Martins Vilar de Carvalho, PROFESSOR ENS BASICO TECN TECNOLOGICO, em 31/07/2020 12:14:47.
- Fernando Henrique Antonioli Farache, PROFESSOR ENS BASICO TECN TECNOLOGICO, em 31/07/2020 11:43:26.

Este documento foi emitido pelo SUAP em 24/07/2020. Para comprovar sua autenticidade, faça a leitura do QRCode ao lado ou acesse <https://suap.ifgoiano.edu.br/autenticar-documento/> e forneça os dados abaixo:

Código Verificador: 166079
Código de Autenticação: ecc3026dd3



INSTITUTO FEDERAL GOIANO
Campus Rio Verde
Rodovia Sul Goiana, Km 01, Zona Rural, None, RIO VERDE / GO, CEP 75901-970
(64) 3620-5600

Dedicatória

À Íròkò, orixá da árvore
sagrada.

AGRADECIMENTOS

À Marília dos Santos e Edson Santos, meus pais e primeiros professores na vida. Pelas inúmeras broncas, ensinamentos preciosos, e principalmente pelo total apoio e por nunca me deixarem desistir. Ao meu irmão Luiz Paulo Santos por ser exemplo e inspiração. À minha família.

Ao meu orientador, Professor Dr. Fernando Henrique Antonioli Farache por ter aceitado o desafio dessa orientação. Pela amizade, por toda a paciência e dedicação em me ensinar e guiar pelos caminhos da pesquisa.

Ao meu coorientador, Professor Dr. Jânio Cordeiro Moreira e a todos os professores do programa de pós graduação em biodiversidade e conservação do IF Goiano, pelos ensinamentos e pelas ajudas durante o meu mestrado.

Aos amigos do laboratório, Rhayane, Elanie, Leissa, Bia, Samara, Jéssica, Nathan, Marco Antônio, Seixas, Antonio e Tainã, por me ajudarem nas coletas, pela companhia, pelas brincadeiras e risadas.

Aos amigos de Brasília, Lívia, Larissa, Mariana, Ju, Carmen, Jack, Hellen e Arthualisson por sempre me recebem de braços abertos e me fazerem lembrar das minhas raízes toda vez que volto para casa.

Ao Instituto Federal Goiano e seus funcionários, ao programa de pós graduação em biodiversidade e conservação, por me acolherem durante o mestrado e por fornecerem os recursos necessário para a realização desse estudo.

À CAPES, pela concessão da bolsa, que me permitiu concluir o mestrado.

A todas as pessoas que direta ou indiretamente contribuíram para a realização deste trabalho, muito obrigada!

BIOGRAFIA DA AUTORA

Nayara Santos nasceu em Brasília, no ano de 1989. Filha de Marília dos Santos e Edson Santos. Formou-se em Engenharia Florestal, pela Universidade de Brasília – UnB em 2015. Ingressou no mestrado no programa de Biodiversidade e Conservação do IF Goiano, campus Rio Verde no ano de 2018 o qual concluiu no ano de 2020.

ÍNDICE

	Página
RESUMO	VIII
ABSTRACT	IX
1.INTRODUÇÃO	1
2.OBJETIVOS	4
GERAL	4
ESPECÍFICOS	4
3.METODOLOGIA	5
<i>COLETA DE MATERIAIS</i>	5
<i>IDENTIFICAÇÃO DE ESPÉCIMES DE VESPAS</i>	5
<i>PLANTAS HOSPEDEIRAS ANALISADAS</i>	5
<i>AQUISIÇÃO DE DADOS QUANTITATIVOS</i>	6
<i>ANÁLISE DA COMUNIDADE DE VESPAS (PRESENÇA-AUSÊNCIA)</i>	7
<i>ANÁLISE DA COMUNIDADE DE VESPAS (REDES DE INTERAÇÃO)</i>	7
<i>ANÁLISES QUANTITATIVAS DA ESTRUTURA DA COMUNIDADE</i>	7
<i>ANÁLISE DO EFEITO DE VESPAS NÃO-POLINIZADORAS</i>	8
4.RESULTADOS	10
<i>CARACTERIZAÇÃO DAS AMOSTRAS</i>	10
<i>ESPÉCIES DE VESPAS-DE-FIGO AMOSTRADAS: DADOS QUALITATIVOS</i>	11
<i>DADOS QUANTITATIVOS E REDES DE INTERAÇÃO</i>	17
<i>IMPACTO DE NÃO-POLINIZADORES SOBRE O MUTUALISMO</i>	23
5.DISSCUSSÃO	25
6.CONCLUSÃO	28
7.REFERÊNCIAS	29

Índice de figuras

	Página
Figura 1: Gráfico de pontos representando características dos figos amostrados.....	11
Figura 2: Espécies de vespas associadas a <i>Ficus citrifolia</i>	13
Figura 3: Espécies de vespas associadas a <i>Ficus obtusifolia</i>	14
Figura 4: Espécies de vespas associadas a <i>Ficus obtusiuscula</i>	14
Figura 5: Espécies de vespas associadas a <i>Ficus pertusa</i>	15
Figura 6: Rede trófica qualitativa com dados de presença/ausência de vespas de figo polinizadoras e não-polinizadoras em seus hospedeiros.....	16
Figura 8. Gráfico de violinos sobreposto a gráfico de pontos mostrando o total de vespas por espécie	19
Figura 9. Rede trófica quantitativa bipartida associando vespas a suas figueiras	20
Figura 10. histogramas comparando os valores obtidos para os índices nos modelos nulos com os valores observados	22
Figura 11. Estrutura da rede quantitativa exibindo os módulos evidenciados pelo algoritmo QuanBiMo.	23

Índice de tabelas

	Página
Tabela 1: Características das espécies de <i>Ficus</i> amostradas.	10
Tabela 2: Amostragem de vespas	12
Tabela 3. Matriz de distâncias de Jaccard entre as amostras.	17
Tabela 4. Índices calculados para a rede (obs), comparados com os índices calculados para os dois modelos nulos	21
Tabela 5. Valores de estimativa obtidos para os modelos lineares generalizados tendo como variável resposta o número de sementes e o número de vespas.....	24

LISTA DE ABREVIATURAS

NPFW: Vespas não polinizadoras

SEM: Total de semente

POL: Total de polinizadores

NFL: Total de flores

GI: Galhadores iniciais

GR: Galhadores da fase receptiva

PA: Parasitoides/cleptoparasitoides

Ae: *Aepocerus*

An: *Anidarnes*

Fi: *Ficicola*

He: *Heterandrium*

Ic: *Idarnes* grupo *carne*

If: *Idarnes* grupo *flavicollis*

Ii: *Idarnes* grupo *incertus*

Cr: *Critogaster*

Pe: *Pegoscapus*

Te: *Tetrapus*

Ph: *Physothorax*

Sy: *Sycophila*

Tr: *Torymidae*

Aeem: *Aepocerus emarginatus*

Andis: *Anidarnes dissidens*

Hefl: *Heterandrium flavum*

Iidim: *Idarnes dimorphicus*

Ifflav: *Idarnes flavicollis*

Iimax: *Idarnes maximus*

Peae: *Pegoscapus aerumnosus*

RESUMO

SANTOS, NAYARA. Instituto Federal Goiano – Câmpus Rio verde – julho de 2020. **Diversidade e estrutura da comunidade de vespas (Hymenoptera: Chalcidoidea) associadas a figueiras (Moraceae: *Ficus*) no cerrado da região de Rio Verde-GO.** Orientador: Fernando Henrique Antonioli Farache. Coorientador: Jânio Cordeiro Moreira

A polinização das flores do gênero *Ficus* é realizada exclusivamente pelas vespas da família Agaonidae. Além das vespas polinizadoras, outros grupos Hymenoptera utilizam os figos como sítio de oviposição. As vespas não-polinizadoras podem apresentar diversas histórias de vida, sendo galhadoras, cleptoparasitas ou parasitoides de polinizadores ou de outros não-polinizadores. Tais vespas se beneficiam do sítio de oviposição e do ambiente protegido oferecido pelos sicônios (infrutescências) das figueiras, porém não realizam a polinização, sendo por esse motivo reconhecidas como parasitas do mutualismo. Essas vespas podem impactar de várias formas o sucesso reprodutivo da planta e das vespas associadas. Nesse sentido o presente estudo tem como objetivo descrever a comunidade de vespas associadas a figueiras em regiões de cerrado, bem como a sua diversidade, e avaliar o impacto de vespas não polinizadoras sobre o mutualismo *Ficus*-vespas-de-figo. As coletas foram realizadas no estado de Goiás, principalmente nas proximidades de vegetação nativa do cerrado, bordas de florestas, matas ciliares e agroecossistemas. Das 34 espécies coletadas, somente quatro ocorreram em mais de um hospedeiro. A rede de interações entre vespas e figueiras foi especializada e apresentou uma estrutura modular, similar a comunidade de insetos endofíticos. Os galhadores iniciais afetaram positivamente o número de sementes, mas negativamente o número de polinizadores em *Ficus obtusifolia*, o que demonstra que eles podem afetar a capacidade de os polinizadores ocuparem as flores dos figos. Galhadores da fase receptiva tiveram impacto negativo na quantidade de sementes e de polinizadores em *Ficus pertusa* o que evidencia sua competição com polinizadores e a ocupação de flores. Os parasitoides apresentaram efeitos significativamente negativos sobre a quantidade sementes e a quantidade de polinizadores em *F. pertusa* e *F. obtusiuscula*. O efeito sobre as vespas polinizadoras pode ocorrer pelo consumo direto das larvas dos polinizadores ou de seu alimento, enquanto o efeito sobre as sementes pode ser indireto, visto que sua abundância aumenta conforme a abundância de polinizadores aumenta.

Palavras-chave: Interação; Comunidade; NPFW; polinização; parasitismo.

ABSTRACT

SANTOS, NAYARA. Instituto Federal Goiano – Câmpus Rio verde – July 2020. **Diversity and structure of the wasp (Hymenoptera: Chalcidoidea) community associated with fig trees (Moraceae: *Ficus*) in cerrado regions from Rio Verde-GO.** Orientador: Fernando Henrique Antonioli Farache. Coorientador: Jânio Cordeiro Moreira

Pollination of *Ficus* flowers is carried out exclusively by wasps of the family Agaonidae. In addition to the pollinating wasps, other Hymenoptera groups use figs as an oviposition site. The non-pollinating wasps can present different life histories, such as gallers, kleptoparasites or parasitoids from pollinators or other non-pollinators. These wasps benefit from the oviposition site and the protected environment, applied by fig trees infructescences, but they do not pollinate, and for this reason they are recognized as parasites of mutualism. These wasps can impact in several ways the reproductive success of the plant and their associated wasps. In this sense, the present study aims to describe the wasp community associated with fig trees in cerrado regions, as well as their diversity, and to evaluate the impact of non-pollinating wasps on *Ficus*-wasp-fig mutualism. The data collection was carried out in the state of Goiás, mainly in areas of native vegetation of the cerrado, forest edges and agro-ecosystems. Of the 34 species collected, only four occur in more than one host. The network of interactions between wasps and fig trees was displayed and showed a modular structure, similar to the community of endophytic insects. The early gallers affected positively the number of seeds, but negatively the number of pollinators in *Ficus obtusifolia*, or what demonstrates that they can exhibit the ability of pollinators to occupy like fig flowers. Receptors in the receiving phase had a negative impact on the amount of seeds and pollinators in *Ficus* that is either perennial or that shows its competition with pollinators and an occupation of flowers. The selected parasitoids selected effects on the amount of seeds and the number of pollinators in *F. pertusa* and *F. obtusiuscula*. The effect on pollinating wasps must occur by direct consumption of the pollinator larvae or their food, while the effect on the seeds can be indirect, since their quantity increases as the number of pollinators increases.

Keywords: Interaction; Community; NPFW; pollination; parasitism.

1.INTRODUÇÃO

O mutualismo pode ser definido como uma interação harmônica entre espécies, em contraposição à competição e à predação, que são consideradas relações desarmônicas, pois envolvem perdas na interação, ou seja, essas são relações onde pelo menos uma das espécies envolvidas sai em desvantagem (BOUCHER et al., 1982). A associação entre vespas-de-figo (Agaonidae, Hymenoptera) e figueiras (*Ficus*, Moraceae) é um dos exemplos mais extremos de especificidade ao hospedeiro em interações inseto-plantas, pois as vespas utilizam as inflorescências fechadas das figueiras como sítio de oviposição e realizam a polinização (COOK; RASPLUS, 2003; WEIBLEN, 2002). As vespas polinizadoras entram nas inflorescências através de um pequeno poro apical fechado por brácteas (conhecido como ostíolo), ovipõem em algumas flores pistiladas, e polinizam outras (GALIL; EISIKOWITCH, 1968). Além dos polinizadores, diversas linhagens de vespas Chalcidoidea utilizam as figueiras como sítio de oviposição, porém não realizam polinização. Essas vespas não-polinizadoras se desenvolvem como galhadores, cleptoparasitas ou parasitoides. Tais espécies, em geral, não entram no figo da mesma forma que os polinizadores, mas ovipõem pelo lado externo. Elas introduzem seus longos oviposidores pela parede do sicônio, e realizam a oviposição nas flores pistiladas, sem polinizar (COOK; RASPLUS, 2003; ELIAS et al., 2008; KERDELHUÉ et al., 2000).

O mutualismo direto acontece quando há interação física entre as duas espécies e pode ser dividido em mutualismo simbiótico e não simbiótico, utilizando a fisiologia das espécies com critério (BOUCHER et al, 1982). No caso das figueiras e suas vespas, o mutualismo é considerado simbiótico, já que há uma relação obrigatória e uma dependência fisiológica, vespa/hospedeiro, para a sobrevivência e perpetuação dessas espécies, além de haver uma relação coevolutiva entre esses.

As figueiras apresentam um papel chave em comunidades vegetais, oferecendo alimento para frugívoros em épocas de escassez (SHANAHAN et al., 2001), bem como abrigando uma comunidade diversa de artrópodes associados. A comunidade de artrópodes associados às figueiras ainda é pouco conhecida, assim, pouca informação existe sobre o papel da interação entre os insetos associados às figueiras na manutenção dessas plantas, principalmente a interação entre a comunidade de insetos polinizadores e parasitas associados às infrutescências de *Ficus*.

Sendo assim, a interação entre *Ficus* e vespas de figo é um dos sistemas mais utilizados para a compreensão da evolução de mutualismos inseto-planta (COOK; RASPLUS, 2003). A compreensão do papel de grupos de não-polinizadores, bem como sua diversidade é de grande importância para compreender a evolução de comunidades de insetos associados a plantas.

Ficus é o maior gênero de Moraceae com mais de 700 espécies descritas e 18 seções, distribuídas por todas as regiões tropicais e subtropicais (BERG, 1989). As figueiras estabelecem relações mutualísticas com vespas pertencentes a Agaonidae, que realizam a polinização das figueiras e utilizam as flores dos sicônios como sítios de oviposição. As vespas-de-figo são pouco conhecidas, e muitas espécies ainda estão por descrever. Em geral, as figueiras e as vespas parecem ter irradiado concomitantemente, e o padrão geral de especificidade sugere a existência de co-divergência entre os dois grupos em questão (CRUAUD et al., 2012).

O ciclo do mutualismo entre *Ficus* e vespas pode ser dividido em seis fases. Na fase pré feminina (fase A) o figo que brota nas axilas da árvore inicia o desenvolvimento. Na fase floral feminina (fase B) as flores pistiladas atingem a maturidade e os estigmas se tornam receptivos. As vespas polinizadoras entram no figo, ovipõem e polinizam as flores femininas. Durante a fase interfloral (fase C), comparativamente a fase mais longa, as larvas das vespas polinizadoras e os embriões de *Ficus* se desenvolvem nos ovários das flores femininas. Na fase floral masculina (fase D) as vespas adultas eclodem, os machos fecundam as fêmeas e então as fêmeas saem do figo carregando pólen. Na fase pós-floral (fase E) o figo amadurece e é dispersado por animais frugívoros. Na fase F os figos que não foram consumidos por animais frugívoros, caem das árvores e se tornam recursos para diversos outros animais (GALIL; EISIKOWITCH, 1968; PALMIERI; PEREIRA, 2018).

Várias outras espécies utilizam as figueiras como sítio de oviposição. Estas podem apresentar diversas histórias de vida. Algumas galhadoras chegam no início do desenvolvimento das figueiras (fase A), e ovipõem em flores ou talvez na própria parede do figo. Essas vespas são conhecidas como galhadores precoces. Elas em geral apresentam oviposidores mais curtos e um tamanho maior do que as demais espécies. Alguns galhadores ovipõem ao mesmo tempo que os polinizadores (fase B) e parecem competir com eles por sítios de oviposição. Outras vespas chegam na fase interfloral (fase C) e podem ser cleptoparasitas ou parasitoides de polinizadores ou outras vespas não polinizadoras (CONCHOU et al., 2014a; ELIAS et al., 2008). As comunidades de vespas neotropicais parecem apresentar maior

diversidade de vespas que colonizam o figo na fase C, embora algumas das poucas espécies galhadoras da fase B podem ser relativamente muito abundantes. As vespas que chegam no figo na fase A são em geral menos abundantes. As vespas não polinizadoras apresentam um gradiente de padrões de especialização, sendo relativamente generalistas até extremamente especialistas. Em um aspecto geral, vespas galhadoras precoces parecem ser mais especializadas que os demais grupos (FARACHE et al., 2018).

As vespas não polinizadoras parecem afetar diversos aspectos reprodutivos das figueiras. Dois dos aspectos da reprodução de *Ficus* que estão relacionados à comunidade de vespas são (1) a produção de sementes, que consiste no componente feminino da planta, e (2) a produção de polinizadores, que consiste no aspecto reprodutivo masculino da planta (visto que as vespas dispersam o pólen). Vespas galhadoras induzem galhas em flores que poderiam se desenvolver em sementes ou principalmente desenvolver vespas. Assim tais vespas afetam a produção de sementes, bem como competem com as vespas por sítios de oviposição. Vespas cleptoparasitas e parasitoides podem botar os ovos em galhas induzidas pelos polinizadores, e assim afetarem o componente reprodutivo masculino da planta, ou seja, afetarem os vetores de pólen. Entretanto, a biologia varia da das vespas-de-figo não polinizadoras é diversa e a forma como cada uma delas pode afetar os componentes reprodutivos da planta, bem como outras vespas não polinizadoras, pode variar (CARDONA; KATTAN, 2019; SEGAR et al., 2018).

As regiões de Cerrado apresentam uma alta diversidade, e a utilização para a agricultura têm limitado as áreas de vegetação natural neste bioma (KLINK; MACHADO, 2005). O Cerrado já perdeu 50% de vegetação original em seu território e essa redução acaba trazendo prejuízos para a biodiversidade (WWF, 2018).

Especificamente a diversidade de artrópodes do cerrado é virtualmente ignorada. Os estudos para o conhecimento sobre a biodiversidade do cerrado têm crescido exponencialmente nos últimos 20 anos, em contraponto, esses estudos em sua grande maioria, refletem uma escassez de conhecimento para os invertebrados (COLLI et al., 2020).

Assim o estudo da sua diversidade é fundamental para a elaboração de projetos de conservação da biodiversidade.

Neste trabalho, procuramos descrever a comunidade de vespas associadas a inflorescências de figueiras em regiões de Cerrado, bem como avaliar o impacto de linhagens não-polinizadoras nos aspectos reprodutivos do mutualismo *Ficus*-Agaonidae.

2.OBJETIVOS

Geral

Descrever a diversidade e estrutura da comunidade de vespas associadas a figueiras em regiões de cerrado de Rio Verde, Goiás e proximidades, e avaliar o impacto de vespas não polinizadoras sobre o mutualismo *Ficus*-vespas-de-figo.

Específicos

- Avaliar a densidade de diferentes espécies de vespas associadas a figueiras nos hospedeiros presentes na área estudada.
- Avaliar a similaridade da fauna entre comunidades de vespas associadas a diferentes espécies de figueiras.
- Avaliar a estrutura da comunidade de vespas associadas a figueiras, identificando padrões de especialização, aninhamento e modularidade.
- Avaliar o impacto de vespas não-polinizadoras no sucesso reprodutivo de polinizadores e na produção de sementes de *Ficus*.

3.METODOLOGIA

Coleta de materiais

Foram realizadas coletas nas regiões de Goiás, principalmente nas proximidades áreas de cerrado e nas proximidades de bordas de floresta e agroecossistemas na região de Rio Verde (-17.81°S -50.92°W).

As infrutescências de figueiras (figos) foram coletadas na fase de emergência das vespas (fase D). Esta fase geralmente pode ser identificada pela consistência mais macia dos figos. Eles foram abertos de forma a avaliar a presença de galhas escurecidas, que indicam se as vespas estão próximas a emergir. Alguns figos (20–100, dependendo do volume) foram acondicionados em sacos de tecido voile por 3 dias até a emergência das vespas. As vespas foram coletadas com sugador entomológico e mortas com acetato de etila ou por refrigeração, e mantidas em álcool 70% por até 2 semanas. Posteriormente, elas foram transferidas para álcool 96% e mantidas em refrigeração a -20°C.

Cerca de 20–30 dos figos coletados serão individualizados em frascos plásticos. Os frascos foram mantidos por 24–48 horas em laboratório, para aguardar a emergência das vespas, e depois congelados em freezer -20°C. A partir desse material, foram obtidos dados quantitativos.

Identificação de espécimes de vespas

Visto a existência de muitas espécies não descritas, as vespas-de-figo coletadas foram identificadas a nível de morfo-espécie utilizando chaves de identificação disponíveis (BOUČEK, 1993; RASPLUS; SOLDATI, 2005). Quando possível, os espécimes foram identificados a nível específico por F. H. A. Farache. A coleção de referência foi mantida em via líquida, no entanto, para facilitar a identificação, alguns espécimes foram secados utilizando protocolo, com o uso de acetona baseado em VAN NOORT (1995), e montados em cartão entomológico seguindo NOYES (1982). Para facilitar a identificação, imagens e das morfo-espécies foram adquiridas utilizando um estereomicroscópio com câmera acoplada Leica MZ16 e o software Leica application suite V3.6.

Plantas hospedeiras analisadas

Duas seções de *Ficus* são nativas para as Américas: *Ficus* seção *Pharmacosycea* e *Americanae*. A seção *Pharmacosycea* é caracterizada principalmente por possuir plantas monoicas, sejam árvores ou arbustos, o hemiepifitismo é raro, o tronco não projeta raízes

adventícias, as folhas são cartáceas ou coriáceas, as flores masculinas são normalmente pediceladas, com dois ou até seis estames (CARAUTA & DIAZ, 2002). Essa seção possui aproximadamente 20 espécies que estão restritas à regiões de florestas úmidas neotropicais, e parece ser a seção mais primitiva de seu subgênero, a julgar pela presença de dois ou mais estames em suas flores masculinas (BERG, 1989). A seção *Americanae*, é caracterizada pela sua grande diversidade. Está distribuída em todos os biomas, com representantes em aproximadamente 120 espécies, podendo ser hemiepífitas ou terrestres, em formações arbustivas ou de grandes árvores. Suas flores masculinas possuem apenas 1 estigma (MACHADO et al., 2018).

Foram coletadas vespas em 4 espécies de figueiras nativas da região. Algumas características das espécies estudadas (BERG; VILLAVICENCIO, 2004) estão apresentadas abaixo:

Ficus citrifolia: Árvores entre 15 e 35 metros de altura. Lâmina foliar glabra e levemente coriácea. Tem sua distribuição no Brasil pelos estados da Bahia, Goiás, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Paraná, Rio Grande do Sul, Santa Catarina, São Paulo. No cerrado, pode ser encontrada em matas de galeria.

Ficus pertusa: Árvores com aproximadamente 20 metros, lâmina foliar glabra tanto na superfície superior quanto na inferior. Possui distribuição pelos estados da Bahia, Distrito Federal, Goiás, Espírito Santo, Minas Gerais, Paraná, Rio de Janeiro, Santa Catarina e São Paulo.

Ficus obtusifolia: Árvores com aproximadamente de 25 a 40 metros de altura, lâmina foliar coriácea glabra ou puberosa. Tem sua distribuição pelos estados de Goiás, Distrito Federal, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais e São Paulo. Aparece em florestas de galeria e semidecíduas em baixas altitudes.

Ficus obtusiuscula: pertencente à seção *Pharmacosycea*, árvores com 20 a 40 metros de altura, folhas glabras em disposição elíptica ou lanceolada. Tem sua distribuição nos estados da Bahia, Distrito Federal, Goiás, Minas Gerais, Paraná, Piauí e Rio de Janeiro. Ocorre principalmente em baixas altitudes e no cerrado em ocorre em matas de galeria.

Aquisição de dados quantitativos

Para cada figo individualizado em frascos plásticos, o diâmetro foi medido utilizando a média de três medidas: o diâmetro da extremidade do ostíolo até a base do pecíolo e duas medidas perpendiculares de diâmetro no plano ostiolar. Os figos foram dissecados sob

estereomicroscópio, e foram quantificadas as seguintes estruturas: (1) o total de sementes; (2) o total de flores não polinizadas; e (3) o total de galhas não desenvolvidas (“bexigas”). As vespas emergidas foram também identificadas e quantificadas. As galhas das quais não houve emergência de vespas foram dissecadas e estas vespas foram identificadas.

Análise da comunidade de vespas (presença-ausência)

Para avaliar a similaridade da fauna em amostras coletadas em uma mesma espécie hospedeira em relação a amostras de hospedeiros diferentes. Foram elaboradas matrizes de presença e ausência de cada espécie de vespa em cada amostra coletada, e foram realizadas análises de agrupamento hierárquico (UPGMA) sobre os índices de dissimilaridade de Jaccard (LEGENDRE; LEGENDRE, 1998).

Análise da comunidade de vespas (redes de interação)

Foram realizadas análises da estrutura da comunidade de vespas associadas a figueiras por meio de redes ecológicas ligando as vespas à suas plantas hospedeiras. Redes ecológicas bipartidas quantitativas foram construídas de forma a observar quais espécies de vespas são mais generalistas e especialistas. As espécies foram ordenadas na rede usando análise canônica de correspondência, de forma a diminuir a sobreposição entre as ligações.

Foram criadas redes com a matriz de presença e ausência e com a matriz quantitativa. Para a matriz quantitativa, o esforço amostral foi padronizado de duas formas: (1) *rede de médias*: foi criada uma rede quantitativa bipartida na qual as ligações eram pesadas pela média de indivíduos de cada espécie de vespas observado por figo de cada hospedeiro (2) *rede de proporções de flores ocupadas*: foi criada uma rede na qual o total de vespas de cada espécie observado para um determinado hospedeiro foi dividido pelo total de flores amostradas dentro de sicônios desse hospedeiro. Como as vespas ocupam parte das flores, e cada espécie de figo apresenta quantidades de flores diferentes (ver Figura 6) desta forma conseguimos padronizar o total de vespas amostrado em relação à quantidade de sítios de oviposição disponíveis.

Análises quantitativas da estrutura da comunidade

Índices relacionados com a especialização em nível de rede, índices relacionados à estrutura da rede e modelos nulos para avaliar esses índices foram calculados utilizando os pacotes *bipartite* (DORMANN; GRUBER; FRUEND, 2008) e *vegan* (OKSANEN et al.,

2019). Foram analisados os seguintes índices relacionados à especialização e à estrutura de redes bipartida (DORMANN et al., 2009):

Conectância: determinada pelo total de interações observadas na rede dividido pelo total de interações possíveis. O índice varia de 0 (nenhuma interação) a 1 (todas as espécies interagem entre si).

H_2' : o índice de Shannon bidimensional padronizado é uma medida da especialização na rede de interações, e varia de 0 (extremamente generalista) a 1 (extremamente especializado).

Temperatura de aninhamento (nestednes): o aninhamento mede um padrão estrutural na comunidade onde espécies com poucas interações interagem com outras espécies que apresentam um número maior de interações. O índice varia de 0 (altamente aninhado) a 100 (altamente caótico).

wNODF: outro índice que representa o aninhamento da comunidade. Quanto mais próximo de 1, mais aninhada é a comunidade.

Diversidade de parceiros: esse índice representa a média da diversidade de Shannon para as interações das espécies de um determinado nível. Calculado para plantas (nível inferior) e insetos (nível superior) independentemente.

Além desses índices, foi analisada a modularidade da comunidade. Módulos são grupos de espécies que interagem mais uns com os outros do que com outros grupos. O algoritmo *QuanBiMo* (DORMANN; STRAUSS, 2014) foi utilizado para identificar módulos na rede de interações bipartida quantitativa. O algoritmo foi iterado por 10^8 gerações.

De forma a avaliar a significância dos resultados obtidos, os valores de índice observados foram comparados às medidas realizadas em modelos nulos gerados pela aleatorização das interações da rede observada. As aleatorizações foram realizadas utilizando o algoritmo de (PATEFIELD, 1981), no qual as somas marginais de interações nas linhas e colunas são mantidas constantes. Além desse algoritmo, para o índice H_2' e índices de aninhamento foi gerado o modelo nulo de (VÁZQUEZ et al., 2007), no qual a conectância é mantida constante.

Análise do efeito de vespas não-polinizadoras

O efeito das vespas não polinizadoras sobre a quantidade de sementes e sobre a prole de polinizadoras foi verificado por meio de modelos lineares generalizados. Foram criados modelos independentes para cada uma das espécies hospedeiras. De forma a analisar os efeitos dos não-polinizadores sobre a produção de sementes e sobre a produção de vespas polinizadoras (vetores de pólen), estas variáveis foram utilizadas como variáveis-resposta. Nos

modelos com “total de sementes” (= SEM) como variável-resposta, as variáveis “total de polinizadores” (= POL) e “total de flores” (= NFL) foram utilizadas como preditores. Espécies de vespas foram agrupadas de acordo com sua história natural, podendo estas ser galhadores iniciais (= GI), galhadores da fase receptiva (= GR) ou parasitoides/cleptoparasitas (= PA). Nos modelos com “total de polinizadores” (= POL) como variável-resposta, as variáveis “total de sementes” (= SEM) e “total de flores” (NFL) foram utilizadas como preditores, bem como os três grupos de não polinizadores. A variável “SAFRA” foi utilizada quando foram coletadas mais de uma amostra por hospedeiro, em ambos os grupos de modelos. O total de flores (NFL) foi incluído como covariável devido ao fato de ele estar relacionados com o tamanho do figo, e conseqüentemente com o número de sementes e de vespas que podem ser produzidos. Assim, foram utilizados os seguintes modelos:

$$\text{SEM} \sim \text{POL} + \text{NFL} + \text{GI} + \text{GR} + \text{PA} + (\text{SAFRA})^*$$

$$\text{POL} \sim \text{SEM} + \text{NFL} + \text{GI} + \text{GR} + \text{PA} + (\text{SAFRA})^*$$

*usada somente quando mais de 1 safra foi coletada

Foram utilizados modelos lineares generalizados da família Poisson ou binomial negativa. De forma a escolher qual modelo foi melhor realizamos a análise gráfica do ajuste dos modelos, observando os gráficos de resíduos pelos valores preditos, gráficos quantil-quantil dos resíduos e distâncias de Cook. Valores extremos (outliers) observados em ambos os modelos de acordo com as distâncias de Cook foram removidos. As análises foram realizadas no ambiente estatístico R versão 4.0, utilizando a função `glm()` do pacote stats (R CORE TEAM, 2020) e a função `glm.nb` do pacote MASS (VENABLES; RIPLEY, 2002).

4.RESULTADOS

Caracterização das amostras

Foram obtidas 9 amostras pertencentes a 4 espécies de *Ficus* na região de Rio Verde. Dentre elas, 2 pertenceram a *F. citrifolia*, 3 a *F. obtusifolia*, 1 a *F. obtusiuscula* e 3 a *Ficus pertusa*. Foi assim analisado um total de 180 figos. O diâmetro médio entre as safras variou de $x = 0,713 \pm 0,126$ (Média \pm DP) cm em *F. pertusa* e a $2,36 \pm 0,185$ cm em *F. obtusifolia*. Para o total de flores femininas (soma do total de sementes, bexigas e flores vazias) *F. obtusiuscula* teve a menor média ($x = 86,5 \pm 20,9$), já a maior média para o total de flores foi para o *F. obtusifolia* ($x = 634 \pm 241$). *Ficus citrifolia* foi a espécie que apresentou a maior média de vespas por sicônio ($x = 150 \pm 40,2$) e de polinizadores por sicônio ($x = 142 \pm 42,4$), Enquanto *F. pertusa* apresentou uma maior quantidade média de não-polinizadores por sicônio ($x = 19,4 \pm 20,3$). As estatísticas descritivas sobre as amostras estão apresentadas na Tabela 1 e na Figura 1.

Tabela 1: Características das espécies de *Ficus* amostradas.

	<i>F. citrifolia</i> (N = 40)	<i>F. obtusifolia</i> (N = 60)	<i>F. obtusiuscula</i> (N = 20)	<i>F. pertusa</i> (N = 60)
Diâmetro				
Média (DP)	1.49 (0.109)	2.36 (0.185)	0.783 (0.0635)	0.713 (0.126)
Mediana [Min, Max]	1.47 [1.31, 1.78]	2.34 [1.80, 2.76]	0.773 [0.660, 0.983]	0.695 [0.487, 1.21]
Total de flores				
Média (DP)	418 (67.2)	634 (241)	86.5 (20.9)	169 (40.2)
Mediana [Min, Max]	428 [255, 568]	607 [249, 1220]	85.0 [49, 123]	167 [87, 266]
Total de sementes				
Média (DP)	184 (44.3)	418 (179)	24.6 (13.0)	94.6 (42.3)
Mediana [Min, Max]	188 [92, 292]	428 [152, 756]	20.5 [4, 52.0]	95.0 [17, 177]
Total de vespas				
Média (DP)	150 (40.2)	139 (113)	36.5 (16.2)	57.5 (18.3)
Mediana [Min, Max]	141 [59, 247]	135 [9, 529]	34.5 [13, 70]	57.5 [11, 91]
Total de polinizadores				
Média (DP)	142 (42.4)	133 (114)	21.8 (16.4)	38.1 (22.9)
Mediana [Min, Max]	130 [51, 247]	125 [1, 529]	18.0 [3, 60]	33.5 [2, 86]
Total de não-polinizadores				
Média (DP)	7.83 (10.8)	5.45 (9.10)	14.7 (5.10)	19.4 (20.3)
Mediana [Min, Max]	1.50 [0, 41]	0 [0, 33]	14.0 [4, 23]	14.0 [0, 65]

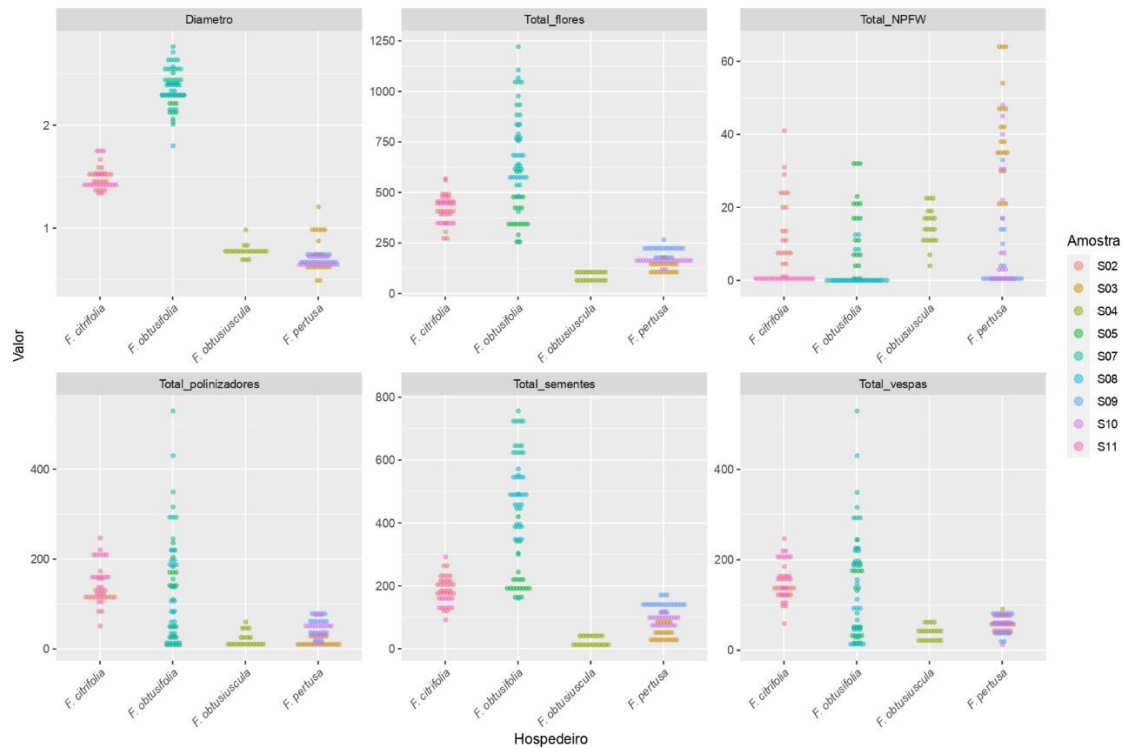


Figura 1: Gráfico de pontos representando características dos figos amostrados.

Espécies de vespas-de-figo amostradas: dados qualitativos

No total foram coletadas 34 espécies de vespas-de-figo pertencentes a 11 gêneros (Tabela 2). Foram observadas no 12 espécies associadas a *F. citrifolia* (Figura 2), 11 associadas a *F. obtusifolia* (Figura 3), três a *F. obtusiuscula* (Figura 4) e 12 a *F. pertusa* (Figura 5).

As espécies de *Ficus* da seção *Americanae* (*F. citrifolia*, *F. pertusa* e *F. obtusifolia*) foram polinizadas por espécies de *Pegoscapus*, enquanto *F. obtusiuscula* (pertencente à seção *Pharmacosycea*) foi polinizada por *Tetrapus americanus*. *Ficus obtusifolia* apresentou duas espécies polinizadoras: *Pegoscapus* sp. 3 e *P. sp. 4*. Essas espécies se diferem na cor e na morfologia, já que *P. sp. 3* possui escapo, coxa e fêmur mais claros em comparação à *P. sp.4*. *Pegoscapus* sp. 4, possui a cabeça levemente mais alongada se comparado a *P. sp. 3* que tem a cabeça mais arredondada e com presença de setas ao redor dos olhos.

Oito gêneros de não-polinizadores foram encontrados associados à *Ficus* seção *Americanae*, enquanto somente um gênero (*Critogaster*) Foi encontrado associado à *Ficus* seção *Pharmacosycea*. A fauna de vespas associadas em nível genérico e específico, não foi compartilhada entre as duas seções de *Ficus*. Das 34 espécies amostradas, somente 4 ocorreram em mais de um hospedeiro (Figura 6). O ganhador precoce *Ficicola* sp. 2 ocorreu em *F. citrifolia* e *F. pertusa*. *Idarnes* sp. 1 (grupo *carne*) ocorreu em *F. citrifolia* e *F. pertusa*; *I. sp.*

9 (grupo *carne*) ocorreu em *F. obtusifolia* e *F. citrifolia*. A espécie *Idarnes flavicollis* (pertencente ao grupo *I. flavicollis*) ocorreu em *F. obtusifolia* e *F. citrifolia*.

Tabela 2: Amostragem de vespas. História natural seguindo CONCHOU et al. (2014); ELIAS; MENEZES JR; PEREIRA, (2008) e FARACHE et al., (2018).

Família (subfamília)	Gênero	Espécies (hospedeiro)	História natural
Agaonidae (Agaoninae)	<i>Pegoscapus</i>	<i>Pegoscapus aerumnosus</i> (<i>F. citrifolia</i>) <i>P. sp. 2</i> (<i>F. pertusa</i>) <i>P. sp. 3</i> (<i>F. obtusifolia</i>) <i>P. sp. 4</i> (<i>F. obtusifolia</i>)	Polinizador
Agaonidae (Tetrapusiinae)	<i>Tetrapus</i>	<i>Tetrapus americanus</i> (<i>F. obtusiuscula</i>)	Polinizador
Eurytomidae	<i>Sycophila</i>	<i>Sycophila sp. 1</i> (<i>F. pertusa</i>)	Parasitoide
incertae sedis	<i>Aepocerus</i>	<i>Aepocerus emarginatus</i> (<i>F. obtusifolia</i>) <i>A. sp. 1</i> (<i>F. citrifolia</i>) <i>A. sp. 9</i> (<i>F. obtusifolia</i>)	Parasitoide
	<i>Heterandrium</i>	<i>Heterandrium flavum</i> (<i>F. pertusa</i>) <i>H. sp. 1</i> (<i>F. pertusa</i>) <i>H. sp.2</i> (<i>F. pertusa</i>) <i>H. sp. 3</i> (<i>F. citrifolia</i>)	Cleptoparasita
incertae sedis (Sycophaginae)	<i>Anidarnes</i>	<i>A. dissidens</i> (<i>F. obtusifolia</i>)	Galhador
	<i>Idarnes</i>	<u>Gr. carne:</u> <i>Idarnes sp 1</i> (<i>F. citrifolia</i> & <i>F. pertusa</i>) <i>I. sp. 2</i> (<i>F. citrifolia</i>) <i>I. sp. 4</i> (<i>F. pertusa</i>) <i>I. sp. 9</i> (<i>F. citrifolia</i> & <i>F. obtusifolia</i>) <i>I. sp. 15</i> (<i>F. obtusifolia</i>)	Cleptoparasita
		<u>Gr. flavicollis:</u> <i>Idarnes flavicollis</i> (<i>F. citrifolia</i> & <i>F. obtusifolia</i>) <i>I. sp. 3</i> (<i>F. citrifolia</i>) <i>I. sp. 5</i> (<i>F. pertusa</i>)	Galhador
		<u>Gr. incertus:</u> <i>Idarnes dimorphicus</i> (<i>F. citrifolia</i>) <i>I. maximus</i> (<i>F. obtusifolia</i>)	Galhador precoce
Pteromalidae	<i>Ficicola</i>	<i>Ficicola sp.2</i> (<i>F. citrifolia</i> & <i>F. pertusa</i>)	Galhador precoce
Pteromalidae (Sycoryctinae)	<i>Critogaster</i>	<i>Critogaster sp. 1</i> (<i>F. obtusiuscula</i>) <i>C. sp. 2</i> (<i>F. obtusiuscula</i>)	Cleptoparasita?
Torymidae	<i>Physophorax</i>	<i>Physothorax sp. 1</i> (<i>F. citrifolia</i>) <i>Ph. sp. 2</i> (<i>F. pertusa</i>) <i>Ph. sp. 3</i> (<i>F. pertusa</i>) <i>Ph. sp. 4</i> (<i>F. obtusifolia</i>) <i>Ph. sp. 5</i> (<i>F. obtusifolia</i>) <i>Ph. sp. 6</i> (<i>F. pertusa</i>)	Parasitoide
	Gên. Incerto	Torymidae sp. 1 (<i>F. citrifolia</i>)	Parasitoide

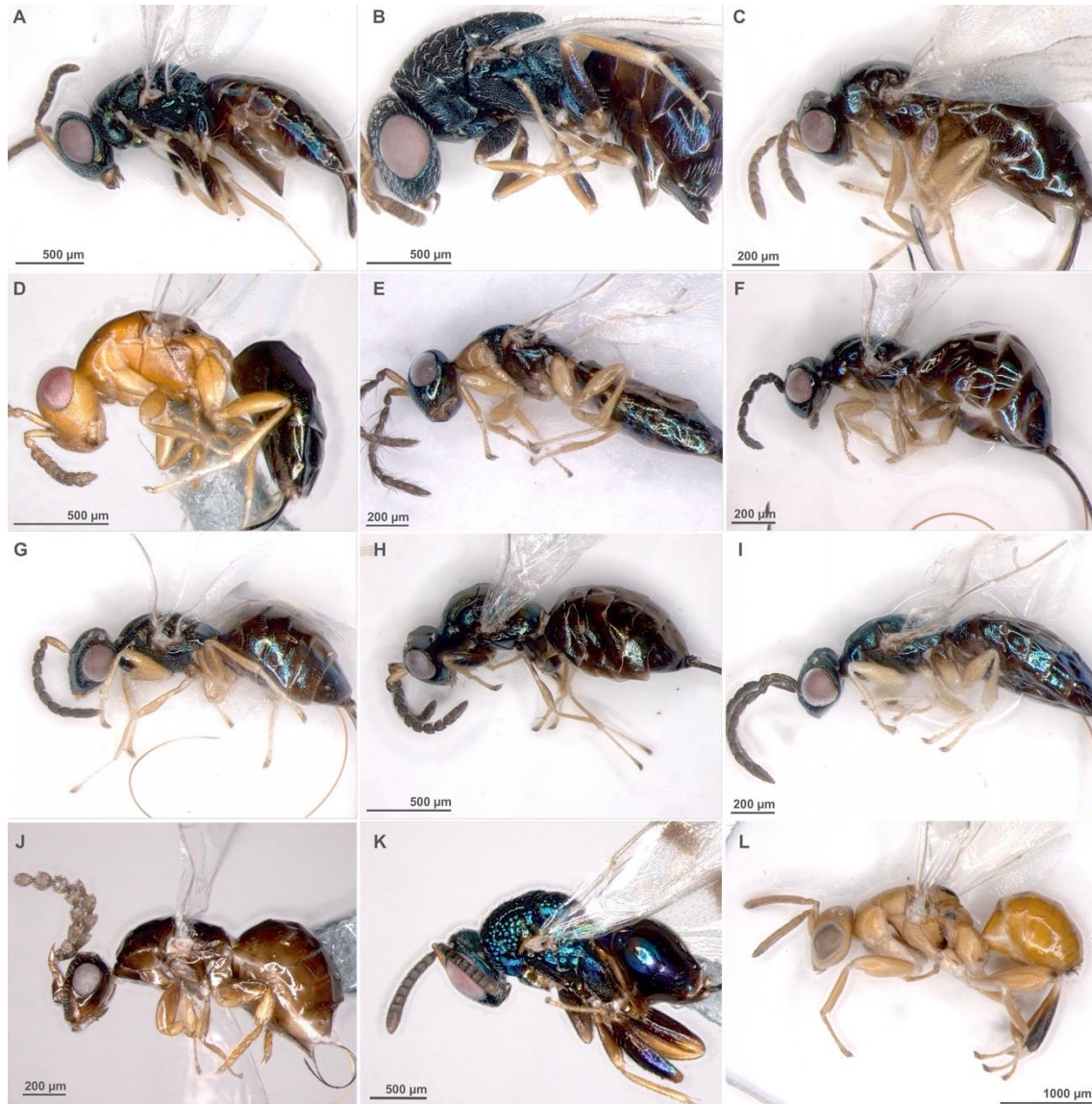


Figura 2: Espécies de vespas associadas a *Ficus citrifolia*. **A** *Aepocerus* sp. 1 **B** *Ficicola* sp. 1 **C** *Heterandrium* sp. 3 **D** *Idarnes dimorphicus* **E** *Idarnes flavicollis* **F** *Idarnes* sp. 1 (gr. *carme*) **G** *Idarnes* sp. (gr. *carme*) 2 **H** *Idarnes* sp. 3 (grupo *flavicollis*) **I** *Idarnes* sp. 9 (grupo *carme*) **J** *Pegoscapus aerumnosus* **K** *Physothorax* sp. 1 **L** *Torymidae* sp. 1.



Figura 3: Espécies de vespas associadas a *Ficus obtusifolia*. **A** *Anidarnes dissidens* **B** *Aepocerus emarginatus* **C** *Aepocerus* sp. 9 **D** *Idarnes maximus* (grupo *incertus*) **E** *Idarnes* sp. 15 (grupo *carne*) **F** *Idarnes flavicollis* (grupo *flavicollis*) **G** *Idarnes* sp. 9 (grupo *carne*) **H** *Pegoscapus* sp. 3 **I** *Pegoscapus* sp. 4 **J** *Physothorax* sp. 4 **K** *Physothorax* sp. 5.



Figura 4: Espécies de vespas associadas a *Ficus obtusiuscula*. **A** *Critogaster* sp. 1 **B** *Critogaster* sp. 2 **C** *Tetrapus americanus*.

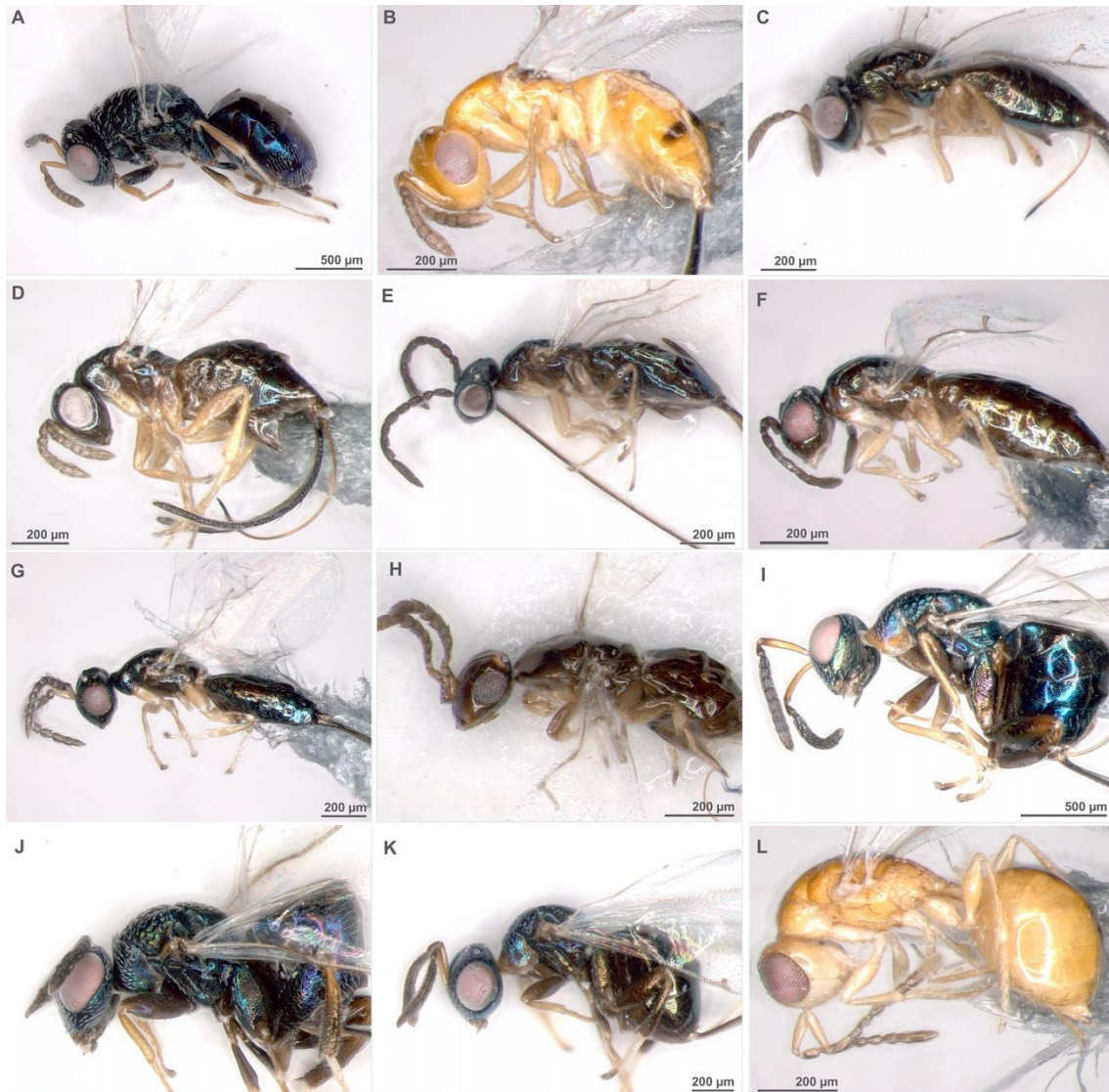


Figura 5: Espécies de vespas associadas a *Ficus pertusa*. **A** *Ficolina* sp. 2 **B** *Heterandrium flavum* **C** *Heterandrium* sp. 1 **D** *Heterandrium* sp. 2 **E** *Idarnes* sp. 1 **F** *Idarnes* sp. 4 (grupo carne) **G** *Idarnes* sp. 5 (grupo flavicollis) 2 **H** *Pegoscapus* sp. 2 **I** *Physothorax* sp. 2 **J** *Physothorax* sp. 3 **K** *Physothorax* sp. 6 **L** *Sycophila* sp. 1.

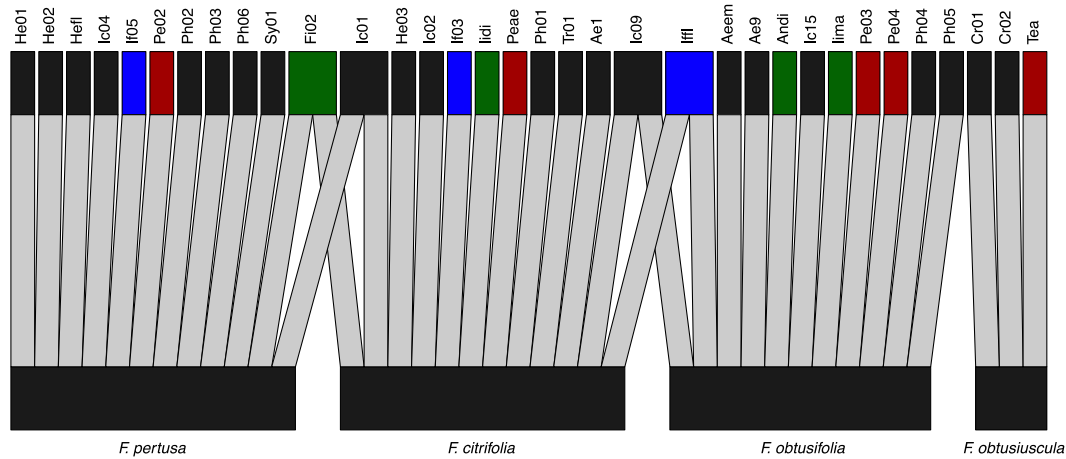


Figura 6: Rede trófica qualitativa com dados de presença/ausência de vespas de figo polinizadoras e não-polinizadoras em seus hospedeiros. Retângulos representam as espécies de vespas (nível superior) e figueiras (nível inferior). Traçados cinza representam a presença da interação. As cores do nível superior indicam a história natural: Vermelho: polinizador; Verde: ganhador inicial; Azul: ganhador da fase receptiva; preto: parasitoide/cleptoparasita. Abreviação para gêneros ou grupos encontrados: Ae = *Aepocerus*; An = *Anidarnes*; Fi = *Ficicola*; He = *Heterandrium*; Ic = *Idarnes* grupo *carne*; If = *Idarnes* grupo *flavicollis*; Ii = *Idarnes* grupo *incertus*; Cr = *Critogaster*; Pe = *Pegoscopus*; Te = *Tetrapus*; Ph = *Physothorax*; Sy = *Sycophila*; Tr = *Torymidae*. Espécies: Aeem = *Aepocerus emarginatus*; Andis = *Anidarnes dissidens*; Hefl = *Heterandrium flavum*; Iidim = *Idarnes dimorphicus*; Ifflav = *Idarnes flavicollis*; Iimax = *Idarnes maximus*; Peae = *Pegoscopus aerumnosus*.

O agrupamento hierárquico por UPGMA das distâncias de Jaccard das amostras pela presença/ausência de vespas mostrou que as safras coletadas de uma mesma espécie hospedeira apresentam uma fauna mais similar. A fauna mais dissimilar foi a de *F. obtusiuscula*. Entre as outras espécies hospedeiras, a fauna de *F. citrifolia* se agrupou às amostras de *F. obtusifolia*, e esse grande grupo agrupou-se às amostras de *F. pertusa* (Figura 7; Tabela 1).

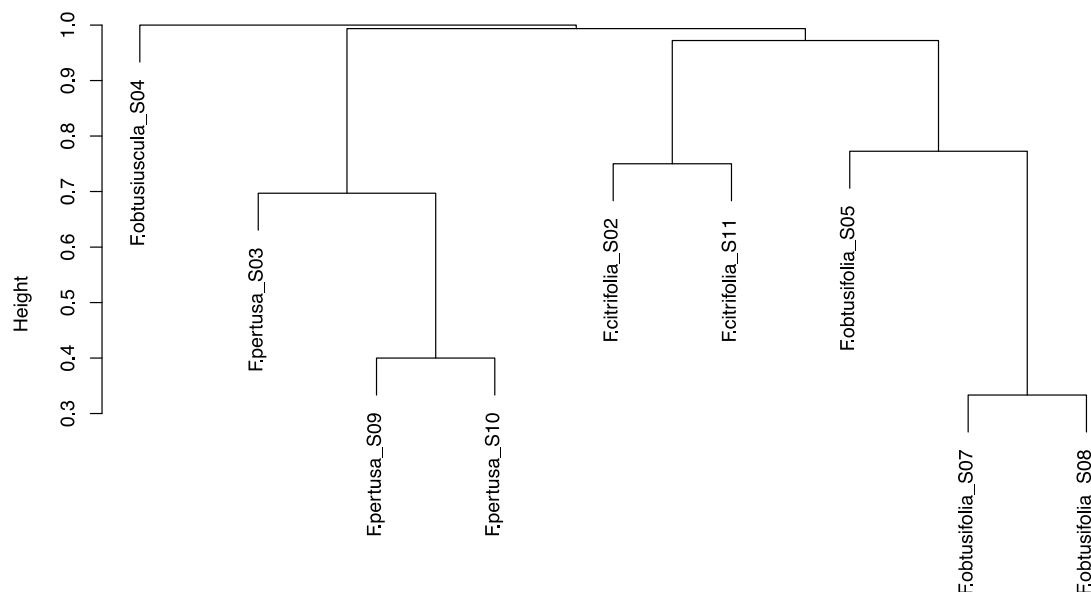


Figura 7: Agrupamento hierárquico (UPGMA) da matriz de distâncias de Jaccard dos dados de presença-ausência de vespas-de figo nas safras amostradas.

Tabela 3: Matriz de distâncias de Jaccard entre as amostras.

	citri_S02	citri_S11	obtf_S05	obtf_S07	obtf_S08	obtu_S04	pert_S03	pert_S09
citri_S11	0.75							
obtf_S05	0.90	1.00						
obtf_S07	1.00	1.00	0.82					
obtf_S08	0.93	1.00	0.73	0.33				
obtu_S04	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00			
pert_S03	0.90	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00		
pert_S09	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0.73	
pert_S10	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0.67	0.40

Dados quantitativos e redes de interação

Das 34 espécies de vespas coletadas em amostras qualitativas, 24 estavam presentes em amostras quantitativas. A abundância de cada espécie em cada hospedeiro variou conforme a Figura 8. Podemos observar que os polinizadores (*Pegoscapus* e *Tetrapus*) de forma geral tenderam a ser as espécies mais abundantes. Alguns grupos de *Idarnes* apresentaram abundâncias próximas à dos polinizadores em *F. obtusifolia*, e em *F. obtusiuscula*, *Critogaster* sp. 1 apresentou abundâncias similares a *Tetrapus*. Em *Ficus pertusa* as espécies de *Heterandrium* tiveram uma abundância expressiva.

Na rede trófica (Figura 9), observamos que espécies de polinizadores tenderam a ser dominantes nas redes sendo as espécies mais abundantes tanto na rede de médias como na rede de proporções de flores ocupadas. Poucas espécies foram compartilhadas entre os hospedeiros,

e a maioria das espécies foram exclusivas de um hospedeiro. Como observado na rede qualitativa, as amostras de hospedeiros de *Ficus* seção *Americanae* e *Pharmacosycea* formaram dois compartimentos separados.

Ao comparar os índices analisados (Tabela 4, Figura 10), observamos que a rede apresentou estrutura especializada, com uma baixa conectância e alto índice H_2' , comparando aos modelos nulos. A conectância foi significativa para o modelo de Patefield, mas não foi significativa com o modelo de Vásquez, como é esperado pelo fato de este manter a conectância constante. O H_2' foi significativo para ambos os modelos nulos. A diversidade de parceiros também foi significativamente menor do que a esperada pelos modelos nulos, tanto para o nível superior como para o nível inferior. A análise dos índices relativos ao aninhamento (aninhamento e wNODF) falharam em evidenciar uma estrutura aninhada. O índice de aninhamento foi significativamente mais quente (maior) do que o observado nos modelos nulos, o que indica uma estrutura não aninhada, enquanto o wNODF foi significativamente menor do que o observado no modelo nulo de Patefield, mas não foi significativamente menor do que o observado pelo modelo de Vásquez.

O algoritmo *QuanBiMo* indicou que a rede foi modular comparada com os modelos nulos (Tabela 4). Ao analisar o resultado graficamente, observamos a tendência da rede se estruturar gerando um módulo para cada hospedeiro (Figura 11).

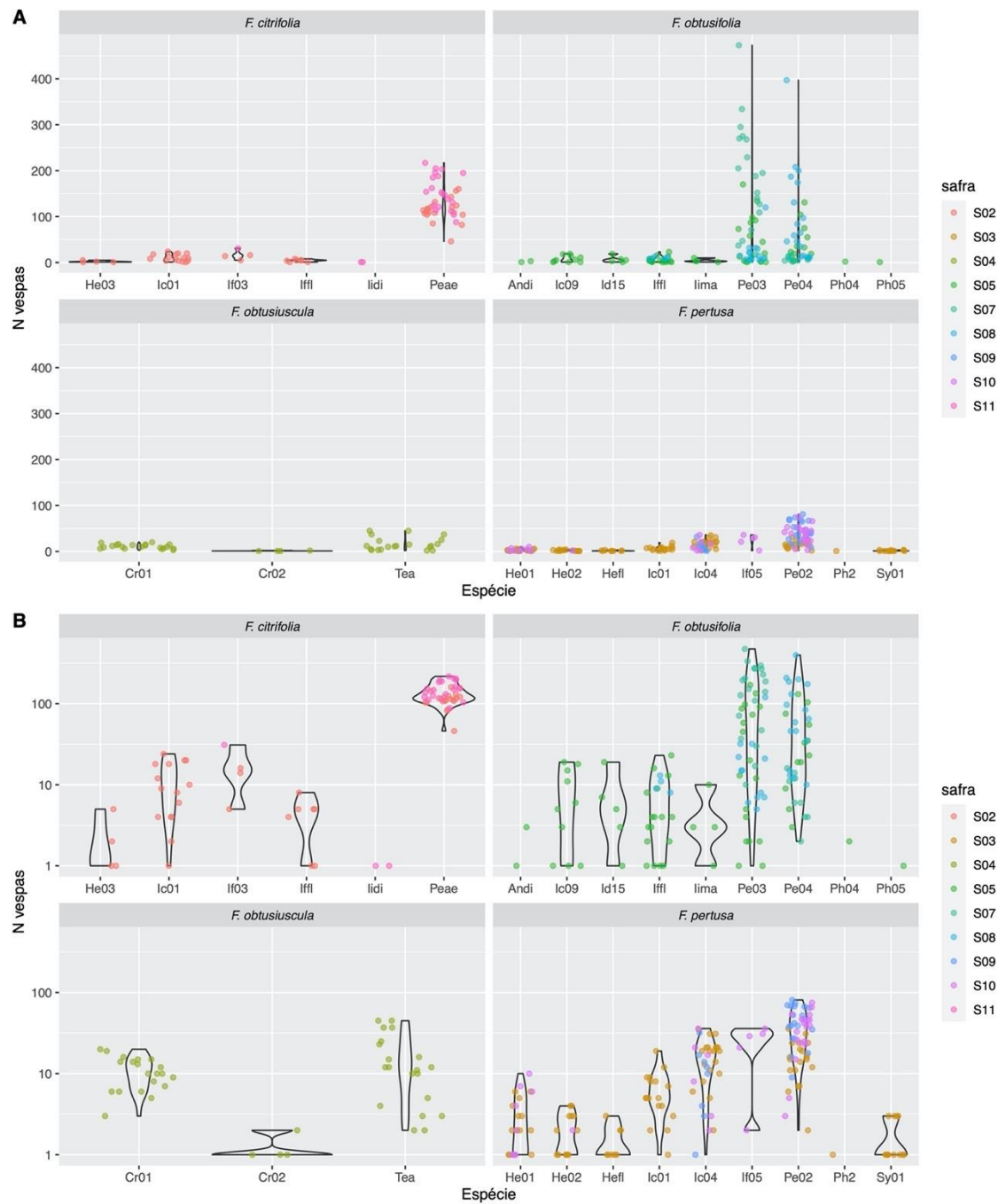


Figura 8: Gráfico de violinos sobreposto a gráfico de pontos mostrando o total de vespas por espécie em escala normal (A) e escala logarítmica (\log_{10} ; B). Cada ponto representa um figo amostrado. As cores dos pontos representam a safra amostrada e cada faceta do gráfico representa uma espécie hospedeira. Nomes de gêneros/espécies conforme legenda da Figura 6.

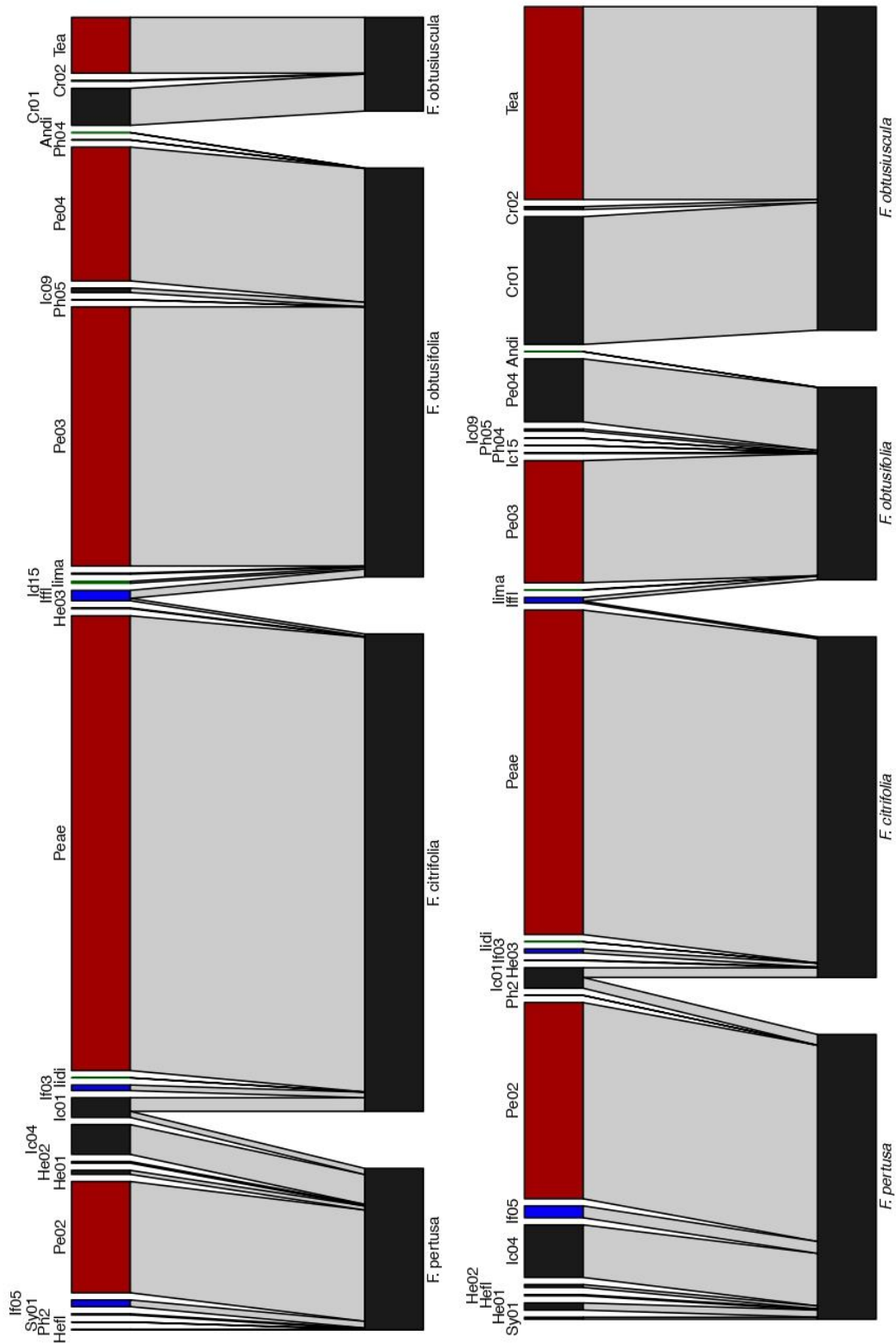


Figura 9: Rede trófica quantitativa bipartida associando vespas a suas figueiras. A. Abundância calculada como a média de indivíduos por figo analisado. B Total de vespas por quantidade de flores femininas triadas. Nomes de gêneros/espécies conforme legenda da Figura 6. As cores do nível superior indicam a história natural: Vermelho: polinizador; Verde: ganhador inicial; Azul: ganhador da fase receptiva; preto: parasitoide/cleptoparasita.

Tabela 4: Índices calculados para a rede (obs), comparados com os índices calculados para os dois modelos nulos (PATEFIELD, 1981; VÁZQUEZ et al., 2007). Índices: Div. Par. = diversidade de parceiros; N.sup = nível superior (insetos); N.inf = Nível inferior (plantas); Mnul = modelo nulo; DP = Desvio Padrão.

Índice	obs	Média Mnul	DP Mnul	Z	p
Patefield					
Conectância	0.27	0.905	0.015	-42.06	<0.01***
H ₂ '	0.987	0.001	0	7120.299	<0.01***
				-	
Div. Par. N.sup	0.016	1.213	0	7120.299	<0.01***
				-	
Div. Par. N.inf	0.601	1.798	0	7120.299	<0.01***
Aninhamento	54.426	3.771	3.549	14.273	<0.01***
wNODF	5.283	35.627	4.861	-6.242	<0.01***
QuanBiMo	0.661	0.008	0.001	460.761	<0.01***
Vázquez					
Conectância	0.27	0.271	0.003	-0.393	0.694
H ₂ '	0.987	0.657	0.142	2.326	0.02*
Div. Par. N.sup	0.016	0.42	0.166	-2.442	0.015*
Div. Par. N.inf	0.601	0.958	0.139	-2.573	0.01*
Aninhamento	54.426	45.083	4.734	1.974	0.048*
wNODF	5.283	7.655	1.962	-1.209	0.227
QuanBiMo	0.661	0.363	0.103	2.881	0.004**

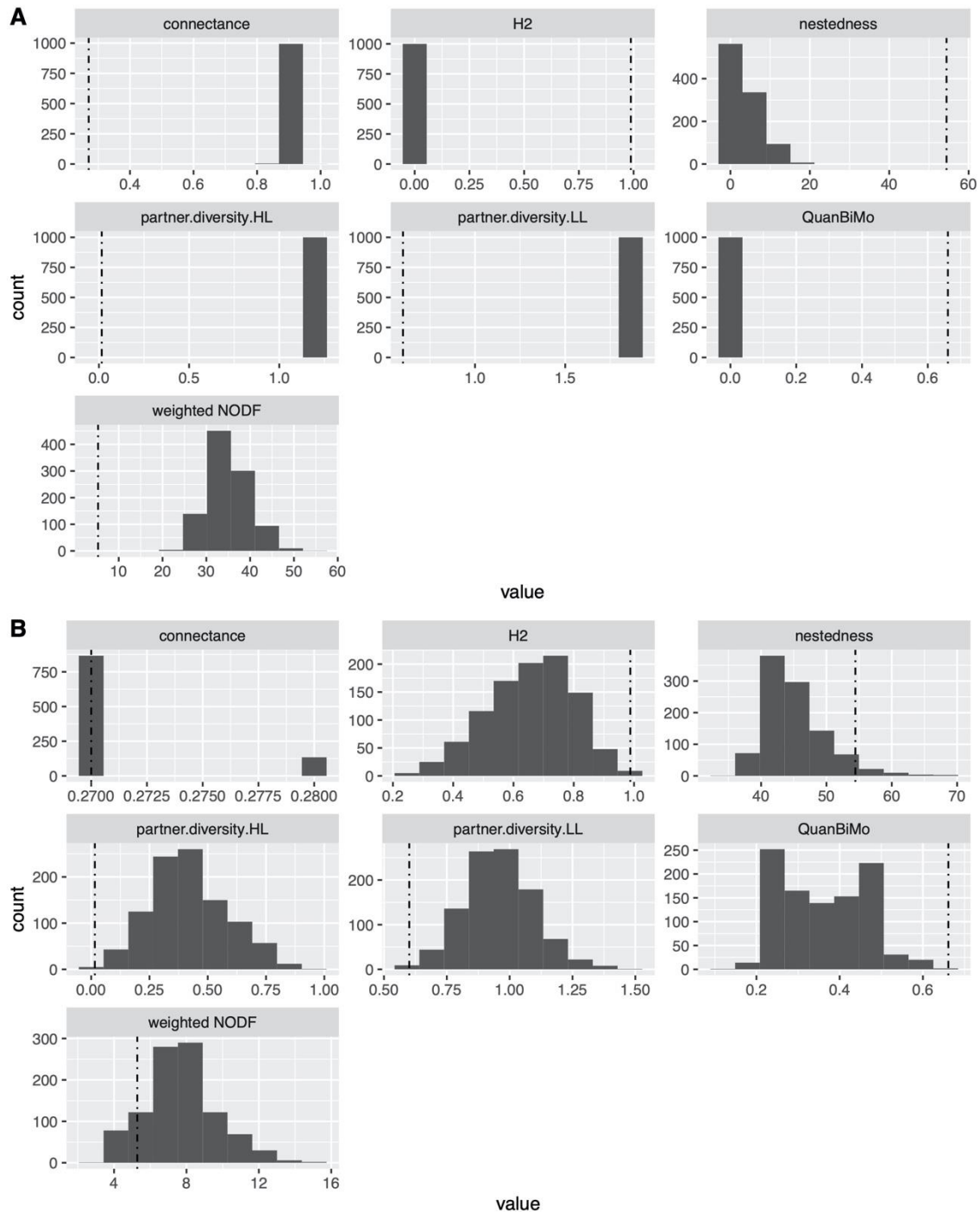


Figura 10: Histogramas comparando os valores obtidos para os índices nos modelos nulos com os valores observados (linhas tracejadas), para os modelos nulos de Patefield 1982 (A) e Vázquez 2007 (B). Índices: Conectância, H_2 , aninhamento, diversidade de parceiros (HL = nível superior; LL = nível inferior); Verossimilhança do algoritmo QuanBiMo e wNODF.

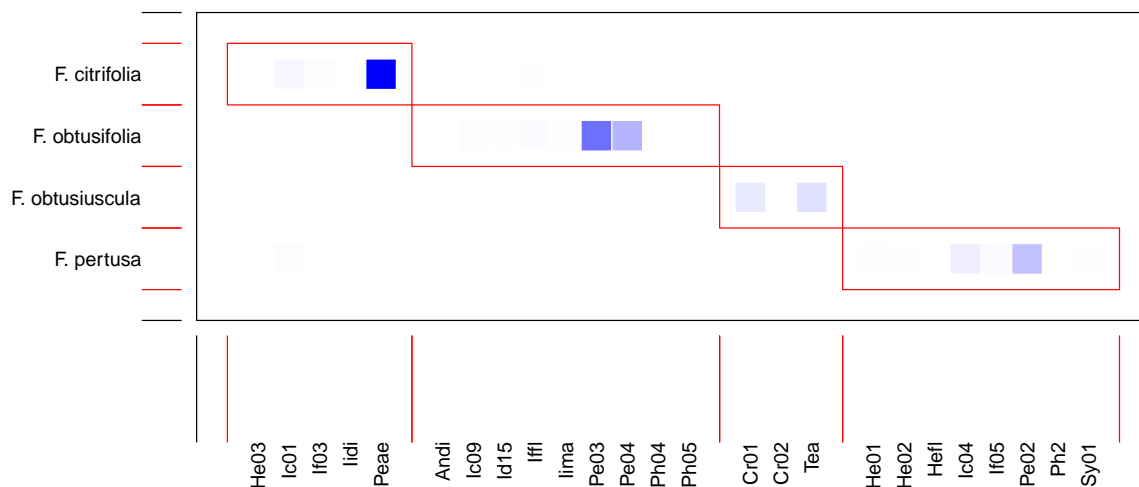


Figura 11: Estrutura da rede quantitativa exibindo os módulos evidenciados pelo algoritmo QuanBiMo.

Impacto de não-polinizadores sobre o mutualismo

Ao analisar os modelos lineares generalizados (Tabela 5) para os diferentes hospedeiros, observamos, como esperado, que o número de sementes e de polinizadores está sempre positivamente relacionado com a quantidade de flores disponíveis em um sicônio. Os galhadores iniciais estiveram presentes em amostras de *F. citrifolia* e *F. obtusifolia*, e tiveram efeitos significativos sobre as variáveis resposta somente em *F. obtusifolia*. Neste hospedeiro, os galhadores iniciais estiveram positivamente relacionados com o número de sementes, mas negativamente relacionados com o número de polinizadores. Um efeito significativo dos galhadores tardios pode ser verificado em *F. pertusa*, onde eles tiveram impacto negativo na quantidade de sementes de polinizadores. Os parasitoides tiveram efeitos significativos nos hospedeiros *F. pertusa* e *F. obtusiuscula*. Em ambos os hospedeiros, os parasitoides apresentaram efeitos significativamente negativos sobre a quantidade sementes e a quantidade de polinizadores. A variável amostra foi significativa em todos os modelos na qual foi incluída exceto para o modelo de *F. obtusifolia* incluindo o total de polinizadores como variável resposta.

Tabela 5. Valores de estimativa obtidos para os modelos lineares generalizados tendo como variável resposta o número de sementes e o número de vespas. Outros parâmetros das análises (N. observações, log da verossimilhança, θ e Critério de informação de Akaike - AIC) estão mostrados abaixo. Família b. n. = binomial negativa; f. r. = fase receptiva

Hospedeiro	Variável dependente							
	Sementes				Total de polinizadores			
	<i>F. citrifolia</i>	<i>F. obtusifolia</i>	<i>F. pertusa</i>	<i>F. obtusiuscula</i>	<i>F. citrifolia</i>	<i>F. obtusifolia</i>	<i>F. pertusa</i>	<i>F. obtusiuscula</i>
Total de polinizadores	-0.002***	-0.002***	-0.009***	-0.036***				
Sementes					-0.004***	-0.008***	-0.020***	-0.022***
Total de flores	0.003***	0.002***	0.010***	0.032***	0.004***	0.008***	0.023***	0.032***
Galhadores iniciais (GI)	-0.025	0.029***			-0.180	-0.396***		
Galhadores f. r. (GR)	0.002	-0.001	-0.010***		-0.0003	0.008	-0.028***	
Parasitoides (PA)	0.002	-0.001	-0.010***	-0.033*	0.0005	0.006	-0.019***	-0.040*
AmostraS07		0.208***				0.181		
AmostraS08		0.257***				0.099		
AmostraS09			0.278***				0.514***	
AmostraS10			0.407***				0.793***	
AmostraS11	-0.021				0.255***			
Constant	4.188***	4.657***	2.967***	1.463***	3.962***	2.838***	1.269***	1.109**
Família	b. n.	b. n.	Poisson	b. n.	b. n.	b. n.	Poisson	b. n.
Observações (N)	40	60	60	20	40	59	60	20
Log Likelihood	-185.780	-298.539	-237.983	-67.863	-186.981	-304.067	-203.907	-70.634
Θ	78.440***	201.948***	–	20.794*	38.186***	4.435***	–	8.059*
AIC	385.559	613.079	489.965	143.726	387.963	624.135	421.813	149.268

Nota:

* $p < 0.1$; ** $p < 0.05$; *** $p < 0.01$

5.DISCUSSÃO

Este trabalho aprimora o conhecimento sobre redes de interação entre figueiras e suas vespas associadas na região Neotropical, e é o primeiro trabalho a incluir dados de não-polinizadores e polinizadores.

Pudemos observar um total de 34 espécies de vespas associadas a 4 hospedeiros. Ficou clara a maior diversidade de vespas associadas a hospedeiros de *Ficus* seção *Americanae* a *F.* seção *Pharmacosycea*. De fato, cada grupo de *Ficus* apresenta uma diversidade diferente de vespas associadas, sendo que a seção *Pharmacosycea* está exclusivamente associada ao polinizador *Tetrapus* e ao não-polinizador *Critogaster*. Assim, são formados dois compartimentos independentes na rede, para cada seção de *Ficus* e suas vespas associadas. A seção *Americanae* apresenta uma maior diversidade de gêneros e espécies associadas (BOUČEK, 1993). Dentre as espécies encontradas, somente quatro ocorreram em mais de um hospedeiro, o que reflete um alto grau de especialização observado.

A rede de interações estabelecida entre figueiras e vespas foi altamente especializada, o que reflete pela grande quantidade de espécies exclusivas a um único hospedeiro. Comparado com estudos anteriores que não consideraram os polinizadores (FARACHE et al., 2018), observamos que a fisionomia da rede foi amplamente diferente, e foi possível observar a grande dominância desse grupo de especialistas. As espécies de vespas que ocorreram em mais de um hospedeiro pertencem a grupos de galhadores precoces (*Ficicola* sp. 2) galhadores da fase b (*Idarnes flavicollis*), cleptoparasitas ou parasitoides (*Idarnes* gr. *carne* sp. 1 e sp. 9). Não foi observado nenhum polinizador ocorrendo em mais de um hospedeiro, porém em *F. obtusifolia* foram encontrados dois polinizadores associados: *Pegoscapus* sp. 3 e *Pegoscapus* sp. 4. A ocorrência de mais de um polinizador em uma mesma espécie de *Ficus* apresentam adaptações ecológicas divergentes relacionadas ao modo de vida, como diferentes longevidade e período de atividade (CONCHOU et al., 2014b). Tais diferenças parecem refletir também na morfologia, como foi observado nas duas espécies de *Pegoscapus*.

A comunidade observada apresentou uma estrutura similar com rede de insetos endofíticos, sendo esta pouco aninhada e significativamente modular. Esse padrão indica que determinados grupos de espécies interagem entre si, e interagem pouco com outros grupos de espécies, o que indica uma estrutura especializada (DORMANN; STRAUSS, 2014). Na rede observada, cada hospedeiro representou um módulo diferente.

Apenas 14% das espécies de vespas não-polinizadoras analisadas ocorreram em mais de um hospedeiro. Outro estudo realizado na região neotropical na transição entre Cerrado e Mata Atlântica (FARACHE et al., 2018) foi evidenciado cerca de 45% das espécies ocorriam em mais de um hospedeiro. Além de tal estudo envolver uma amostragem muito grande de vespas em um longo período, a composição das espécies hospedeiras foi diferente. No estudo citado, amostras de *F. obtusifolia* e *F. crocata* apresentaram diversas espécies compartilhadas, o que foi evidenciado por análises de agrupamento e pelo fato dessas espécies terem formado um único módulo na análise com o algoritmo QuanBiMo. Além disso, a grande amostragem de *F. citrifolia* e *F. eximia* pode ter levantado ocorrências raras de compartilhamentos entre os dois hospedeiros.

Figos de espécies diferentes apresentam diversas características morfológicas que são importantes para a atração e desenvolvimento das vespas ou para a atração de frugívoros, como tamanho do figo, cor e espessura da parede da inflorescência. Além disso, diversos sinais químicos estão relacionados com a atração de polinizadores e não polinizadores, e estão relacionados com a especificidade das vespas aos hospedeiros (PROFFIT; JOHNSON, 2009). A comunidade de vespas analisada neste trabalho, presente nas regiões de cerrado de Goiás, apresentou figos de classes de tamanho diferentes, ou associados a seções de *Ficus* diferentes, o que pode estar relacionado com uma maior especialização observada aqui relativa ao outro estudo.

Vespas não-polinizadoras tendem a impactar a produção de vespas polinizadoras ou de sementes, e esse impacto deve variar em relação à biologia das vespas (CARDONA; KATTAN; DE ULLOA, 2013; SEGAR et al., 2018). Tais conflitos entre os diferentes níveis tróficos podem moldar a rede de interações entre figueiras e suas vespas associadas. Em um estudo recente, foi sugerido que a diversidade de vespas na comunidade pode ser promovida pela densidade de parasitas das vespas polinizadoras. No referido estudo, embora as vespas parasitas de polinizadoras não afetem diretamente a densidade das vespas não polinizadoras galhadoras ou de suas parasitoides, ainda assim, a competição entre polinizadoras e não polinizadoras galhadoras podem afetar a dinâmica da cadeia alimentar, o que pode ser explicado pelo “mutualismo indireto” (WANG et al., 2020).

Neste trabalho, observamos um impacto negativo das vespas galhadoras iniciais no número de polinizadores, mas positivo no número de sementes, em *F. obtusifolia*. Isso pode estar relacionado com o fato de essas vespas em geral apresentarem galhas grandes que ocupam o lúmen do figo (BRONSTEIN, 1999). As galhas das vespas galhadoras iniciais podem

prejudicar a oviposição dos polinizadores sem afetar a polinização, e consequentemente aumentar o número de sementes e diminuir o número de polinizadores. Em geral os polinizadores botam os ovos nas flores mais superficiais (KJELLBERG et al., 2005). Alternativamente, as galhas volumosas dos galhadores iniciais podem ocupar espaço das flores mais próximas ao lúmen do figo, dificultando o desenvolvimento das larvas de vespas polinizadoras.

Os galhadores da fase receptiva chegam ao mesmo tempo que os polinizadores e induzem galhas em flores dentro dos sicônios (COOK, 1997; ELIAS et al., 2012). Elas competem com os polinizadores por sítio de oviposição. Esses fatos devem explicar a observação do impacto negativo dessas espécies tanto no número de polinizadores e no número de sementes.

Os parasitoides e cleptoparasitas botam os ovos em galhas induzidas por outras vespas, e consomem diretamente a larva da outra vespa, ou matam elas por inanição (ELIAS et al., 2012). Observamos o que o número de parasitoides está negativamente relacionado com o número de polinizadores e de sementes. O efeito sobre o número de polinizadores deve se dar por um efeito direto devido ao consumo de larvas/alimento de polinizadores. A relação entre o número de sementes e o número de cleptoparasitas/parasitoides provavelmente deve ser indireto, visto que essas vespas são mais abundantes em figos nos quais seus hospedeiros galhadores (que afetam o número de sementes) são mais abundantes.

6.CONCLUSÃO

Esse estudo nos mostrou que existe uma baixa similaridade da fauna entre as comunidades de vespas associadas aos diferentes hospedeiros, ou seja, há uma alta especificidade entre as vespas e seus hospedeiros. As vespas não polinizadoras tiveram efeito sobre o mutualismo, porém, esse efeito pode variar entre as espécies de hospedeiros e a história de vida da vespa.

Os galhadores iniciais que afetaram positivamente o número de sementes, mas negativamente o número de polinizadores em *Ficus obtusifolia*, sugere que essas vespas podem afetar a capacidade de os polinizadores ocuparem as flores dos figos. Já as vespas galhadoras da fase receptiva tiveram impacto negativo na quantidade de sementes e de polinizadores em *Ficus pertusa*, o que pode evidenciar uma competição com polinizadores pela ocupação de flores. Em *F. pertusa* e *F. obtusiuscula*, os parasitoides/cleptoparasitas que tem efeitos negativos sobre a quantidade sementes e a quantidade de polinizadores, mostram que efeito sobre as vespas polinizadoras pode ocorrer pelo consumo direto das larvas dos polinizadores ou de seu alimento, enquanto o efeito sobre as sementes pode ser indireto, visto que sua abundância aumenta conforme a abundância de polinizadores aumenta.

7.REFERÊNCIAS

BERG, C. C. Classification and distribution of *Ficus*. **Experientia**, v. 45, n. 7, p. 605–611, 1989.

BERG, C. C.; VILLAVICENCIO, X. **Taxonomic studies on *Ficus* (Moraceae) in the West Indies, Extra-Amazonian Brazil, and Bolivia**. Bergen: Inst. for Biologi, 2004.

BOUČEK, Z. The genera of chalcidoid wasps from *Ficus* fruit in the New-World. **Journal of Natural History**, v. 27, n. 1, p. 173–217, 1993.

BOUCHER, D. H.; JAMES, S.; KEELER, K. H. The Ecology of Mutualism. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 13, n. 1, p. 315–347, 1982.

BRONSTEIN, J. L. Natural History of *Anidarnes bicolor* (Hymenoptera: Agaonidae), a Galler of the Florida Strangling Fig (*Ficus aurea*). **The Florida Entomologist**, v. 82, n. 3, p. 454, set. 1999.

CARDONA, W.; KATTAN, G.; DE ULLOA, P. C. Non-pollinating Fig Wasps Decrease Pollinator and Seed Production in *Ficus andicola* (Moraceae). **Biotropica**, v. 45, n. 2, p. 203–208, mar. 2013.

CARDONA, W.; KATTAN, G. H. Complex effects of nonpollinating wasps on the relationship between pollinating wasp and seed production in *Ficus andicola*. **Acta Oecologica**, v. 98, p. 45–49, 1 jul. 2019.

COLLI, G. R.; VIEIRA, C. R.; DIANESE, J. C. Biodiversity and conservation of the Cerrado: recent advances and old challenges. **Biodiversity and Conservation**, v. 29, n. 5, p. 1465–1475, abr. 2020.

CONCHOU, L. et al. The non-pollinating fig wasps associated with *Ficus guianensis*: Community structure and impact of the large species on the fig/pollinator mutualism. **Acta Oecologica**, v. 57, n. C, p. 28–37, maio 2014a.

CONCHOU, L. et al. Daily Rhythm of Mutualistic Pollinator Activity and Scent Emission in *Ficus septica*: Ecological Differentiation between Co-Occurring Pollinators and

Potential Consequences for Chemical Communication and Facilitation of Host Speciation. **PLoS ONE**, v. 9, n. 8, p. e103581, 8 ago. 2014b.

COOK, J. M.; RASPLUS, J.-Y. Mutualists with attitude: coevolving fig wasps and figs. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 18, n. 5, p. 241–248, maio 2003.

CRUAUD, A. et al. An Extreme Case of Plant–Insect Codiversification: Figs and Fig-Pollinating Wasps. **Systematic Biology**, v. 61, n. 6, p. 1029–1047, out. 2012.

DORMANN, C. F. et al. Indices, graphs and null models: Analyzing bipartite ecological networks. **Open Ecology Journal**, v. 2, n. 1, p. 7–24, set. 2009.

DORMANN, C. F.; GRUBER, B.; FRUEND, J. Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. **R news**, v. 8, n. 2, p. 8–11, 2008.

DORMANN, C. F.; STRAUSS, R. A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 5, n. 1, p. 90–98, jan. 2014.

ELIAS, L. G. et al. Diversification in the use of resources by Idarnes species: bypassing functional constraints in the fig-fig wasp interaction: RESOURCE USE BY NONPOLLINATING FIG WASPS. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 106, n. 1, p. 114–122, maio 2012.

ELIAS, L. G.; MENEZES JR, A. O.; PEREIRA, R. A. S. Colonization sequence of non-pollinating fig wasps associated with *Ficus citrifolia* in Brazil. **Symbiosis**, v. 45, n. 1–3, p. 107–111, 2008.

FARACHE, F. H. A. et al. Insights into the structure of plant-insect communities: Specialism and generalism in a regional set of non-pollinating fig wasp communities. **Acta Oecologica**, v. 90, p. 49–59, jul. 2018.

GALIL, J.; EISIKOWITCH, D. Flowering cycles and fruit types of *Ficus sycomorus* in Israel. **New Phytologist**, v. 67, n. 3, p. 745–758, 1968.

KERDELHUÉ, C.; ROSSI, J.-P.; RASPLUS, J.-Y. Comparative community ecology studies on Old World figs and fig wasps. **Ecology**, v. 81, n. 10, p. 2832–2849, out. 2000.

KJELLBERG, F.; JOUSSELIN, E.; HOSSAERT-MCKEY, M. Biology, Ecology, and Evolution of Fig-pollinating Wasps (Chalcidoidea, Agaonidae). p. 34, [s.d.].

KLINK, C. A.; MACHADO, R. A conservação do Cerrado brasileiro. **Megadiversidade**, v. 1, n. 1, p. 147–155, 2005.

LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. **Numerical Ecology**. 2nd. ed. Amsterdam: Elsevier, 1998.

MACHADO, A. F. P. et al. Atlantic forests to the all-Americas: Biogeographical history and divergence times of Neotropical *Ficus* (Moraceae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 122, p. 46–58, maio 2018.

NOYES, J. S. Collecting and preserving chalcid wasps (Hymenoptera, Chalcidoidea). **Journal of Natural History**, v. 16, n. 3, p. 315–334, 1982.

OKSANEN, J. et al. **vegan: Community Ecology Package**. R package: version 2.5-6, 2019.

PALMIERI, L.; PEREIRA, R. A. S. The role of non-fig-wasp insects on fig tree biology, with a proposal of the F phase (Fallen figs). **Acta Oecologica**, v. 90, p. 132–139, jul. 2018.

PATEFIELD, W. M. Algorithm AS 159: An efficient method of generating random $r \times c$ tables with given row and column totals. **Journal of the Royal Statistical Society. Series C (Applied Statistics)**, v. 30, n. 1, p. 91–97, jan. 1981.

PROFFIT, M.; JOHNSON, S. D. Specificity of the signal emitted by figs to attract their pollinating wasps: Comparison of volatile organic compounds emitted by receptive syconia of *Ficus sur* and *F. sycomorus* in Southern Africa. **South African Journal of Botany**, v. 75, n. 4, p. 771–777, out. 2009.

R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. Vienna, Austria: [s.n.].

RASPLUS, J.-Y.; SOLDATI, L. Familia Agaonidae. In: FERNÁNDEZ, F.; SHARKEY, M. J. (Eds.). **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical**. Bogotá: Sociedad Colombiana de Entomología & Universidad Nacional de Colombia, 2005. p. 683–698.

SEGAR, S. T. et al. Detecting the elusive cost of parasites on fig seed production. **Acta Oecologica**, v. 90, p. 69–74, jul. 2018.

SHANAHAN, M. et al. Fig-eating by vertebrate frugivores: a global review. **Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 76, p. 529–72, 2001.

VAN NOORT, S. A simple yet effective method for drying alcohol-preserved specimens. **Chalcid Forum**, v. 18, p. 3–4, nov. 1995.

VÁZQUEZ, D. P. et al. Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. **Oikos**, v. 116, n. 7, p. 1120–1127, jul. 2007.

VENABLES, W. N.; RIPLEY, B. D. **Modern applied statistics with S**. 4. ed. New York: Springer, 2002.

WANG, L. et al. Moderate parasitoidism on pollinators contributes to population oscillations and increases species diversity in the fig-fig wasp community. **Theoretical Ecology**, 21 jan. 2020.

WEIBLEN, G. D. How to be a fig wasp. **Annual Review of Entomology**, v. 47, p. 299–330, 2002.

WWF. **Living planet report - 2018: Aiming Higher**. Gland, Switzerland: WWF, 2018.