

# Capacidade reprodutiva de fêmeas de *Apanteles galleriae* (Hymenoptera, Braconidae) em lagartas de *Galleria mellonella* e *Achroia grisella* (Lepidoptera, Pyralidae) criadas com dietas diferentes

Giuliano Grici Zacarin<sup>1</sup>; Nivar Gobbi<sup>2</sup> & José Chaud-Netto<sup>1</sup>

1. Depto de Biologia, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista (UNESP), Av. 24-A, 1515, 13506-900, Rio Claro, SP, Brasil. (gzacarin@yahoo.com.br)

2. Centro de Estudos Ambientais (CEA), UNESP, Av. 24-A, 1515, 13506-900, Rio Claro, SP, Brasil. (ngobbi@rc.unesp.br)

**ABSTRACT.** Reproductive capacity of *Apanteles galleriae* females (Hymenoptera, Braconidae) in *Galleria mellonella* and *Achroia grisella* larvae (Lepidoptera, Pyralidae) reared on different diets. The reproductive capacity of females of *Apanteles galleriae* (Wilkinson, 1932) was evaluated in fifth instar caterpillars of *Galleria mellonella* (Linnaeus, 1758) and *Achroia grisella* (Fabricius, 1754) fed on standard diet and diets enriched with protein. The reproductive capacity of parasitoid females on fifth instar caterpillars of *G. mellonella* and *A. grisella* with variable weight was also evaluated. The host weight interfered in the sex ratio of the obtained parasitoids. In heavier caterpillars, the investment in female descendants was greater than in males, and in lighter caterpillars the inverse occurred.

**KEYWORDS.** Biological control, wax moths, sex ratio.

## INTRODUÇÃO

As traças *Galleria mellonella* (Linnaeus, 1758) e *Achroia grisella* (Fabricius, 1754) são consideradas pragas de apiários comerciais em regiões de clima subtropical ou temperado, constituindo-se no segundo fator de prejuízo econômico, superado apenas pelos danos causados pela cria pútrida americana (BAMBARA & AMBROSE, 1981). O principal inimigo natural de *G. mellonella* e *A. grisella* é o parasitóide *Apanteles galleriae* Wilkinson, 1932, cuja ocorrência foi registrada, no Brasil, por DE SANTIS (1964). Este parasitóide tem grande potencial para ser utilizado como agente biológico no controle das lagartas das traças-da-cera. A fêmea oviposita em uma lagarta hospedeira e após a eclosão, a larva se alimenta de seus tecidos até atingir o estágio de pré-pupa, quando emerge do corpo da lagarta causando a sua morte. Pelo fato de um certo número de parasitóides solitários depositarem ovos haplóides (machos) em hospedeiros menores e ovos que irão originar fêmeas (diplóides) em hospedeiros maiores, as razões sexuais diferem de acordo com a espécie de hospedeiro considerada. O controle da alocação sexual pelas vespas “mães”, em última instância, nada mais é do que uma resposta aos diferentes tamanhos de hospedeiros (KING, 1987).

Em condições de laboratório, o que se tem observado nos himenópteros parasitóides é uma tendência no crescimento do número de fêmeas ou, algumas vezes, o aumento na quantidade de machos. Este desvio, resultante de fatores genéticos e/ou ambientais, é denominado razão sexual facultativa (CHARNOV, 1982). Assim, potencialmente, as proporções sexuais das espécies poderiam ser alteradas, de preferência em favor das fêmeas, para propiciar controles mais efetivos.

CLAUSEN (1939) foi o primeiro a estudar o efeito do tamanho do hospedeiro sobre a razão sexual dos

parasitóides. CHARNOV (1982) verificou que *Lariophagos distinguendus* (Foerster, 1840) (Hym., Pteromalidae) e *Heterospilus prosopoidis* (Holiday, 1836) (Hym., Braconidae), duas vespas parasitóides solitárias, atacam hospedeiros de diferentes tamanhos em ambientes diversos, sendo potencialmente capazes de alterar a proporção sexual da prole de acordo com esse fator. O sistema haplodiplóide das espécies provê a mãe com mecanismos fisiológicos para esse controle, sendo observada uma proporção sexual com tendência para um maior número de machos quando a postura é realizada em hospedeiros pequenos, e uma proporção “desviada” para fêmeas em hospedeiros grandes. Os mesmos autores verificaram que o valor adaptativo dos filhos e filhas da geração F<sub>1</sub> também muda em função do tamanho do hospedeiro, pois de hospedeiros grandes emergem parasitóides grandes. Observaram, ainda, que hospedeiros de mesmo tamanho produzem machos menores que as fêmeas. Isto, presumivelmente, reflete o fato de que os machos têm um período de desenvolvimento mais curto até atingirem o estado adulto, independentemente do tamanho do hospedeiro.

GARCIA (1991) destacou a importância dos simbiontes intracelulares no suprimento de todas as vitaminas do grupo B, para o crescimento e desenvolvimento das lagartas de um grande número de espécies. A combinação de niacinamida com vitamina B<sub>2</sub> estabelece precocidade máxima ao desenvolvimento larval de *G. mellonella*.

Para DAVIES (1974, 1975, 1977), os parasitóides adultos raramente se alimentam de matéria sólida, preferindo fontes de alimento líquido, seja ele de origem animal ou vegetal, que freqüentemente são importantes na determinação da longevidade e fecundidade de uma vespa. A maioria das vespas precisa ingerir água e nutrientes regularmente para a obtenção de energia. IBRAIM

(1980) constatou que os parasitóides do gênero *Apanteles* podem viver sem água ou alimento por 1,47 dias (machos) e 2,10 dias (fêmeas) e se receberem uma solução de mel + pólen, a longevidade alcança 24,47 dias para os machos e 28,37 dias para as fêmeas. A quantidade e qualidade da dieta fornecida ao hospedeiro têm um impacto no seu estágio imaturo e em algumas atividades fisiológicas, podendo afetar o tempo de desenvolvimento, o tamanho do adulto, longevidade, fecundidade e razão sexual na progênie do parasitóide (UÇKAN & ERGIN, 2002).

O objetivo é avaliar a capacidade reprodutiva de fêmeas de *A. galleriae* em lagartas de *G. mellonella* e *A. grisella* de 5<sup>o</sup> instar alimentadas com dieta padrão e dietas enriquecidas com proteína, como também lagartas de ambas espécies com pesos aleatórios.

## MATERIAL E MÉTODOS

Lagartas hospedeiras e parasitóides foram criados a  $27\pm 2^{\circ}\text{C}$  e  $65\pm 5\%$  U.R., em sala climatizada sem luminosidade, em condições semelhantes às observadas em uma colméia normal de *Apis mellifera* L., 1758. *Galleria mellonella* e *A. grisella* foram criadas em recipientes de alumínio (16,5 cm diâmetro) e alimentadas com favo de abelhas e dieta padrão que continha mel (236g), glicerina (208g), água (20g), fubá (192g), farinha de soja (80g), leite em pó desnatado (48g), levedura de cerveja (96g) e favo picado (100g) (Milton de Sousa Guerra, com. pess.).

O parasitóide *A. galleriae* foi criado em frascos de 15 ml com uma dieta líquida de água, mel e pólen na proporção de 1:1:1. Os ovos das mariposas foram depositados em tiras de papel com dobras paralelas, introduzidas no recipiente de alumínio. Três vezes por semana esses papéis eram retirados dos recipientes, desdobrados e os aglomerados de ovos coletados foram colocados em um pequeno recipiente plástico (9x9 cm) com tampa, juntamente com um pedaço de favo (4x4 cm) recoberto com aproximadamente 50g de dieta artificial (padrão ou diferenciada). Após o registro da data, o recipiente era transferido para uma estufa mantida a  $30\pm 2^{\circ}\text{C}$  e  $55\pm 5\%$  U.R. de umidade relativa. Aproximadamente 20 dias após ser notada a presença de lagartas consumindo a dieta, o conteúdo de cada caixa plástica era depositado em recipiente de alumínio e levado para a sala climatizada. Um estereomicroscópio provido de ocular com régua milimétrica foi utilizado para selecionar as lagartas de 5<sup>o</sup> instar (instar preferencial à postura). Todos os experimentos foram realizados no Laboratório de Controle Biológico, UNESP, Campus de Rio Claro, SP.

Avaliou-se a capacidade reprodutiva de fêmeas de *A. galleriae* que parasitaram lagartas de *G. mellonella* e *A. grisella*. Utilizou-se 750 lagartas de *G. mellonella* e 600 de *A. grisella*. Foram colocadas 10 lagartas de 5<sup>o</sup> instar de *G. mellonella* ou *A. grisella* em placa de Petri contendo uma fêmea fecundada do parasitóide. Após 60 minutos, a fêmea era retirada e as lagartas transferidas para placa de Petri com dieta padrão. As placas foram introduzidas em estufa mantida a  $30\pm 2^{\circ}\text{C}$  e  $55\pm 5\%$  U.R. onde permaneceram até a emergência dos parasitóides ( $\pm 20$  dias). Registrou-se o número de lagartas dos dois hospedeiros que efetivamente foram parasitados, o

número de descendentes de *A. galleriae* provenientes de cada lagarta e a razão sexual. Os dados referentes à razão sexual dos parasitóides obtidos nos dois hospedeiros foram comparados usando-se teste de Qui-quadrado (ZAR, 1999).

Comparou-se a capacidade reprodutiva de fêmeas mantidas com dieta normal (mel diluído) e dieta enriquecida com proteína (mel diluído e pólen) em lagartas de *G. mellonella* alimentadas com dieta padrão. A dieta contendo mel diluído e pólen foi oferecida aos parasitóides visando, posteriormente, avaliar a longevidade de machos e fêmeas e a capacidade reprodutiva (número de parasitóides e razão sexual na descendência).

Foram colocadas 10 lagartas de *G. mellonella* em placa de Petri contendo uma fêmea fecundada do parasitóide. Após uma hora (tempo suficiente para que ocorresse o parasitismo das lagartas), a fêmea foi retirada e a placa contendo as lagartas colocada em estufa à temperatura de  $30\pm 2^{\circ}\text{C}$  e  $55\pm 5\%$  U.R. com dieta padrão. Foram realizados 50 ensaios experimentais. Após a emergência dos descendentes de cada fêmea do parasitóide, estes foram contados, determinando-se a razão sexual. Outros 50 testes foram feitos com fêmeas alimentadas apenas com mel diluído, sendo realizada uma comparação entre as razões sexuais obtidas nos dois experimentos.

Na comparação dos dados referentes à longevidade de machos e fêmeas e número total de descendentes obtidos nas duas condições experimentais (dieta à base de mel diluído e mel diluído com pólen) foi realizada uma análise de variância (Two-Way Anova): Longevidade = constante + tratamento + sexo + tratamento x sexo + resíduo (ZAR, 1999). A normalidade da distribuição dos resíduos deste modelo foi analisada segundo os valores de assimetria e curtose (SOKAL & ROHLF, 1985).

Foi registrada a capacidade reprodutiva das fêmeas do parasitóide provenientes dos dois tipos de lagartas (alimentadas com dieta padrão e dieta enriquecida com composto protéico e vitamínico), avaliando-se a razão sexual na descendência para verificar se são produzidas mais fêmeas nas lagartas que receberam melhor nutrição e que, teoricamente, deveriam apresentar maior peso corporal. Para testar essa hipótese, foram avaliados o peso corporal e a dimensão da cápsula cefálica das lagartas de *G. mellonella* (n = 50) dos dois grupos experimentais.

Foram colocadas 10 lagartas de cada grupo em placa de Petri contendo uma fêmea fecundada do parasitóide. Após uma hora, a fêmea foi retirada e a placa contendo as lagartas foi introduzida em uma estufa a  $30\pm 2^{\circ}\text{C}$  e  $55\pm 5\%$  U.R., mantendo-se as respectivas dietas. Foram realizados 50 ensaios experimentais.

Os dados referentes à razão sexual dos parasitóides obtidos nas duas condições experimentais (lagartas alimentadas com dieta normal e dieta enriquecida com complexo protéico e vitamínico) foram comparados usando-se teste de Qui-quadrado (ZAR, 1999). Para a comparação dos dados referentes ao peso corporal e tamanho da cápsula cefálica das lagartas de *G. mellonella* dos dois grupos experimentais, foi adotada a análise de correlação de Pearson (SOKAL & ROHLF, 1985).

Por último, 10 lagartas de *G. mellonella* foram

introduzidas em placa de Petri com uma fêmea fecundada do parasitóide. Foram utilizados dois lotes de lagartas de 5º instar: um contendo lagartas cujo peso corporal variou de 1,8 a 2,4 mg e outro de 2,5 a 3,1 mg. Após uma hora, a fêmea do parasitóide foi retirada e cada uma das placas foi mantida em estufa a  $30\pm 22^{\circ}\text{C}$  e  $55\pm 5\%$  U.R. Foram realizados 50 ensaios experimentais usando hospedeiros do primeiro lote e 50 do segundo. Após a emergência, os parasitóides descendentes de cada fêmea foram contados, determinando-se a razão sexual. O estudo foi repetido sob as mesmas condições experimentais, utilizando-se lagartas de *A. grisella* de 5º instar com variação de peso corporal idêntica à das lagartas da pesquisa anterior.

Como grupo controle, foram utilizadas lagartas de *G. mellonella* e *A. grisella* de 5º instar, sem peso determinado. Nestes testes adotou-se o mesmo procedimento experimental, tanto para as lagartas hospedeiras como para as fêmeas de *A. galleriae*. Foram realizados 50 testes usando lagartas de cada espécie.

Os dados referentes à razão sexual dos parasitóides obtidos sob as duas condições experimentais (lagartas de 1,8 a 2,4 mg e de 2,5 a 3,1 mg) e no grupo-controle foram comparados usando teste de Qui-quadrado (ZAR, 1999) e teste de diferença de proporções (SPIEGEL, 1975).

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

Das 750 lagartas de *G. mellonella* oferecidas às fêmeas de *A. galleriae*, 697 foram efetivamente parasitadas, ou seja, a eficiência de parasitismo do endoparasitóide foi de 92,9%. Por outro lado, 583 das 600 lagartas de *A. grisella* receberam posturas, o que representa 97,1% de parasitismo. As demais lagartas não foram parasitadas ou morreram antes de atingirem a fase de pupa.

A porcentagem de machos foi maior em relação à de fêmeas, tanto entre os parasitóides provenientes de lagartas de *G. mellonella* (67,7%), como entre os originados de lagartas de *A. grisella* (62,9%). Em princípio, os dados referentes aos parasitóides provenientes de cada hospedeiro sugeriram uma razão sexual de aproximadamente 2 machos: 1 fêmea. Um teste de Qui-quadrado aplicado ao número de machos e fêmeas de *A. galleriae* obtido de lagartas de *G. mellonella* forneceu um valor não-significativo ( $\chi^2 = 0,34$ ;  $P \leq 0,01$ ; g.l = 1), indicando que a hipótese de uma razão sexual de 2 machos: 1 fêmea pode ser aceita. Um segundo teste de  $\chi^2$ , aplicado aos dados referentes ao número de parasitóides machos e fêmeas, originados de lagartas de *A. grisella*, forneceu um valor de  $\chi^2$  não-significativo ( $\chi^2 = 3,61$ ;  $P < 0,01$ ; g.l = 1), indicando que também neste caso a hipótese de uma razão sexual de 2 machos: 1 fêmea pode ser aceita.

As frequências de fêmeas registradas para as duas espécies de hospedeiro foram comparadas usando-se um teste de diferença de proporções (SPIEGEL, 1975). O resultado obtido na análise foi não-significativo ( $Z = 0,026$ ;  $P < 0,01$ ), indicando que as proporções de fêmeas originadas de lagartas de *G. mellonella* e *A. grisella* não diferem entre si. Este resultado indica que o investimento realizado pelas fêmeas de *A. galleriae* na produção de descendentes fêmeas foi aproximadamente igual nas duas

espécies de hospedeiro.

Sessenta lagartas de *G. mellonella* (12%) que receberam dieta padrão, oferecidas às fêmeas de *A. galleriae* alimentadas apenas com uma solução de mel diluído (submetidas, portanto, a condições de nutrição e de hospedeiro menos favoráveis), não foram parasitadas. Das 440 lagartas restantes (88%), foram obtidos 200 machos e 37 fêmeas do parasitóide. Um teste de Qui-quadrado aplicado a estes dados indicou afastamento significativo da razão sexual esperada (2 machos:1 fêmea) ( $\chi^2 = 33,5$ ;  $P < 0,01$ ; g.l=1). A razão sexual observada foi de aproximadamente 4 machos para 1 fêmea ( $\chi^2 = 1,14$ ;  $P < 0,01$ ; g.l=1). A longevidade registrada para machos e fêmeas parasitóides obtidos nessas condições experimentais foi baixa. A longevidade máxima obtida para os machos foi de 27 dias e a mínima de 12 dias; a longevidade máxima registrada para as fêmeas foi de 30 dias e a mínima de 16 dias (figs. 1, 2).

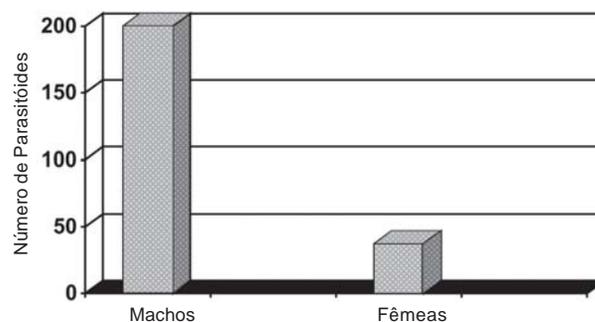


Fig. 1. Proporção sexual dos parasitóides emergidos de lagartas de *Galleria mellonella* que receberam dieta normal, parasitadas por fêmeas de *Apanteles galleriae* com uma solução de mel diluído.

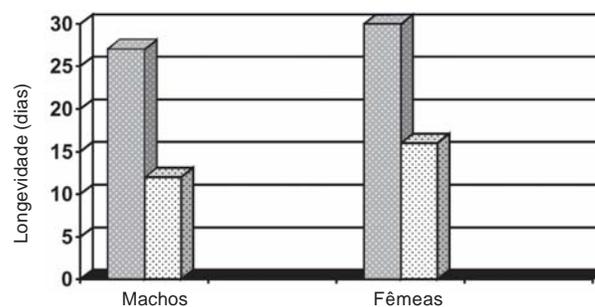


Fig. 2. Longevidade máxima e mínima obtidas para machos e fêmeas de *Apanteles galleriae* descendentes de fêmeas alimentadas apenas com uma solução de mel diluído oriundos de lagartas de *Galleria mellonella* que receberam dieta normal.

Numa condição mais favorável, quando todas as lagartas de *G. mellonella* foram parasitadas por fêmeas de *A. galleriae* alimentadas com mel diluído e pólen, foram obtidos 256 parasitóides machos e 124 fêmeas na descendência. A aplicação do teste de Qui-quadrado indicou afastamento não-significativo da razão sexual

esperada (2 machos :1 fêmea) ( $\chi^2 = 0,08$ ;  $P < 0,01$ ;  $g.l=1$ ). Nota-se que houve aumento no número de parasitóides fêmeas na descendência, quando as mães foram alimentadas com mel diluído e pólen. Nesse experimento, a longevidade máxima obtida para os machos foi de 29 dias e a mínima de 20 dias e para as fêmeas de 34 e 26 dias, respectivamente (figs. 3, 4).

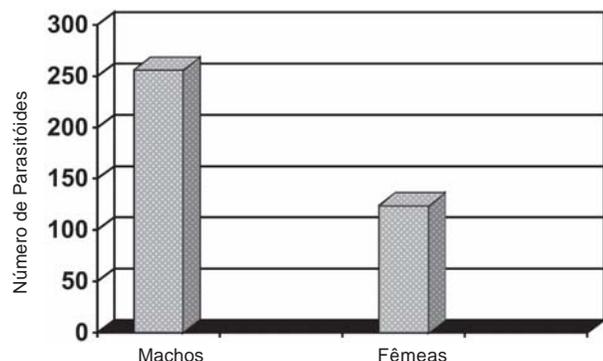


Fig. 3. Proporção sexual dos parasitóides emergidos de lagartas de *Galleria mellonella* que receberam dieta normal, parasitadas por fêmeas de *Apanteles galleriae* com uma solução de mel diluído+pólen.

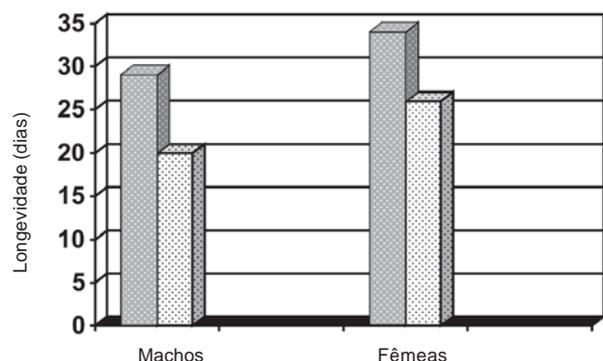


Fig. 4. Longevidade máxima e mínima obtidas para machos e fêmeas de *Apanteles galleriae* descendentes de fêmeas alimentadas com uma solução de mel diluído+pólen, oriundos de lagartas de *Galleria mellonella* que receberam dieta normal.

Ao alimentar os parasitóides com mel e pólen e as lagartas com dieta enriquecida com complexo protéico e vitamínico, simulando uma condição ideal tanto no que se refere à nutrição das fêmeas do parasitóide como para o desenvolvimento e sobrevivência dos parasitóides no interior do hospedeiro, foram obtidos 253 machos e 217 fêmeas. A aplicação do teste de Qui-quadrado indicou afastamento significativo da razão sexual esperada (2 machos :1 fêmea) ( $\chi^2 = 34,8$ ;  $P < 0,01$ ;  $g.l=1$ ). A razão sexual obtida na descendência foi de 1 macho:1 fêmea ( $\chi^2 = 2,74$ ;  $P < 0,01$ ;  $g.l=1$ ), havendo aumento significativo no número de descendentes fêmeas quando as mães e as lagartas hospedeiras foram melhor alimentadas. Nesse experimento, a longevidade máxima registrada para os machos foi de 32 dias e a mínima de 23 dias e para as

fêmeas foi de 35 e 28 dias respectivamente. Conclui-se que a alocação sexual em *A. galleriae* e a longevidade de machos e fêmeas desse parasitóide são influenciadas pelas condições nutricionais das fêmeas que geram os parasitóides e também das lagartas hospedeiras (figs. 5, 6).

Ainda não se sabe por que as fêmeas de *A. galleriae* alimentadas apenas com mel diluído tendem a

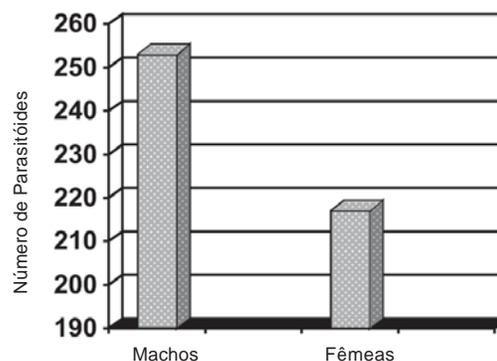


Fig. 5. Proporção sexual dos parasitóides emergidos de lagartas de *Galleria mellonella* que receberam dieta enriquecida com complexo protéico e vitamínico, parasitadas por fêmeas de *Apanteles galleriae* com uma solução de mel diluído+pólen.

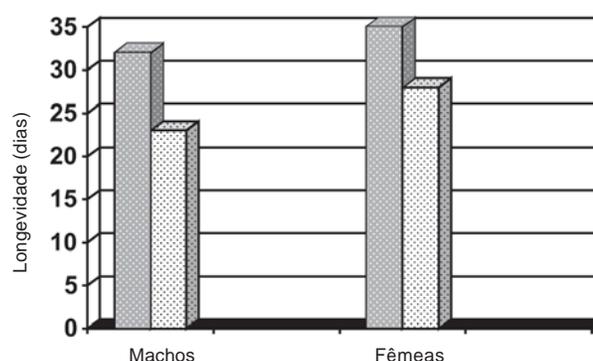


Fig. 6. Longevidade máxima e mínima obtidas para machos e fêmeas de *Apanteles galleriae* descendentes de fêmeas alimentadas com uma solução de mel diluído+pólen, oriundos de lagartas de *Galleria mellonella* que receberam dieta enriquecida com complexo protéico e vitamínico.

produzir maior número de machos. Uma hipótese a ser levantada é a de que, com alimentação menos rica em nutrientes, o desenvolvimento ovariano das fêmeas do parasitóide seria apenas parcial, tal como foi observado por AVANCINI & LINHARES (1988) e PARALUPPI & LINHARES (1995) em *Chrysomya megacephala* (Fabricius, 1854) (Dip., Calliphoridae). Outra hipótese é que a produção de machos exigiria um investimento de energia bem menor em relação à produção de fêmeas, ocasionando, sob determinadas condições, um aumento acentuado no número de machos produzidos. Essa tendência de aumento no número de machos na descendência em determinadas condições também poderia estar relacionada a alguma aptidão que favoreça essa proporção sexual, tal como foi relatado por SEMENZA (1953)

e BENNER & OSTERMEYER (1980) em *Megaselia scalaris* (Loew, 1866) (Dip., Phoridae). Estes autores notaram um aumento da produção de machos à medida que as condições nutricionais do parasitóide e/ou as condições de desenvolvimento e sobrevivência no interior do hospedeiro tornam-se desfavoráveis.

Foi realizada uma análise de variância para testar a existência de diferenças na longevidade de machos e fêmeas descendentes de fêmeas de *A. galleriae* submetidas aos dois tratamentos (mel diluído e mel + pólen). Esta análise indicou que houve diferença de longevidade tanto em relação aos tratamentos quanto ao sexo dos parasitóides obtidos. A interação entre tratamento e sexo não foi significativa. Assim, os fatores tratamento e sexo influenciaram a longevidade de forma independente.

Também foi realizada uma análise dos resíduos do modelo, que apresentaram assimetria e curtose com valores diferentes de zero ( $G_1 = -0,829$ ;  $G_2 = 0,586$ ). Desta forma, os resíduos não apresentaram uma distribuição perfeitamente normal. A análise realizada é confiável e os valores de F são suficientemente elevados para suportar estes desvios.

Os valores de longevidade registrados para os parasitóides descendentes de fêmeas de *A. galleriae* que receberam as duas dietas são muito próximos dos obtidos por IBRAIM (1980) que, trabalhando com o parasitóide *Apanteles* sp., observou que a longevidade dos parasitóides alimentados apenas com mel diluído variou de 10 a 28 dias para os machos e de 15 a 30 dias para as fêmeas. A longevidade dos parasitóides alimentados com mel diluído + pólen variou de 18 a 30 dias para os machos e de 18 a 34 dias para as fêmeas.

Embora as vespas parasitóides não consumam diretamente o pólen das flores, LEIUS (1963) mostrou que o pólen ministrado com mel e água pode aumentar o tempo de vida e a fecundidade do ichneumonídeo *Scambus buolinae* (Hartig, 1838). Na presente pesquisa foram registrados resultados semelhantes para os descendentes de fêmeas de *A. galleriae* alimentadas com mel diluído e pólen.

As lagartas de *G. mellonella* apresentam uma largura variável na cápsula cefálica. Isto pôde ser confirmado no presente experimento, utilizando-se uma análise de correlação de Pearson entre o tamanho do corpo das lagartas no 5º instar e a largura da cápsula cefálica. Esta análise forneceu valores de R bastante baixos, tanto em lagartas que receberam dieta enriquecida com complexo protéico e vitamínico ( $R = 0,264$ ), quanto em lagartas criadas com dieta normal ( $R = 0,131$ ). Portanto, não é possível fazer qualquer inferência sobre o peso corporal futuro da lagarta considerando apenas a dimensão de sua cápsula cefálica no 5º instar (figs. 7, 8).

Oitenta lagartas de *G. mellonella* (16%) com peso entre 2,5 e 3,1 mg não foram parasitadas por fêmeas de *A. galleriae*. Das 420 lagartas restantes, foram obtidas 142 fêmeas e 95 machos parasitóides. O teste de Qui-quadrado indicou um afastamento significativo da razão sexual esperada (2 machos: 1 fêmea) ( $\chi^2 = 75,3$ ;  $P < 0,01$ ;  $g.l=1$ ). O valor de  $\chi^2$  altamente significativo indicou que a boa qualidade do hospedeiro afetou a razão sexual do parasitóide, sendo obtido número de fêmeas significativamente maior em relação ao número de machos.

Cinquenta lagartas de *G. mellonella* com peso entre 1,8 e 2,4 mg não foram parasitadas. Das 450 lagartas restantes, foram obtidas 38 fêmeas e 215 machos parasitóides. O teste de Qui-quadrado indicou um afastamento significativo da razão sexual esperada (2 machos: 1 fêmea) ( $\chi^2 = 38,2$ ;  $P < 0,01$ ;  $g.l=1$ ). Neste caso, a frequência observada foi de aproximadamente 5 machos: 1 fêmea ( $\chi^2 = 0,49$ ;  $P < 0,01$ ;  $g.l=1$ ), indicando que a baixa qualidade do hospedeiro provocou um desvio na razão sexual do parasitóide *A. galleriae*, fazendo com que as fêmeas do parasitóide investissem muito mais na produção de machos do que de fêmeas.

Um outro modo de verificar se a razão sexual foi afetada pelo peso do hospedeiro é comparar as proporções de machos e de fêmeas obtidos para as lagartas com maior peso e lagartas com menor peso. O teste de proporções aplicado às frequências de machos obtidos nos dois grupos forneceu um valor de Z significativo ( $Z = 10,2$ ;  $P < 0,01$ ). Para as fêmeas, o valor obtido também foi significativo ( $Z = 10,4$ ;  $P < 0,01$ ). Esses resultados indicam que o peso das lagartas hospedeiras afetou a proporção de machos e fêmeas de *A. galleriae*. Nas lagartas de *G. mellonella* de menor peso, as fêmeas de *A. galleriae* produziram 85% de machos e apenas 15% de fêmeas, enquanto que nas lagartas de maior peso, elas deram origem a 40% de machos e 60% de fêmeas. Os resultados dessa análise confirmam os dados obtidos a

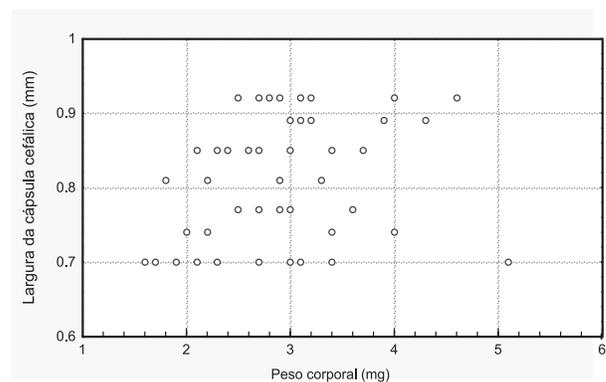


Fig. 7. Correlação entre o peso corporal e largura da cápsula cefálica de lagartas de *Galleria mellonella* alimentadas com dieta diferenciada enriquecida com complexo protéico e vitamínico.

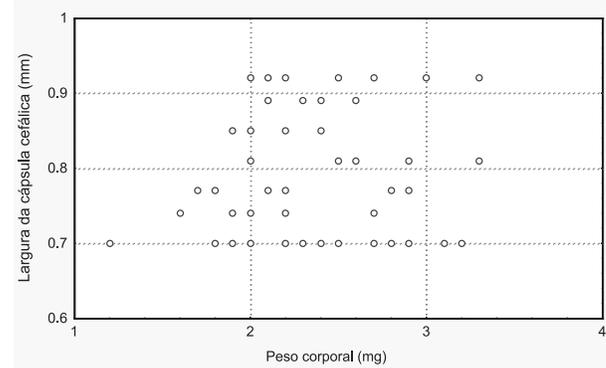


Fig. 8. Correlação entre o peso corporal e largura da cápsula cefálica de lagartas de *Galleria mellonella* alimentadas com dieta normal.

partir das análises de Qui-quadrado.

No grupo utilizado como controle para o experimento anterior, foram usadas lagartas de *G. mellonella* de 5º instar de peso corporal não determinado (aleatório), oferecidas a fêmeas de *A. galleriae*. As demais condições experimentais utilizadas nos testes de parasitismo foram mantidas. De 500 lagartas de *G. mellonella* oferecidas às fêmeas do parasitóide, 422 foram parasitadas. Destas, emergiram 288 machos e 134 fêmeas de *A. galleriae*. O teste de Qui-quadrado forneceu um valor não significativo para a razão sexual esperada (2 machos: 1 fêmea) ( $\chi^2 = 0,47$ ;  $P < 0,01$ ;  $g.l=1$ ), indicando que nas lagartas de *G. mellonella* de 5º instar, do grupo controle, o número de machos produzidos pelas fêmeas do parasitóide foi aproximadamente duas vezes maior que o número de fêmeas.

Das 500 lagartas de *A. grisella* com peso entre 1,8 e 2,4 mg que foram parasitadas, emergiram 260 machos e 80 fêmeas. O teste de Qui-quadrado indicou um afastamento significativo da razão sexual esperada (2 machos: 1 fêmea) ( $\chi^2 = 14,7$ ;  $P < 0,01$ ;  $g.l=1$ ). Neste caso, a frequência observada foi de 3 machos: 1 fêmea ( $\chi^2 = 0,38$ ;  $P < 0,01$ ;  $g.l=1$ ). Esse resultado indica que em lagartas de menor peso o investimento em descendentes machos foi maior do que em fêmeas.

Do grupo de 500 lagartas de *A. grisella* com peso entre 2,5 e 3,1 mg que foram parasitadas, foram obtidos 107 machos e 203 fêmeas. O teste de Qui-quadrado indicou um afastamento significativo da razão sexual esperada (2 machos: 1 fêmea) ( $\chi^2 = 114,1$ ;  $P < 0,01$ ;  $g.l=1$ ). A frequência observada foi de aproximadamente 2 fêmeas: 1 macho ( $\chi^2 = 0,19$ ;  $P < 0,01$ ;  $g.l=1$ ), indicando que em lagartas de maior peso o investimento em descendentes fêmeas foi duas vezes maior do que em machos.

Para verificar se a razão sexual foi influenciada pelo peso do hospedeiro, aplicou-se um teste de proporções comparando-se as frequências de machos e de fêmeas de *A. galleriae* obtidos em lagartas de *A. grisella* de maior peso corporal e lagartas de menor peso. Nas duas análises obteve-se um valor de Z significativo tanto para as frequências de machos ( $Z = 11,0$ ;  $P < 0,01$ ), como para as frequências de fêmeas ( $Z = 15,5$ ;  $P < 0,01$ ), indicando que o peso do hospedeiro interferiu na razão sexual do parasitóide. Nas lagartas de menor peso as fêmeas de *A. galleriae* produziram 76,5% de machos e apenas 23,5% de fêmeas, enquanto que nas lagartas de maior peso as fêmeas do parasitóide produziram 34,5% de machos e 65,5% de fêmeas. Os resultados dessa análise reforçam os dados das análises de Qui-quadrado.

No grupo-controle foram utilizadas lagartas de *A. grisella* de 5º instar de peso corporal não determinado (aleatório), oferecidas a fêmeas de *A. galleriae*. As demais condições experimentais utilizadas nos testes de parasitismo foram mantidas. De 500 lagartas de *A. grisella* oferecidas às fêmeas do parasitóide, 484 foram parasitadas. Destas, emergiram 304 machos e 180 fêmeas de *A. galleriae*. O teste de Qui-quadrado forneceu valor não-significativo para a razão sexual esperada (2 machos: 1 fêmea) ( $\chi^2 = 3,2$ ;  $P < 0,01$ ;  $g.l=1$ ), indicando que nas lagartas de 5º instar com peso variável o número de machos foi aproximadamente duas vezes maior que o número de fêmeas.

Foram registradas as razões sexuais dos descendentes de *A. galleriae* emergidos das duas espécies de hospedeiros, com peso conhecido e com peso não-determinado (grupo-controle) (figs. 9-12).

O efeito do tamanho do hospedeiro no sexo do parasitóide que dele emerge é um dos mais importantes fatores na reprodução dos Hymenoptera (HARDY & COOK, 1995). As fêmeas dos himenópteros parasitóides geralmente colocam ovos que vão originar fêmeas em hospedeiros grandes e ovos que darão machos em hospedeiros pequenos. Neste caso, o desenvolvimento dentro ou sobre o hospedeiro confere um sucesso reprodutivo maior para as fêmeas do que para os machos (FLANDERS, 1939; JONES, 1982; KING, 1987; TILLMAN & CATTE, 1993; MAYHEW & GODFRAY, 1997). Os ovos que originam fêmeas são colocados em hospedeiros grandes porque essas requerem maior energia para o seu desenvolvimento do que os machos; logo, se esses ovos fossem colocados em um hospedeiro pequeno, os nutrientes disponíveis seriam insuficientes para que a larva fêmea pudesse completar seu desenvolvimento (KING, 1987; TILLMAN & CATTE, 1993).

Muitos modelos evolutivos assumem que as decisões de oviposição pelos insetos parasitóides estabelecem uma relação positiva entre o tamanho do

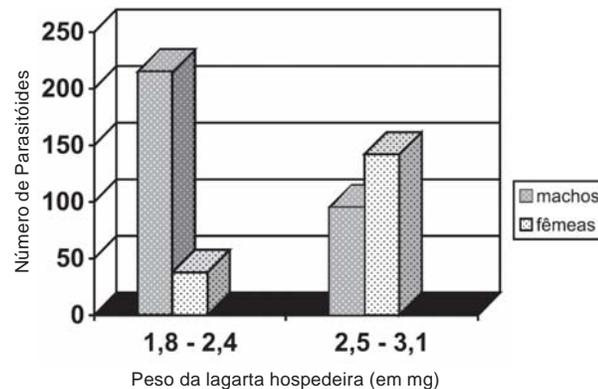


Fig. 9. Proporção sexual dos descendentes de *Apanteles galleriae* criados em lagartas de *Galleria mellonella* com peso corporal entre 1,8 e 2,4 mg e lagartas com peso entre 2,5 e 3,1 mg.

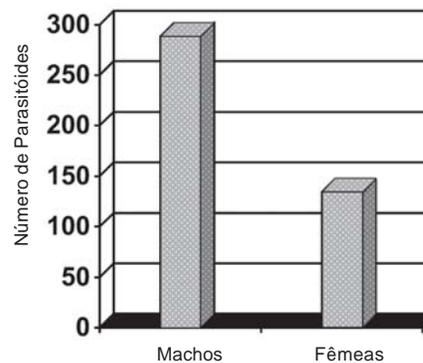


Fig. 10. Proporção sexual dos descendentes de *Apanteles galleriae* criados em lagartas de *Galleria mellonella* de 5º instar de peso não conhecido (grupo controle).

hospedeiro e o valor adaptativo dos indivíduos que nele se desenvolvem. Em espécies solitárias, o tamanho do hospedeiro é um dos principais parâmetros que influenciam as dimensões corporais da progênie do parasitóide (GODFRAY, 1994; HARVEY *et al.*, 1994). Os parasitóides freqüentemente podem utilizar mais de uma espécie de hospedeiro e estas podem diferir em qualidade, no que se refere ao desenvolvimento corpóreo ou valor nutritivo. A qualidade do hospedeiro determina as dimensões corporais da progênie e, assim, o relacionamento entre o tamanho e o valor adaptativo favorece o comportamento de seleção do hospedeiro preferencial.

Segundo ELLERS *et al.* (1998), em *Asobara tabita* (Nees, 1840) (Braconidae), todos os componentes do “fitness” foram avaliados, assim como o seu sucesso reprodutivo, indicando que a aptidão aumenta significativamente com o tamanho do parasitóide. Conseqüentemente, espera-se que as fêmeas demonstrem preferência em ovipositar em hospedeiros de melhor qualidade, ou seja, de elevado valor nutritivo. Verificaram que as fêmeas maiores produzem mais óvulos em seus ovários e podem viver por mais tempo sem alimento. Observaram que o tamanho corporal das fêmeas está relacionado com a quantidade de reservas de gordura do

parasitóide exercendo, portanto, um papel fundamental em muitos processos metabólicos. Em insetos, essas reservas são uma fonte de energia utilizada durante a oogênese e na atividade de vôo.

VISSER (1994) realizou estudos com o parasitóide *Aphaereta minuta* (Nees, 1840) (Braconidae) e verificou que as fêmeas maiores produzem ovos grandes, têm expectativa de vida maior e uma capacidade de busca mais desenvolvida nos mesmos nichos nos quais se encontram as fêmeas pequenas, concluindo que o “fitness” aumenta progressivamente em função do crescimento corporal das fêmeas.

O desenvolvimento da fêmea parasitóide em um hospedeiro grande resulta em tamanho corporal maior em relação ao macho e, como conseqüência, há incremento no sucesso reprodutivo, bem como aprimoramento na habilidade em localizar e parasitar hospedeiros adequados. Um aumento no tamanho dos machos resulta em maior habilidade para que eles possam encontrar uma fêmea para se acasalar, aumentando também a produção de espermatozoides (KING, 1987; MURDOCH *et al.*, 1997). Porém, há vantagens de os machos serem pequenos, pois o tempo de desenvolvimento e a emergência são precoces (protandria), favorecendo-os a se acasalar com mais de uma fêmea, enquanto as fêmeas geralmente se acasalam uma vez (MATTHEWS, 1982). Na protandria os machos tornam-se sexualmente ativos mais depressa, não permitindo que as fêmeas se dispersem antes de serem fecundadas (GAUTHIER *et al.*, 1997; ODE *et al.*, 1998). Estes machos permanecem no local, aguardando a emergência das fêmeas com as quais se acasalarão. Por essa razão, como o desenvolvimento dos machos é mais rápido em hospedeiros pequenos, as fêmeas foram evolutivamente selecionadas a colocar ovos que originam machos em hospedeiros pequenos (QUICKE, 1997).

TILLMAN & CATTE (1993) observaram que o parasitismo de larvas de *Anthonomus signatus* (Say, 1894) (Col., Curculionidae) por *Bracon mellitor* (Say, 1836) (Braconidae) resultou no desenvolvimento de 2 fêmeas e 6 machos. Os autores concluíram que as fêmeas fecundadas deste parasitóide depositam ovos que originam tanto machos quanto fêmeas, em hospedeiros pequenos, quando não há outros hospedeiros alternativos. Isto pode ser importante para a sobrevivência da espécie na vegetação nativa porque, mesmo na presença de outros possíveis hospedeiros neste mesmo nicho, o parasitóide prefere realizar posturas em hospedeiros específicos independentemente do tamanho.

Número de encontros, tempo de manipulação, sucesso no ataque, tempo de desenvolvimento, tamanho e probabilidade de sobrevivência da prole são fatores que dependem do tamanho do hospedeiro para diversas espécies de parasitóides (CADEE & VAN ALPHEN, 1997).

Fêmeas maiores podem viver mais e, tendo vida longa, são capazes de produzir maior número de descendentes em um tempo menor, em relação às fêmeas de tamanho reduzido. O tamanho do hospedeiro no qual uma larva de *Bracon mellitor* se desenvolve poderia, indiretamente, afetar a fecundidade de uma fêmea adulta. Esta relação entre o tamanho da fêmea e a fecundidade foi observada em *Aphytis lignanensis* (Compere, 1955) e

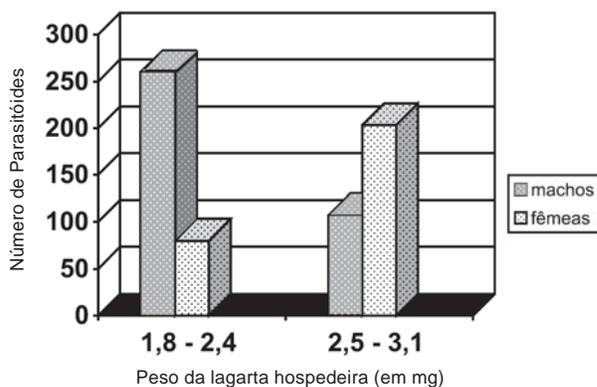


Fig. 11. Proporção sexual dos descendentes de *Apanteles galleriae* criados em lagartas de *Achroia grisella* com peso corporal entre 1,8 e 2,4 mg e lagartas com peso entre 2,5 e 3,1 mg.

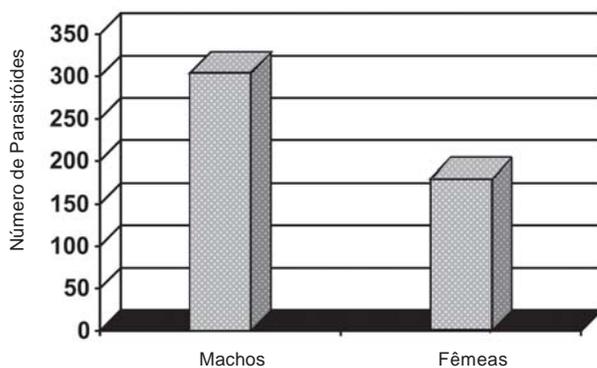


Fig. 12. Proporção sexual dos descendentes de *Apanteles galleriae* criados em lagartas de *Achroia grisella* de 5º instar de peso não conhecido (grupo controle).

*A. melinus* (De Bach, 1964) (Hym., Aphelinidae) (OPP & LUCK, 1986). Essa tendência de fêmeas de *Bracon mellitor* depositarem mais ovos que originam fêmeas, em hospedeiros grandes, e ovos que originam machos, em hospedeiros pequenos, indica que elas são capazes de regular o sexo de sua descendência em resposta ao tamanho da larva do hospedeiro (TILLMAN & CATTE, 1993).

UÇKAN & ERGIN (2002) estudaram a interação entre o parasitóide *A. galleriae* e as traças dos favos *G. mellonella* e *A. grisella* e verificaram que quando as lagartas hospedeiras foram alimentadas com favos impregnados de pólen (escuros) a razão sexual dos parasitóides obtidos foi de 1 macho: 1 fêmea. A longevidade dos parasitóides foi de 43,46 dias para as fêmeas e 40,86 dias para os machos. Quando as lagartas hospedeiras receberam favos novos (sem pólen), a razão sexual dos parasitóides foi de 6 machos: 1 fêmea e a longevidade destes foi menor (16,80 dias para as fêmeas e 14,52 para os machos).

ISLAN & COPLAND (1997), estudando a preferência de postura e a razão sexual na descendência do parasitóide solitário *Anagyrus pseudococci* (Girault, 1915) (Hym., Encyrtidae), concluíram que a fêmea tem preferência por hospedeiros de tamanho maior, pois há clara evidência de aumento na porcentagem de emergência de parasitóides nestes hospedeiros. Em *Anagyrus* a razão sexual é determinada pelo tamanho do hospedeiro, ocorrendo aumento progressivo na proporção de fêmeas em hospedeiros maiores. HONEK *et al.* (1998) estudaram o parasitóide de pulgão *Aphelinus abdominalis* (Dalman, 1820) (Hym., Aphelinidae) e observaram que a proporção de machos diminui com o aumento de peso do hospedeiro, pois as larvas de machos têm a tendência de emergir do hospedeiro sem utilizarem todos os recursos nutricionais por ele oferecidos, ao contrário do que ocorre com as larvas de fêmeas. As fêmeas que não foram fecundadas produziram somente ovos que deram origem a machos, nos hospedeiros considerados. Quando ainda são virgens, elas escolhem hospedeiros pequenos mas, após a fecundação, gradualmente depositam mais ovos em hospedeiros grandes, o que aumentará o número de filhas na população, garantindo, conseqüentemente, um aumento posterior no sucesso reprodutivo. A alocação sexual é, portanto, parte integral do comportamento de seleção do hospedeiro.

Portanto, além da dieta, o tamanho do hospedeiro exerce um papel importante no desenvolvimento de espécies coinobiontes, freqüentemente limitando o tamanho, o tempo de desenvolvimento e a fecundidade do parasitóide. No caso de hospedeiros pequenos (recursos limitados), as fêmeas podem requerer maior tempo para seu desenvolvimento do que os machos e, assim, eclodem depois deles. No caso de hospedeiros grandes, as fêmeas podem apresentar grandes mudanças no crescimento e desenvolvimento em relação aos machos (THOMPSON, 1999).

Pode-se concluir que a qualidade da dieta oferecida às lagartas hospedeiras e o tamanho das mesmas são fatores determinantes para o desenvolvimento do parasitóide, bem como da razão sexual da descendência obtida.

**Agradecimentos.** À FAPESP pelo apoio financeiro.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AVANCINI, R. M. P. & LINHARES, A. X. 1988. Selective attractiveness of rodent-baited traps for female blowflies. **Medical and Veterinary Entomology**, Oxford, 2:73-76.
- BAMBARA, S. B. & AMBROSE, J. T. 1981. The parasites of the greater wax moth, *Galleria mellonella* observed in North Carolina. **American Bee Journal**, Hamilton, 121(2):104, 105.
- BENNER, D. B. & OSTERMEYER, E. C. 1980. Some observations of the life history of fly *Megaselia scalaris* Loew (Diptera: Phoridae) with special reference to the eclosion pattern. **Journal of Academic Science**, Seattle, 55(3):103-105.
- CADEE, N. & VAN ALPHEN, J. M. 1997. Host selection and allocation in *Leptomastidea abnormis*, a parasitoid of the citrus mealybug *Planococcus citri*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, 83:277-284.
- CHARNOV, E. L. 1982. **The theory of sex allocation**. New Jersey, Princeton University. 355p.
- CLAUSEN, C. P. 1939. The effect of host size upon the sex ratio of hymenopterous parasites and its relation to methods of rearing and colonization. **Journal of New York Entomological Society**, New York, 47:1-9.
- DAVIES, I. 1974. The effect of age and diet on the ultrastructure of hymenopteran flight muscle. **Experimental Gerontology**, Oxford, 9:215-219.
- . 1975. A study of the effect of diet on the life-span of *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae). **Journal of Gerontology**, London, 30:294-298.
- . 1977. The effect of diet on the ultrastructure of the mid gut cells of *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae) at various ages. **Cell and Tissue Research**, Washington, 184:529-538.
- DE SANTIS, L. 1964. Sobre as especies brasileiras del genero *Elasmus*. **Revista Agricola**, Buenos Aires, 39(2):89-92.
- ELLERS, J.; VAN ALPHEN, J. J. M. & SEVENSTER, J. G. 1998. A field study of size-fitness relationships in the parasitoid *Asobara tabita*. **Journal of Animal Ecology**, London, 67:318-324.
- FLANDERS, S. E. 1939. Environmental control of sex in hymenopteran insects. **Annals of the Entomological Society of America**, Lanham, 32:11-26.
- GARCIA, M. A. 1991. Ecologia nutricional de parasitóides e predadores terrestres. In: PANIZZI, A. R. & PARRA, J. R. P. **Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas**. São Paulo, Manole. p.289-305.
- GAUTHIER, N.; MONGE, J. P. & HUIGNARD, J. 1997. Sex-allocation behaviour of a solitary ectoparasitoid: effect of host-patch characteristics and female density. **Entomologia experimentalis et applicata**, Dordrecht, 82:167-174.
- GODFRAY, H. C. J. 1994. **Parasitoids: behavior and evolutionary ecology**. New Jersey, Princeton University. 473p.
- HARDY, I. C. W. & COOK, J. M. 1995. Brood sex ratio variance, developmental mortality and virginity in a gregarious parasitoid wasp. **Oecologia**, Berlin, 103:162-169.
- HARVEY, J. A.; HARVEY, I. F. & THOMPSON, D. J. 1994. Flexible larval growth allows use of a range of host sizes by a parasitoid wasp. **Ecology**, Washington, 75:1420-1428.
- HONEK, A.; JAROSIK, V. *et al.* 1998. Host choice and offspring sex allocation in the aphid parasitoid *Aphelinus abdominalis* (Hymenoptera: Aphelinidae). **Journal of Agricultural Entomology**, Austin, 15:209-221.
- IBRAIM, S. H. 1980. A preliminary study on a new parasite of wax moth *Galleria mellonella*. **Agricultural Research Review**, Philadelphia, 52(1):311-315.
- ISLAN, K. S. & COPLAND, M. J. W. 1997. Host preference and sex ratio in a solitary koinobiont mealybug endoparasitoid, *Anagyrus pseudococci*, in response to its host stage. **Biocontrol Science and Technology**, Berlin, 7:449-456.
- JONES, W. T. 1982. Sex ratio and host size in a parasitoid wasp. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, Heidelberg, 10:207-210.
- KING, B. H. 1987. Offspring sex ratio in parasitoid wasps. **Quarterly Review of Biology**, Amsterdam, 62:367-398.

- LEIUS, K. 1963. Effects of pollens on fecundity and longevity of adult *Scambus buolinae* (Hymenoptera: Ichneumonidae). **The Canadian Entomologist**, Montreal, **95**:202-07.
- MATTHEWS, R. W. 1982. Courtship in parasitic wasps. *In*: PRICE, P. W. ed. **Evolutionary strategies of parasitic insects and mites**. 1982. New York, Plenum. p.66-86.
- MAYHEW, P. J. & GADFRAY, H. C. J. 1997. Mixed sex allocation strategies in a parasitoid wasp. **Oecologia**, Berlin, **110**:218-221.
- MURDOCH, W. W.; BRIGGS, C. J. & NISBET, R. M. 1997. Dynamical effects of host size and parasitoid state dependent attacks by parasitoids. **Journal of Animal Ecology**, New York, **66**:542-556.
- ODE, P. J.; ANTOLIN, M. F. & STRAND, M. R. 1998. Differential dispersal and female-biased sex allocation in a parasitic wasp. **Ecological Entomology**, London, **23**:314-318.
- OPP, S. B. & LUCK, R. F. 1986. Effect of host size on selected fitness components of *Aphytis melinus* and *A. lingnanensis* (Hymenoptera: Aphelinidae). **Annals of the Entomological Society of America**, Lanham, **79**:700-704.
- PARALUPPI, N. D. & LINHARES, A. X. 1995. Calliphoridae (Diptera) em Manaus: III. Atratividade seletiva das iscas em relação às fases do desenvolvimento ovariano em três espécies de *Chrysomia* Robineau-Desvoid. **Revista Brasileira de Entomologia**, São Paulo, **39**(1):121-124.
- QUICKE, D. L. J. 1997. **Parasitic Wasps**. London, Cambridge University. 470p.
- SEMENZA, L. 1953. *Aphiochaeta xanthina* Speiser. Contributo alla conoscenza della morfologia e del ciclo biologico. **Rendiconti dell' Istituto Lombardo di Scienze e Lettere**, Milan, **86**:320-330.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. 1985. **Biometry**: The principles and practice of statistics in biological research. 2 ed. New York, W.H. Freeman. 859p.
- SPIEGEL, M. R. 1975. **Estatística**. São Paulo, Mc Graw-Hill do Brasil. 580p.
- THOMPSON, S. N. 1999. Nutrition and culture of entomophagous insects. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, **44**:561-592.
- TILLMAN, P. G. & CATTE, J. R. 1993. Effect of host size on adult size and sex ratio of *Bracon mellitor* (Hymenoptera: Braconidae). **Environmental Entomology**, Lanham, **22**(5):1161-1165.
- UÇKAN, F. & ERGIN, E. 2002. Effect of host diet on the immature developmental time, fecundity, sex ratio, adult longevity, and size of *Apanteles galleriae* (Hymenoptera: Braconidae). **Environmental Entomology**, Lanham, **31**(1):168-171.
- VISSER, M. E. 1994. The importance of being large: the relationship between size and fitness in females of the parasitoid *Aphaereta minuta* (Hymenoptera: Braconidae). **Journal of Animal Ecology**, London, **63**:963-978.
- ZAR, J. H. 1999. **Biostatistical analysis**. 4. ed. New Jersey, Prentice Hall. 663p.