

ADAPTAÇÕES DE INSETOS A MUDANÇAS NO AMBIENTE: ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DA DIAPAUSA

ROGÉRIO P. MARTINS & MARCOS S. BARBEITOS

Resumo

As adaptações de insetos a mudanças ambientais dividem-se em sazonais e asazonais. As primeiras são diapausa, migração sazonal, polifenismo e alteração da razão sexual. As segundas são quiescência, migração asazonal e polifenismo asazonal. A manifestação destas adaptações é disparada e controlada por um ou por combinações de sinais ambientais (token-stimuli) que atuam em diferentes fases do processo. Estes sinais são precursores de modificações ambientais adversas, que podem ser estocásticas ou suceder regularmente em ciclos de durações diversas. No caso de adaptações sazonais, estes sinais são cíclicos, e as adaptações se manifestam periodicamente. Adaptações asazonais respondem a sinais estocásticos. Diapausa e quiescência são tipos de dormência, e consistem na supressão metabólica de algum estágio de desenvolvimento ou da vida adulta do inseto. Migrações são deslocamentos populacionais entre diferentes regiões. Polifenismos são modificações morfo-fisiológicas adaptativas. Finalmente, a alteração da razão sexual consiste no controle do sexo da prole, com o objetivo de aumentar o fitness do indivíduo parental. A diapausa é talvez o tipo de adaptação a mudanças ambientais mais comumente encontrada em insetos. Evidências empíricas sugerem que ela funciona como fator de dispersão de risco para a prole e para populações naturais e como um mecanismo de sincronização entre as populações e os recursos que estas utilizam. Apesar de suas origens evolutivas relativamente obscuras, tem sido também apontada como uma das causas da evolução de especialização, filopatria e sucessão. Sendo assim, a diapausa parece ter uma grande importância ecológica na dinâmica de populações de diversas espécies de insetos e organismos associados.

Abstract

Insect adaptations to environmental changes can be divided in seasonal and non-seasonal. The formers are diapause, seasonal migration, seasonal polyphenism and sex ratio changes. The latter are quiescence, non-seasonal migration and non-seasonal polyphenism. The overcome of these adaptations are triggered and regulated by one or by a suite of environmental cues (token stimuli) that act on different stages of the process. These cues are indicators of adverse habitat modification which can be stochastic or that may occur regularly in cycles of different lengths. Seasonal adaptations are triggered by cyclic cues and occur periodically. Non-seasonal adaptations respond to stochastic cues. Diapause and quiescence are cases of dormancy, and consist in delaying some developmental stage or in temporary metabolic suppression of insect's adult life. Migrations are populational translocation between different regions. Polyphenisms are adaptive morpho-physiological modifications. Finally, sex-ratio changes are genetic control of offspring's sex in order to improve parental fitness. Diapause is probably the most commonly found adaptation in insects. Empirical evidences suggest that it may act as risk-spreading strategy in natural populations and their offspring as well as a synchronization mechanism among populations and resources used by them. Although its evolutionary origins remain relatively obscure, diapause is believed to cause specialization, phylopatry and succession. Thus, it seems to have a major ecological role in population dynamics of several insect species where it is observed as well as to their associated organisms.

Introdução

Muitas adaptações fisiológicas, morfológicas e comportamentais de insetos estão condicionadas à detecção de sinais resultantes de variações ambientais. Tais sinais são alterações do estado de uma ou mais variáveis, bióticas ou abióticas, que informam ao inseto, ou à sua prole, a transição para uma nova situação ambiental, na qual as probabilidades de sobrevivência e reprodução são efetivamente avaliadas. Por exemplo, a diminuição no tempo de duração dos dias ou o decréscimo da temperatura indicam a chegada do inverno nas regiões temperadas e da seca em certas áreas tropicais. Estas alterações podem manifestar-se em uma escala global ou apenas localmente (e.g., diminuição de um determinado recurso).

Os sinais podem ser a causa direta ou um indicador indireto de variação no grau de adequação do meio. No primeiro caso, por exemplo, a diminuição da disponibilidade de recursos alimentares pode induzir a dormência em algumas espécies. Todavia, a efetividade deste sinal independe da modificação em outra variável: os indivíduos tornam-se dormentes simplesmente porque detectam uma escassez gradual de alimento. A diminuição do fotoperíodo, por outro lado, não é *per se* limitante ao crescimento populacional, mas indica mudança nas estações do ano às quais estão associados padrões de crescimento populacional (Danks, 1987). Fatores que funcionam como sinais que indicam alterações ambientais futuras são denominados "*token stimuli*" (Tauber *et al.* 1986). Existem ainda sinais que podem atuar tanto como "*token stimuli*" e serem a própria característica adversa do ambiente. A queda diária de temperatura, por exemplo, além de indicar a chegada iminente do inverno, em regiões temperadas, provoca uma redução na taxa metabólica dos insetos.

Os "*token stimuli*" diferem quanto à **frequência, confiabilidade e facilidade de reconhecimento**. A frequência corresponde ao número de ocorrências de um sinal ambiental em um dado período de tempo. Por exemplo, a queda de temperatura que antecede o inverno é um sinal freqüente, pois acontece diariamente durante o outono, podendo ser percebido em várias oportunidades. "*Token stimuli*" freqüentes estão muito associados a mudanças cíclicas anuais. Esta regularidade correlaciona-se positivamente às mudanças ambientais precedentes, o que os torna sinais ambientais confiáveis. Assim, a confiabilidade dos "*token stimuli*" é uma função direta de sua frequência e regularidade.

A facilidade de reconhecimento de um sinal depende da capacidade do inseto em detectá-la e reconhecer diferenças indicadoras de mudanças ambientais. Sinais cíclicos manifestam-se frequentemente facilitando a evolução de órgãos sensoriais especializados. Como o grau de especialização de tais órgãos determina a precisão com que o inseto reconhece os "*token stimuli*", a facilidade

de de reconhecimento de um sinal também é uma função da frequência e da regularidade com que este se manifesta (Danks, 1987).

As alterações cíclicas regulareessão também chamadas **sazonais**. Sazonal salienta apenas a recursividade de ocorrência, sem, necessariamente, relacioná-la à duração das estações do ano. Por exemplo, os ciclos lunares e de marés embora sejam sub-anuais podem ser denominados sazonais por serem regulares (Wolda, 1987).

As alterações acíclicas (**asazonais**), tais como quedas bruscas de temperatura ou deterioração do alimento, são muitas vezes independentes de sinais prévios ou de frequência, confiabilidade e/ou facilidade de reconhecimento muito reduzidos. Tais mudanças ocorrem geralmente em uma escala local, mas a abrangência de seus efeitos pode variar bastante. Por exemplo, a falta de parceiros para acasalamento, em um dado local, afeta apenas uma determinada população e as espécies associadas, ao passo que um incêndio numa floresta pode destruir a dinâmica de uma comunidade inteira. As mudanças acíclicas podem ocorrer pontualmente no tempo ou espaço e provocar pequenas alterações ambientais (e.g., queda brusca de temperatura). Podem também ocorrer pontualmente e provocar alterações ambientais persistentes (e.g., fogo) ou gradativamente, durante um longo intervalo de tempo, provocando modificações persistentes ou irreversíveis (e.g., erosão do solo) (Tauber *et al.*, 1986).

Em muitos estudos fenológicos, o habitat das espécies é classificado como sazonal, i.e., marcado por mudanças ambientais cíclicas ou asazonal sujeito apenas a alterações estocásticas, com diversas sub-divisões (Fig. 1). Habitats asazonais não existem, uma vez que é impossível encontrar um ecossistema com características físico-químicas e biológicas invariantes. Portanto, classificar um habitat de sazonal baseando-se apenas em parâmetros meteorológicos torna-se muitas vezes errôneo. A sazonalidade resulta não só de alterações climáticas, mas também de uma série de eventos periódicos localizados (e.g., fogo) (ver Prada *et al.*, 1995).

Variações em parâmetros biológicos podem ser igualmente importantes e, mais do que isso, influenciar distintamente populações específicas. Por exemplo, a previsibilidade da floração de uma dada planta amazônica é crucial para a manutenção da estrutura da comunidade de insetos fitófagos, seus parasitos e predadores. Entretanto, para um animal piscívoro que ocorre na mesma área, a fenologia desta planta pode ser irrelevante, a não ser que esta produza frutos importantes para a dieta do peixes utilizados como presas. Sendo assim, do ponto de vista dos insetos fitófagos, o habitat é tremendamente sazonal, mesmo em uma região geográfica com pluviosidade bem distribuída, baixa amplitude térmica e pouca variação do fotoperíodo. O grau de sazonalidade de um habitat ou ecossistema é, portanto, uma característica que deve ser analisada sob a perspectiva das espécies que ali vivem (Wolda, 1987). Entretanto, dado a amplitude dos

efeitos provocados por alterações meteorológicas, populações de áreas climáticas mais estáveis tendem a flutuar menos do que as de regiões climaticamente sazonais ou sujeitas a alterações catastróficas, nos trópicos ou em regiões temperadas (Wolda, 1978).

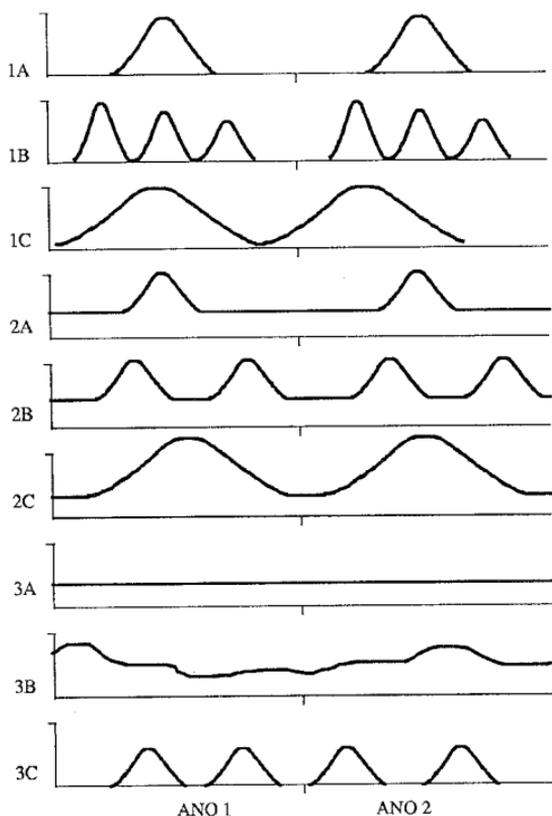


Fig. 1. Classificação dos tipos de padrões sazonais. 1A: Estação distinta e relativamente curta; 1B: Múltiplas estações ou múltiplas ocorrências anuais; 1C: Estação distinta e ampla; 2A: Distribuída ao longo do ano com pico sazonal distinto; 2B: Distribuída ao longo do ano com múltiplos picos sazonais; 2C: Distribuídas ao longo do ano com pico sazonal amplo; 3A: Asazonal; constante; 3B: Asazonal irregular; 3C: Asazonal, ciclos subanuais sincrônicos; picos ocorrem em épocas diferentes à cada ano (Adaptado de Wolda, 1987).

As respostas adaptativas dos insetos à mudanças ambientais de duração e previsibilidade tão variadas diferem quanto ao tipo e mecanismo de controle (Tauber *et al.*, 1986). Elas são principalmente: **dormência, polifenismo, migração e alteração da razão sexual**. A dormência é uma supressão do desenvolvimento e das atividades normais do indivíduo. Esta adaptação pode ser subdividida em dois tipos. Quando manifesta-se sazonalmente, a dormência é denominada **diapausa**, controlada por fatores neurohormonais e condicionada à

percepção de sinais ambientais de longo prazo. O segundo tipo de dormência, **quiescência**, é adaptativo com relação a mudanças asazonais. **Polifenismos** são alterações geneticamente determinadas da cor e/ou estrutura do corpo e asas, muitas vezes associadas a diapausa e migração (Fig. 2). **Migração** é a evasão de indivíduos de uma determinada região à procura de condições ambientais mais favoráveis (Tauber *et al.* 1986). A **alteração da razão sexual** consiste na manipulação, por parte dos pais, da proporção entre machos e fêmeas na prole, buscando aumentar seu próprio fitness (Charnov, 1982).

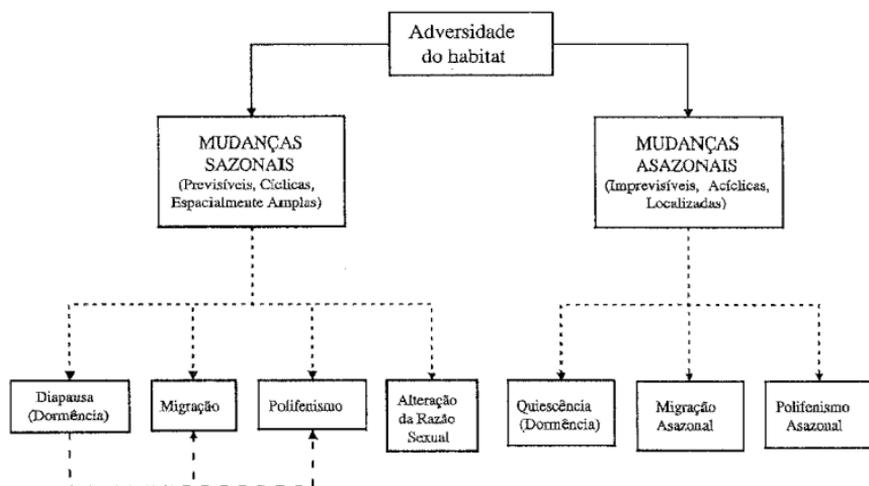


Fig. 2. Tipos de adaptações e os contextos ambientais em que são encontradas. As setas que conectam diferentes adaptações indicam interdependência ou ocorrência prévia de uma em relação à outra. (Modificado de Tauber *et al.*, 1986)

Adaptações a mudanças sazonais

Mudanças sazonais ou cíclicas são sempre precedidas por sinais ambientais com graus variados de precisão. Isto permite que sejam detectadas com grande antecedência. Muitas espécies de insetos desenvolveram mecanismos especializados de “leitura” e “interpretação” destes sinais e um correspondente conjunto de adaptações morfo-fisiológicas e comportamentais. Sendo assim, as adaptações sazonais caracterizam-se pela detecção de sinais e por um período de preparação do indivíduo para as alterações ambientais futuras (Tauber *et al.*, 1986).

Diapausa

A diapausa divide-se em diversas fases, sendo cada uma caracterizada por processos específicos (Tabela 1).

Tab. 1 - Fases da diapausa e descrição das manifestações associadas.

Fase	Manifestações
Pré-diapausa	
Preparação	estocagem de reservas energéticas, mudanças morfo-fisiológicas, bioquímicas, comportamentais e na taxa de desenvolvimento do inseto
Indução (estágio sensitivo)	diapausa programada por fatores endógenos (fisiológicos) ou exógenos (sinais ambientais)
Diapausa	
Entrada (estágio de responsividade)	início do processo: parte do período de indução e intensificação da síndrome de diapausa; durante esta fase, o indivíduo não retoma o desenvolvimento e/ou atividades pré-diapausa mesmo se detectar estímulos que lhe permitam retornar ao estado normal
Desenvolvimento	desenvolvimento do processo, controlado por fatores endógenos ou exógenos; durante esta fase restaura-se a capacidade de resposta a estímulos que permitem a retomada do desenvolvimento
Fim do desenvolvimento da diapausa	indivíduos inteiramente capazes de para retomar atividades
Desenvolvimento pós-diapausa	reorganização para a volta à atividade total; este período geralmente é curto e, portanto, não corresponde à fase de preparação
Finalização	retomada das atividades normais

A diapausa pode ocorrer em ovo, larva, pupa, ninfa e adultos e subdivisões destas etapas, tais como diferentes instares larvais (Danks, 1987). A mariposa *Zygaena trifolii*, por exemplo, apresenta dormência induzida por fotoperíodo primariamente no 6º instar larval, entretanto, à medida que o comprimento do dia diminui, a diapausa incide em estágios anteriores (Wipking *et al.*, 1995). Há ainda casos especiais incluindo mais de uma geração. Nestes casos, se os pais forem submetidos a sinais apropriados, tais como baixas temperaturas, a prole entra em diapausa na fase de ovo ou em estágios de desenvolvimento mais avançados (Danks, 1987).

As modificações morfo-fisiológicas e comportamentais necessárias à diapausa podem prolongar-se pelas fases de indução, entrada e desenvolvimento, sempre controladas pela interação entre fatores endógenos do inseto e as condições ambientais. Muitas vezes, alterações morfo-fisiológicas e comportamentais podem não estar ligadas diretamente à diapausa, sendo dificilmente distinguíveis das modificações devidas a este processo. Por exemplo, o desenvolvimento de re-

sistência ao frio está relacionado ao aumento de sobrevivência durante a inatividade, mas pode manifestar-se independentemente da entrada em diapausa. Embora as modificações que precedem a diapausa variem de espécie para espécie, algumas características, tais como o acúmulo de reservas energéticas ou queda no metabolismo, são comuns a diferentes grupos (Danks, 1987).

Normalmente, muito pouca ou nenhuma atividade de alimentação é observada durante a diapausa. Sendo assim, a sobrevivência dos insetos está comumente condicionada ao acúmulo de reservas energéticas. Dados de Wolda & Delinger (1984), por exemplo, demonstraram um declínio substancial na porcentagem de gordura corporal durante a diapausa do besouro tropical *Stenotarsus rotundus*. Resultados semelhantes foram obtidos em estágios larvais de *Zygaena trifolli* (Wipking *et al.*, 1995) que utilizam gordura e glicogênio como reservas energéticas. Comparando o consumo destas duas substâncias, em espécimes incubados a 5 e 20° C, os autores verificaram que o consumo de gordura não difere estatisticamente às duas temperaturas, o contrário ocorrendo com o glicogênio. Estes dados, associados ao fato de que a quantidade de gordura corporal de *Z. trifolli* é bastante reduzida, comparada a outras espécies, sugerem que este inseto depende principalmente de suas reservas de glicogênio para sobreviver durante a diapausa. Além destes compostos, algumas espécies também utilizam o glicerol (Danks, 1987).

A morfologia do inseto pode ser muito modificada durante a dormência. Estas alterações podem manifestar-se na forma, tamanho, coloração, secreção de casulo, ou em órgãos e estruturas internas (Danks, 1987). Tanaka *et al.* (1988), por exemplo, detectaram uma degeneração gradual dos músculos alares do besouro *S. rotundus* durante a fase de preparação para a diapausa. Estes tecidos demandam grande quantidade de energia e sua redução contribui para a economia de consumo energético durante a dormência. As gônadas de machos e fêmeas desta espécie sofrem atrofia na fase de desenvolvimento da diapausa, amadurecendo rapidamente pós-diapausa. A inibição da atividade gonadal permite que as fêmeas convertam nutrientes dos oócitos em gordura, aumentando, assim, suas reservas energéticas. Atrofia gonadal durante a diapausa também é encontrada no curculionídeo do algodão *Anthonomus grandis* (Mitchell & Hardee, 1974)

A reprogramação fisiológica do organismo pode ser necessária à preparação do indivíduo para a diapausa. Pode haver, por exemplo, um aumento fisiológico da resistência ao frio, calor, dessecação e anóxia (Tauber *et al.*, 1986). Entretanto, as modificações mais importantes relacionam-se à redução da demanda metabólica. No besouro *S. rotundus*, as agregações formadas durante a diapausa promovem uma redução no consumo individual de oxigênio, levando à diminuição do metabolismo (Tanaka *et al.*, 1987a). Wipking *et al.* (1995) mostraram que larvas dormentes de *Z. trifolli* apresentam uma taxa de consumo de

oxigênio equivalente a 70-80% do valor de estágios larvais não dormentes. Esta relação cai para menos de 50% em indivíduos em ecdise. Durante a diapausa, os autores verificaram que o consumo de O_2 aumenta a medida que a larva se aproxima do próximo período de muda.

Como já foi mencionado, a diapausa é normalmente regulada por mecanismos neuroendócrinos. Sendo assim, alterações bioquímicas na concentração fisiológica de neurohormônios e nos compostos por eles regulados são esperadas nas fases de indução e desenvolvimento. O sistema neuroendócrino dos insetos consiste de células neurosecretoras do cérebro, o *corpora cardiaca*, *corpora allata* e **glândulas prototorácicas**. Os hormônios cerebrais são estocados no *corpora allata* e/ou *cardiaca*, sendo liberados gradualmente na circulação linfática. Após sua liberação, estas substâncias agem sobre o próprio *corpora allata*, glândulas prototorácicas e ovários.

O mecanismo proposto para o controle da diapausa é o de interrupção da síntese de hormônios relacionados ao desenvolvimento do indivíduo e/ou à manutenção de sua fertilidade. Entretanto, nem todas as modificações que caracterizam esta interrupção podem ser explicadas apenas pelo processo de supressivo. Alterações hormonais durante a diapausa ocorrem em todos os estágios de desenvolvimento: (a) acúmulo de secreções maternas no embrião; (b) altas concentrações de hormônio juvenilizante (HJ) na larva; (c) escassez de hormônio protorácicotrópico na pupa e (d) falta de hormônio juvenilizante no adulto (Tauber *et al.*, 1986). Esta última modificação é, muitas vezes, causada pela degeneração dos *corpora allata*. A concentração de HJ no organismo é controlada por fatores hormonais e estímulos nervosos (Lefevre, 1989) e está relacionada não só à interrupção das atividades, mas também à infertilidade imaginal durante a diapausa (Tanaka *et al.*, 1987a).

Há descobertas recentes de proteínas, que podem estar envolvidas no controle da diapausa. Este parece ser o caso da mariposa *Lymantria dispar*, que possui um grupo de proteínas no trato digestivo cuja expressão independe do controle cerebral. Na fase de indução da diapausa são expressas cadeias de 30 e 35 kDa, que desaparecem assim que esta se inicia, sendo substituídas por cadeias de 55 e 60 kDa. O primeiro tipo que só ocorre em porções específicas do trato digestivo, desaparece durante a fase de quebra da dormência, mas a cadeia de 60 kDa continua sendo expressa até a fase de pós-diapausa (Kyeong-Yeoll & Denlinger, 1995). Estes autores sugerem que estas proteínas atuem como fatores reguladores e que sua síntese é controlada por outro tecido que não o do sistema nervoso. Além de alterações hormonais, modificações no metabolismo de lipídios, síntese de RNA e DNA, atividade enzimática e concentração de substâncias protoplasmáticas também ocorrem durante a dormência (Danks, 1987).

Alterações comportamentais são também normalmente encontradas nas diversas fases da diapausa. No caso do besouro *S. rotundus*, por exemplo, há a

formação de agregações que criam um microclima com maiores taxas de umidade. Uma vez que este fator está inversamente correlacionado à taxa metabólica basal, a manutenção destas aglomerações permite a sobrevivência dos insetos, com baixo consumo de energia. Comportamento semelhante foi descrito para o hemíptero ropalídeo *Jadera obscura* (Wolda & Tanaka, 1987). Em ambas espécies não ocorre acasalamento durante o processo de diapausa devido a limitações fisiológicas, mas *S. rotundus* não copula até o início das chuvas, após o período estival, mesmo tendo completado a maturação sexual. A cópula neste besouro é evitada na pós-diapausa por supressão do comportamento reprodutivo, aparentemente relacionado à conservação de energia durante a estação seca (Tanaka *et al.*, 1987b).

No decorrer da fase de indução e preparação, diversos são os fatores que atuam como disparadores da diapausa. Dentre os exógenos, o mais comum é o fotoperíodo. A maioria dos insetos responde a valores absolutos de duração do dia, entrando em diapausa quando o número de horas de luz atinge valores superiores ou inferiores a um determinado limite crítico (e.g., a mosca *Calliphora vicina*, McWatters & Saunders, 1996). Este limite pode corresponder também a um conjunto de valores e, de acordo com a espécie, a indução da diapausa ocorre quando o número de horas de insolação situa-se dentro ou fora desta faixa. Alguns insetos só manifestam uma percepção relativa à mudança de fotoperíodo, na qual a diapausa é induzida pela tendência de crescimento ou diminuição na duração do dia.

O efeito fotoperiódico é comumente modificado por sua interação com a temperatura. Isto ocorre porque ambos funcionam como *token stimuli* e são fortemente correlacionados. Insetos que utilizam, como sinal ambiental, a diminuição progressiva do dia podem ter a diapausa retardada por valores elevados de temperatura. O inverso acontece em insetos nos quais a indução ocorre por aumento do fotoperíodo. Muitas vezes, o inseto inicia a fase de indução da diapausa quando o comprimento do dia atinge um determinado limite, mas só atinge a fase de desenvolvimento quando o período de insolação se torna um pouco maior ou menor. Sendo assim, a temperatura pode também alterar a velocidade de entrada na fase de desenvolvimento, modificando a forma da curva de resposta de diapausa ao fotoperíodo. Em determinadas espécies, os efeitos quantitativos da temperatura sobre o fotoperíodo só são encontrados dentro de determinados limites; porém, em outras, a interação fototérmica é tão forte que a manipulação da temperatura pode alterar a incidência ou mesmo suprimir completamente a diapausa (Danks, 1987).

O caso do lepidóptero perfurador de caule de milho *Sesamia nonagrioides* (Noctuidae) é um bom exemplo das variações descritas acima. A larva deste inseto constitui um caso particular por apresentar oligopausa, i.e., permanece ativa durante a diapausa, alimentando-se normalmente e sem manifestar qualquer al-

teração externa, mas é incapaz de empupar. O primeiro e segundo instares larvais são os mais sensíveis, e a diapausa é induzida principalmente pelo aumento no comprimento do dia. Alterações na temperatura, entretanto, podem modificar a resposta desta espécie ao fotoperíodo. Experimentos realizados com larvas em condições artificiais demonstram que, a 25° C, dias longos ou curtos mantêm o desenvolvimento normal. A larva só inicia a diapausa se submetida a fotofases de durações intermediárias. A 18° C, a larva mantém-se ativa apenas em dias longos, entrando em diapausa em fotoperíodos inferiores a 14 horas. Por fim, a 21,5° C, a diapausa se desenvolve gradualmente a partir de 2h de insolação, atingindo a intensidade máxima em durações de 12 h (Eizaguirre *et al.*, 1993).

Em alguns casos, a atuação da temperatura como sinal indutor da diapausa independe de outros fatores. Da mesma forma que no fotoperíodo, alterações na temperatura induzem a diapausa quando ultrapassam um determinado limite crítico. Há ainda espécies que respondem ao termoperíodo - número de horas por dia em que experimentam uma determinada temperatura. Em *S. nonagrioides*, por exemplo, o termoperíodo, modifica drasticamente o efeito do fotoperíodo durante a indução da diapausa. Em oitenta larvas incubadas a uma temperatura constante de 21,5° C e um regime de 14 horas de luz e 10 horas de escuro, a incidência de diapausa foi de 41%. Alterando-se o termoperíodo para 12h a 25° C e 12h a 18° C, a incidência cresce para 100%. Mantendo-se as larvas a uma temperatura constante de 25° C, em um mesmo fotoperíodo praticamente nenhuma larva entra em diapausa (Eizaguirre *et al.*, 1993).

Além das variáveis descritas acima, alterações de umidade são sinais ambientais muito utilizados por certas espécies, embora quase sempre funcionem em interação com a temperatura e o fotoperíodo. Sinais bióticos também agem como indutores de diapausa. O principal deles seria a disponibilidade de alimento que, na maioria dos casos, possui um papel secundário, ou seja, só induz a diapausa quando associada a sinais primários, e.g., temperatura ou fotoperíodo. Sinais secundários podem funcionar como moduladores da ação dos primários, adiando ou acelerando a entrada em diapausa e/ou influenciando sua duração. Espécies fitófagas, ecto e endoparasitas, parasitóides ou predadoras, com ciclos de vida altamente sincronizados ao do hospedeiro ou presa, são as que comumente respondem às variações no suprimento de alimento (veja seção sobre ecologia e evolução da diapausa). Por fim, são relatados ainda casos de diapausa controlada por sinais químicos (hormônios, lipídios e outros constituintes de plantas) e aumento da densidade populacional (Danks, 1987).

A indução da diapausa pode ainda depender da interação de sinais bióticos e abióticos. A vespa *Aphidius nigripes* é um bom exemplo. Este himenóptero é um parasitóide cujo principal hospedeiro é o afídeo *Macrosiphum euphorbiae*. A diapausa em *A. nigripes* ocorre na fase de pré-pupa, dentro do hospedeiro já mumificado, sendo disparada, primariamente, por baixas tempera-

turas, curta duração do dia e interação entre estes fatores. Entretanto, a sensibilidade da progênie a estes sinais depende da história de vida da mãe. A prole originada de fêmeas que, durante a vida adulta, foram submetidas a baixas temperaturas e curto fotoperíodo, tendem a apresentar maior incidência de diapausa. Além disso, fêmeas mais velhas produzem linhagens menos sensíveis à diapausa. A complexidade do processo de indução da diapausa nesta espécie decorre da necessidade de um ajuste preciso entre o ciclo de vida do hospedeiro e do parasitóide (Brodeur & McNeil, 1989).

Uma vez iniciada, a diapausa continua até cessar ou diminuir a magnitude dos estímulos que mantém a fase de desenvolvimento. Em alguns casos, entretanto, cessa espontaneamente, independentemente de qualquer fator externo. Além de sinais adequados, a duração da fase de desenvolvimento depende também de sua intensidade, ligada a variabilidade genética individual. Indivíduos em diapausa muito intensa podem não encerrá-la mesmo se forem submetidos a sinais apropriados para a maioria da população. A quebra nestes casos só ocorre eventualmente quando os sinais se tornam excepcionalmente intensos (Danks, 1987). Isto pode gerar uma variabilidade nos tempos de dormência, observada em diversas espécies (ver seção sobre Ecologia e Evolução da Diapausa).

Os principais sinais ambientais para término da diapausa são fotoperíodo, temperatura, ou a interação entre eles. De maneira análoga à etapa de indução, as magnitudes absolutas destes sinais governam a diapausa, sendo poucas as espécies que monitoram mudanças no número de ocorrências de um dado valor de temperatura ou comprimento do dia. Além destas variáveis, podem também estar envolvidos, na interrupção da diapausa, os fatores bióticos e abióticos descritos anteriormente, embora atuem quase sempre em interação com o fotoperíodo e a temperatura. Os estímulos subsequentes para o término da diapausa podem também ser modificados pela quantidade e pelo tipo de estímulo recebido durante a indução, alterando sua intensidade e duração (Danks, 1987).

A vasta gama de fatores que determinam as condições ambientais adequadas à sobrevivência do indivíduo, faz com que, na maioria das espécies, o processo de interrupção da diapausa esteja submetido a um controle complexo. No caso da cigarrinha-das-pastagens do Brasil, *Deois flavopicta*, temperaturas abaixo de 18° C são sinais efetivos apenas em situações de elevada umidade ambiental (Sujii *et al.*, 1995). *Stenotarsus rotundus* responde à interação entre o fotoperíodo e a umidade, que indicam a chegada da estação chuvosa (Tanaka *et al.*, 1987b). O bruquídeo *Bruchus rufimanus* cessa a diapausa reprodutiva após a ingestão de pólen de *Vicia faba*, em fotófase de 18h luz / 6h escuro. O condicionamento da retomada da reprodução, à presença de flores do hospedeiro, garante a disponibilidade de frutos necessários à oviposição (Tran & Huignard, 1991).

Calliphora vicina (Diptera:Calliphoridae) é uma mosca que apresenta diapausa na fase larval quando a mãe é submetida a dias de curta duração. A incidência e/ou duração do período de dormência variam em diferentes regiões geográficas. Esta variabilidade garante a sincronia entre o ciclo de vida das populações e as particularidades ambientais das localidades onde ocorrem. McWatters & Saunders (1996) demonstraram que a diapausa nas larvas está submetida a um controle complexo, dependente da interação dos genomas paternos. O comprimento do dia, crítico para linhagens de *C. vicina*, encontradas no sul da Inglaterra, é de 14,5 horas; no norte da Finlândia, a mesma espécie entra em diapausa quando o fotoperíodo cai abaixo de 16 horas. A prole originada do cruzamento de moscas inglesas puras apresentou baixa incidência de diapausa (0,7%) em fotofase de 15,5 horas (intermediária entre os limites críticos das duas linhagens). O inverso foi observado em larvas resultantes do acasalamento de moscas finlandesas (90,7%). Linhagens do cruzamento de machos ingleses com fêmeas finlandesas, apresentaram uma incidência de diapausa de 10,5%. Este valor é bem superior ao encontrado para a prole originária de moscas inglesas, mas bastante inferior ao verificado para a progênie de pais finlandeses e mães inglesas (87,5%). Os autores concluíram que a incidência de diapausa é controlada inteiramente pelo genoma materno, embora a sensibilidade da larva às diferentes durações de fotoperíodo dependa de ambos os pais.

Após a interrupção da diapausa, o desenvolvimento só é retomado em condições adequadas. A temperatura é o sinal ambiental mais comumente empregado e, dependendo da espécie, seus valores no período de pós-diapausa podem se sobrepor ou não da fase de desenvolvimento. Muitas vezes, diferentes fases do período de desenvolvimento pós-diapausa têm limites de temperatura distintos. Em outros casos, a taxa de desenvolvimento nesta fase é diferente daquela de insetos que não entraram em dormência (Danks, 1987). A larva do lepidóptero *Choristoneura fumiferana* apresenta um desenvolvimento pós-diapausa lento, que só se completa acima de determinadas temperaturas. Estudos realizados com este inseto demonstraram que oscilações térmicas tendem a retardar o término do desenvolvimento pós-diapausa. Por outro lado, caso a temperatura ambiente mantenha-se em constante elevação, a velocidade de desenvolvimento da larva torna-se cada vez maior. Isto faz com que larvas incubadas a 8°C não completem o desenvolvimento antes de 35 dias. Entretanto, larvas incubadas a 12°C, completam o desenvolvimento em 20 dias. Esta estratégia possivelmente funciona como mecanismo de sincronização entre a emergência da larva da diapausa, a existência de alimento adequado e de condições climáticas ótimas para o estabelecimento do indivíduo nas folhagens do hospedeiro (Régnière, 1990).

Insetos de certas regiões temperadas ou desérticas necessitam absorver água para retomar o desenvolvimento pós-diapausa. A absorção pode ser feita

via oral ou por difusão através do casulo ou cutícula. A umidade pode ser também utilizada como sinal ambiental em regiões tropicais. *Stenotarsus rotundus* só reinicia atividades reprodutivas após o as primeiras chuvas que indicam o começo da estação úmida. A umidade também é um *token stimuli* importante para espécies cujo desenvolvimento depende da retomada do crescimento da planta hospedeira (Danks, 1987; Tanaka *et al.*, 1987b). A disponibilidade de alimento também é utilizada como sinal para o reinício do desenvolvimento. O bruquídeo *Bruchidius atrolineatus*, por exemplo, termina a diapausa reprodutiva em períodos de 11 horas luz / 13 horas escuro, alta umidade (70-80% u.r.) e na presença da leguminosa hospedeira *Vigna unguiculata*. O processo de maturação sexual deste bruquídeo inicia-se quando as condições climáticas tornam-se favoráveis, mas só se completa com a detecção da presença do hospedeiro (Glitho *et al.*, 1996). Há casos ainda mais específicos, tal como o de mosquitos do gênero *Aedes*. Nestes insetos a eclosão dos ovos pós-diapausa exige baixas tensões de oxigênio, resultante da atividade bacteriana na água ao redor dos ovos (Danks, 1987).

Migração

Migrações sazonais são evasões periódicas de insetos de suas áreas nativas em busca de locais onde as condições ambientais são mais favoráveis. Estes eventos permitem que os indivíduos aproveitem melhor os recursos de diferentes habitats. Por exemplo, uma espécie pode utilizar regiões mais produtivas para alimentação, em determinada época do ano e, durante o inverno, migrar para áreas mais quentes para reproduzir. Em outros casos, a migração ocorre em direção aos locais de hibernação onde os indivíduos permanecem dormentes. A migração, e a diapausa, são processos que se caracterizam por alterações morfo-fisiológicas e comportamentais, muitas vezes reguladas por fatores neuroendócrinos e condicionadas a sinais ambientais de longo prazo, como por exemplo, a diminuição de umidade (Tauber *et al.*, 1986).

A migração de algumas pragas, tal como a do gafanhoto africano *Oedaleus senegalensis*, tem grande importância econômica, uma vez que podem causar danos consideráveis às plantações que atacam. Diversas organizações mundiais (e.g., Natural Resources Institute, Cooperative Research Centre for Tropical Pest Management, North Central Regional Committee on Migration & Dispersal of Insects and Other Biotic Agents, International Aerobiology Association) mantém programas permanentes para monitorar os deslocamentos destas espécies durante as estações desfavoráveis. O acompanhamento da trajetória é feito através de uma série de equipamentos e técnicas sofisticadas, tais como radares, satélites, rastreamento multiespectral, videografia terrestre e aérea. A importância das informações obtidas através desta tecnologia, gerou um ramo

da entomologia dedicado inteiramente ao sensoriamento remoto, proporcionando um considerável avanço no entendimento das trajetórias migratórias e comportamento de vôo (Riley, 1989).

Da mesma forma que as demais adaptações cíclicas, a migração sazonal é iniciada por sinais abióticos (frio, seca, excesso de umidade), ou bióticos (predação, competição, escassez de recursos), (Panella, 1997). No caso do gafanhoto *O. senegalensis* há uma combinação destes dois tipos. Estes insetos migram em massa juntamente com outras espécies de gafanhotos, podendo cobrir distâncias de até 500 km em apenas uma noite. Os gafanhotos empreendem uma migração sazonal durante ou no final da estação chuvosa, abandonando o Saara setentrional, em busca de alimento e umidade nas savanas mais úmidas no norte do Sudão. Uma outra vantagem conferida pela migração é a diminuição do período de diapausa, dos ovos postos no local de destino, controlada pela taxa de umidade ambiental (Riley & Reynolds, 1983).

Um exemplo de migração ainda mais espetacular é o da borboleta monarca (*Danaus plexipus*), que emigra das montanhas do México central, no início do verão, em direção ao Canadá no rastro da floração de primavera de seu hospedeiro preferencial, a erva-de-rato *Asclepias* sp.. Embora não se conheçam detalhes da rota migratória, a hipótese mais plausível é a de que as borboletas abandonam os locais de acasalamento no México, onde passam o inverno. Em seguida migram para o Sul dos Estados Unidos, onde ovipõem e morrem. Os adultos resultantes continuam a migração para o norte, ovipondo nas *Asclepias* que encontram, até atingir o sul do Canadá. Os indivíduos que no final do verão deixam a América do Norte setentrional descendem de várias gerações sobrepostas ao longo da rota migratória. O retorno para o México ocorre durante o outono e uma vez estando na porção central deste país, as borboletas entram em diapausa reprodutiva até a chegada da primavera reiniciando o ciclo (Panella, 1997).

Polifenismo sazonal

Polifenismos sazonais são modificações morfo-fisiológicas disparadas por sinais ambientais de longo prazo. Estas modificações, tais como o desenvolvimento de coloração críptica ou a termoregulação, são respostas adaptativas a mudanças ambientais cíclicas. Os polifenismos podem manifestar-se nos indivíduos adultos ou em estágios imaturos. Além disso, recém nascidos de algumas espécies apresentam alterações morfo-fisiológicas induzidas em seus pais por sinais ambientais apropriados. Os polifenismos geralmente manifestam-se em resposta a alterações na temperatura e fotoperíodo, podendo ainda serem modulados pela interação entre estas variáveis. Outros sinais normalmente utilizados são a umidade, especialmente em espécies equatoriais e fatores bióticos,

tais como alta densidade populacional e escassez de alimento (Tauber *et al.*, 1986).

As variações decorrentes de polifenismos sazonais podem afetar toda a população ou dividi-la em duas frações fenotipicamente distintas. No caso do hemíptero *Jadera aeola*, a cada geração, ocorre uma forma com asas e fêmures posteriores, tórax, cabeça e rostró menores do que na forma de asas longas. Esta, por sua vez, destaca-se pela produção de grandes quantidades de ovos pequenos e por iniciar mais cedo a oviposição, morrendo logo após tê-la completado. Além disso, não entram em diapausa após a emergência, ao final da estação seca. O aparecimento de forma de asas longas parece ser determinado por sinais ambientais, uma vez que todos os ovos produzidos, em laboratório, pela forma de asas curtas, geraram indivíduos de asas longas. O significado adaptativo dos indivíduos de asas curtas é claro: trata-se de uma forma de alta produtividade em ambiente favorável, ao passo que a forma de asa longa é apropriada a migração e reprodução tardia (Tanaka & Wolda, 1987).

Há ainda variações genéticas, nas razões fenotípicas, não condicionadas à detecção de sinais ambientais. *Bemisia tabaci* é um homóptero alerodídeo de importância econômica mundial por transmitir vários patógenos virais a mais de 300 hospedeiros diferentes, muitos deles espécies de plantas cultiváveis. Esta espécie apresenta polimorfismo alar, a cada geração, sendo produzida uma forma especializada em vôos de longa distância, que emigram para fora de sua área natal. Outras formas são indivíduos cuja configuração alar permite apenas vôos locais (Byrne & Houck, 1990; Byrne *et al.*, 1996).

Alteração sazonal da razão sexual

Existem muitas evidências de que a razão sexual de uma população pode sofrer alterações decorrentes de modificações nas condições ambientais e interações intraespecíficas. Em espécies desprovidas de mecanismos de controle do sexo da prole, estas alterações são resultantes de pressões seletivas diversas (e.g., a temperatura determina o sexo em certas espécies de répteis). Já em espécies onde há tais mecanismos, o controle é voluntário e a proporção entre machos e fêmeas é determinada pelo grau de benefício que traz à aptidão materna. O que facilita esta determinação facultativa da razão sexual em Hymenoptera, onde é mais comum, é sistema de reprodução haplodiplóide (Charnov, 1982).

A quantidade de recursos disponíveis para a mãe é que determina a razão sexual na prole de certos himenópteros. Caso uma espécie produza várias proles pequenas, a quantidade de recursos R destinada à reprodução independe do sexo dos filhos, sendo determinada apenas pela relação existente entre R e a sobrevivência da mãe. Já em espécies onde um dos sexos é energeticamente mais custoso que outro e nas quais a reprodução ocorre uma única vez, gerando uma

progênie numerosa, a opção de alocação sexual é eventualmente pelo sexo menos dispendioso. Entretanto, fatores ambientais também podem modificar esta decisão (Charnov, 1982).

Considere uma espécie de abelha solitária, bivoltina, cujo nascimento dos filhotes ocorre na primavera e no outono, e na qual o sexo masculino demanda menor alocação energética que o feminino. Machos e fêmeas nascidos na primavera sobrevivem até o outono, reproduzem-se e morrem. As fêmeas nascidas no outono, reproduzem-se na primavera subsequente e também morrem após o acasalamento. Machos nascidos no outono também reproduzem-se na primavera, mas alguns deles são capazes de sobreviver e acasalar novamente no próximo outono. A história de vida desta abelha implica em sobreposição de gerações de machos durante a estação de acasalamento do outono e, conseqüentemente, em competição entre indivíduos deste sexo pelas fêmeas disponíveis. Sendo assim, a fim de maximizar sua aptidão, as fêmeas que ovipõem no outono devem produzir preferencialmente machos, garantindo maior sucesso na competição do ano seguinte. Por outro lado, a progênie de primavera deve ser constituída principalmente por fêmeas. A razão sexual destes insetos seria, portanto, sazonalmente controlada por interações competitivas intraespecíficas (Charnov, 1982). Seger (1983) menciona 12 diferentes espécies de himenópteros cuja biologia é semelhante ao que foi descrito acima. Onze destas espécies apresentaram variações na razão sexual de acordo com o previsto pela teoria. Resultado semelhante foi também encontrado para a vespa solitária *Trypoxylon (Trypargilum) politum* (Sphecidae) (Brockmann & Grafen, 1992).

Um grande número de teorias tem sido desenvolvido para prever e explicar padrões de alocação sexual em abelhas e vespas solitárias (Seger, 1983; Frank, 1987; Schwarz, 1988; Schwarz, 1994; Frank, 1995; Werren, 1987; Brockman, 1992; Helms, 1994; Rosenheim, 1996; Cronin, 1997). Entretanto, a sustentação empírica da validade destes modelos é, em geral, apenas qualitativa. Conseqüentemente, são necessários estudos detalhados de espécies a fim de que as predições e suposições destes modelos possam ser testados quantitativamente. Um estudo detalhado sobre a história de vida e alocação sexual da abelha solitária brasileira *Diadasina distincta* serve para tal finalidade (Martins *et al.*, 1999).

Diadasina distincta é uma espécie de abelha solitária que escava seus ninhos em trilhas de solos arenosos e desprovidos de vegetação na Estação Ecológica do Campus da UFMG, em Belo Horizonte, MG (Martins & Antonini, 1994). Esta espécie é multivoltina, apresentando 5 gerações entre março e setembro. A razão sexual desta espécie é, em geral, desviada para fêmeas e exibe um padrão sazonal repetitivo. De fevereiro a maio, há predominância de fêmeas, que totalizam, aproximadamente, 80% da população. De junho a setembro, a razão sexual apresenta-se ligeiramente desviada para machos (aproximadamente

60% dos indivíduos). A evolução dessa variação sazonal não pode ser explicada por modelos que consideram gerações superpostas, como foi proposto por vários autores. (Werren & Charnov, 1978; Seger, 1983; Werren & Taylor, 1984; West *et al.*, 1997).

Variação em diapausa entre gerações é pouco provável ser importante para *D. distincta* porque apenas indivíduos da 5ª geração diapausam, e todos estes indivíduos emergem na 1ª geração do ano seguinte. Variação em recrutamento ou mortalidade na população é igualmente pouco provável para explicar o padrão porque a sobreposição de gerações é limitada.

Outro tipo de modelo que poderia explicar esta variação seria o de competição local por acasalamento (LMC) (Hamilton, 1967). Neste caso a competição por acasalamento entre irmãos e autocruzamento em populações subdivididas poderia produzir uma razão sexual fortemente desviada para fêmeas. Todavia, a biologia de *Diadasina distincta* torna a aplicação do modelo irreal. Os machos procuram as fêmeas nas agregações de ninhos e as fêmeas acasalam-se repetidamente durante a vida. Além disso, para ser aplicável, o modelo requereria aproximadamente 50% dos acasalamentos entre irmãos, o que é altamente improvável. Martins *et al.* (1999) sugerem que o desvio na razão sexual para fêmeas, observado do início até a metade da estação reprodutiva, possa ser devido ao fenômeno denominado "*local resource enhancement*" (Schwarz, 1988). Esse modelo prevê uma razão desviada para fêmeas quando o comportamento de nidificação de uma fêmea, próxima de outras fêmeas irmãs, reduz o parasitismo. De fato, o parasitismo em *D. distincta* é inversamente proporcional à quantidade de fêmeas nidificando (Antonini & Martins, submetido). Embora seja uma explicação razoável para o desvio para fêmeas, no início da estação reprodutiva, essa explicação é pouco adequada para o desvio da razão sexual em direção ao sexo masculino da metade até o fim da estação. Esta inversão pode provavelmente dever-se ao maior investimento de pólen em filhas do que em filhos, como previsto pelos modelos de Frank (1995) e Rosenheim *et al.* (1996). Entretanto, dados mais detalhados dos padrões de utilização de pólen por *D. distincta* são necessários para validar os modelos (Martins *et al.*, 1999).

Um padrão inverso é observado para a abelha solitária *Osmia bruneri*. Esta espécie nidifica em orifícios encontrados em troncos de árvores mortas. Da mesma maneira que em *D. distincta*, as fêmeas desta abelha são maiores que os machos e, portanto, constituem o sexo mais dispendioso. Em um experimento realizado com abelhas nidificando em uma estufa, foi detectado que a progênie do início da estação reprodutiva é composta principalmente por fêmeas. A produção de ninhos declina progressivamente, e o mesmo acontece com a participação sexo feminino na prole. Este padrão parece estar associado com diminuição da eficiência de forrageamento dos adultos, que provoca um aumento de mortalidade no final do período reprodutivo. Assim, o investimento parental desloca-

se do sexo mais dispendioso para o mais barato a medida que o total de recursos disponíveis para reprodução e sobrevivência diminui. Explicações alternativas seriam o tamanho dos orifícios disponíveis. Por serem maiores, fêmeas exigem orifícios grandes e alta disponibilidade de recursos alimentares (Frohlich & Tepedino, 1985).

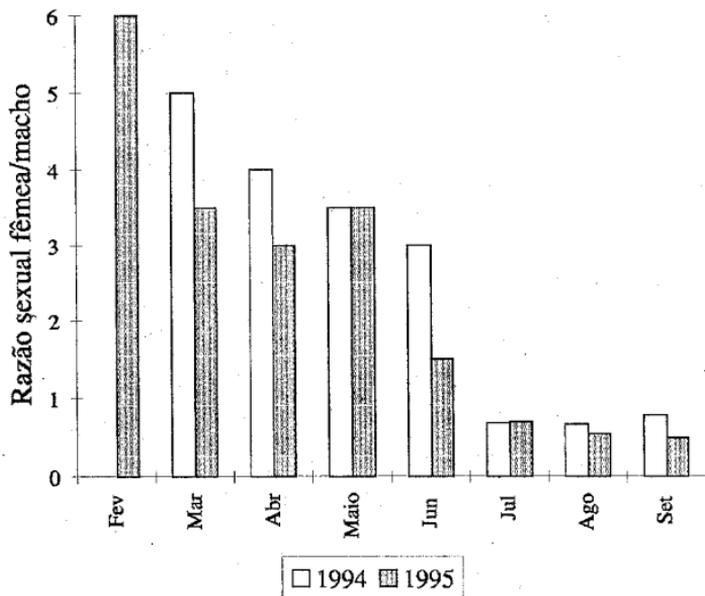


Fig. 3. Razão sexual secundária de *Diadasina distincta* (Apidae = Antophoridae) durante as estações reprodutivas de 1994 e 1995 na Estação Ecológica da UFMG - Belo Horizonte - MG.

Da mesma forma que na diapausa, a variação na razão sexual também pode estar condicionada à detecção de sinais ambientais, como, por exemplo, variações no fotoperíodo. Na vespa parasitóide *Pteromalus puparum* a fotófase de 10 horas luz / 14 horas escuro resulta em uma proporção de fêmeas duas a três vezes maior do que a de machos. No braconídeo *Chelonus inanitus* ocorre o inverso. Um fotoperíodo de 14 horas luz / 10 escuro faz com que 61% da prole seja composta por machos. Quando a duração do dia torna-se igual a da noite, a prole apresenta um ligeiro excesso de fêmeas (Charnov, 1982).

Adaptações a mudanças asazonais

Dada sua natureza estocástica, mudanças acíclicas tendem a provocar respostas rápidas em insetos. Tais alterações não são precedidas de um longo estágio de preparação fisiológica, característico das adaptações a alterações sazonais, devido a ausência ou curta duração dos sinais ambientais. Os tipos

principais de respostas adaptativas a este tipo de mudanças são **quiescência**, **migração**, as mais comuns, e **polifenismo asazonais** (Tauber *et al.*, 1986).

Quiescência

A quiescência é um caso particular de dormência correspondente a um estado temporário de metabolismo reduzido, no qual o desenvolvimento e as atividades normais do indivíduo são interrompidos. A redução metabólica ocorre em resposta a mudanças bruscas e localizadas de condições ambientais. Entretanto, o crescimento e as demais atividades são retomadas tão logo cesse o período desfavorável. Aterações fisiológicas e comportamentais são controladas geneticamente, sem participação de fatores neurohormonais. A quiescência é, portanto, um processo distinto da diapausa porque não possui fases reconhecíveis controladas por fatores diversos (veja Tab. 1). Além disso, não tem determinação genética, e independe de estímulos de longa duração. Adicionalmente, é uma adaptação a períodos adversos de curta duração: poucas são as espécies que se mantêm em quiescência prolongada sem manifestações patológicas (Tauber *et al.*, 1986).

Algumas espécies são capazes de entrar em quiescência ou diapausa, dependendo do tipo de variação ambiental a que estão submetidos. No caso do neuróptero crisopídeo, *Chrysoperla carnea*, a diapausa é induzida pela redução no comprimento do dia para períodos inferiores a 10 horas. A diminuição da temperatura, sem alteração simultânea do fotoperíodo, induz quiescência de até 18 semanas (Chang *et al.*, 1996).

Migração

Como já mencionado, ao contrário da quiescência, a migração permite que o inseto utilize a variabilidade temporal espacial de habitats, mantendo-se ativo durante o período desfavorável. Embora as atividades normais do indivíduos sejam adiadas durante a migração, a duração deste tempo é, geralmente, bastante inferior ao da quiescência.

A migração asazonal e quiescência, entretanto, assemelham-se por serem altamente evoluídas. Devido ao caráter aleatório das mudanças ambientais acíclicas, o inseto deve dispor de um mecanismo de percepção bastante aguçado, que lhe permita prever o início das condições adversas e disparar uma rápida resposta adaptativa. Sendo assim, para que seja efetiva, a preparação para a quiescência ou migração deve iniciar-se mesmo ainda em condições apropriadas (e.g., disponibilidade de alimento, parceiros para acasalamento, locais de ovipo-

sição) e completar-se antes ou no início do período adverso (Tauber *et al.*, 1986).

Variações temporais e a configuração espacial do habitat influenciam no processo de migração sazonal de curta distância (Ellingson, 1997). Habitats em mosaico comumente apresentam taxas de migração inversamente correlacionadas à relação “perímetro:área” das manchas, sendo influenciadas pelo seu grau de isolamento. Assim, manchas grandes ou com bordas intransponíveis, tendem a apresentar taxas menores de migração do que seria esperado por uma dispersão aleatória. O inverso ocorre em manchas pequenas ou com bordas facilmente transponíveis.

Em situações de deterioração ambiental, a taxa de emigração de determinadas manchas pode tornar-se maior do que a natalidade, extinguindo populações locais e aumentando a densidade em outras áreas (Ellingson, 1997). Assim, o fenômeno da migração, entre manchas além de promover a realocação populacional dentro do habitat, pode resultar em estruturas metapopulacionais. No caso dos parasitóides calcidoídeos que atacam a mosca *Terellia ruficaudata*, por exemplo, o habitat se distribui em mosaico do ponto de vista das densidades populacionais dos hospedeiros. Em um experimento de marcação e recaptura, foi observado que o deslocamento das vespas se sobrepõe parcialmente ao de *T. ruficauda* (Tephritidae). No entanto, os parasitóides percorrem uma área bem superior àquela em que as moscas são encontradas. Os autores sugerem que este deslocamento adicional corresponderia à procura de outras concentrações de dípteros, da mesma família, também utilizadas como hospedeiros. O resultado seria o equilíbrio entre as densidades de vespas e moscas, garantindo uma dinâmica populacional estável para ambos.

Polifenismo sazonal

Os polifenismos sazonais ocorrem da mesma maneira que os sazonais, com a diferença que são disparados por alterações ambientais súbitas e não precedidos por período de baixa taxa metabólica. Uma destas manifestações seria a homocromia em relação ao habitat, especialmente comum em lepidópteros e acridídeos. As alterações de coloração, nestes casos, relacionam-se à percepção de sinais químicos, óticos e texturais provenientes do substrato. No besouro tenebrionídeo *Cryptoglossa verrucosa* tais mudanças são determinadas por variações na umidade ambiental e relacionam-se ao balanço hídrico e térmico do indivíduo. Além de mudanças cromáticas, são também comuns alterações na morfologia das asas de espécies de afídeos, gerrídeos, grilos e outros insetos. De maneira semelhante a encontrada no homóptero *Bemisia tabaci*, estas espécies apresentam formas de asas longas, especializadas em migração de longa distância, que aparecem em situações desfavoráveis (Tauber *et al.*, 1986).

Encerrando a discussão dos aspectos gerais das adaptações dos insetos a mudanças ambientais, passaremos à ecologia e a evolução da diapausa em insetos tropicais.

Ecologia e evolução da diapausa

As dificuldades em se definir termos precisos para caracterizar os diferentes tipos de supressão de desenvolvimento em insetos são devidas ao fato de que os eventos reais, no programa de desenvolvimento de um organismo, podem não ser prontamente visíveis. Isso resulta em que os marcadores usados para se observar o curso do desenvolvimento ou sua interrupção, tais como emergência, oviposição ou níveis hormonais, talvez não representem acuradamente a seqüência de eventos. Além disso, a classificação de padrões complexos de adaptações pode subdividir, arbitrariamente, fenômenos que são essencialmente contínuos. Por exemplo a duração ou dependência da diapausa de sinais ambientais particulares (Danks, 1987).

A grande variabilidade potencial, intraindividual (e.g., ovos de uma mesma fêmea com diferentes tempos de desenvolvimento até o estágio adulto) e interindividual, da duração da diapausa, pode dificultar a distinção entre causas e efeitos ecológicos e/ou evolutivos. Por outro lado, a diapausa é apenas uma das adaptações, da história de vida de animais e plantas, que faz parte de um conjunto de respostas adaptativas, acumuladas no tempo evolutivo, i.e., estratégias (Wilbur *et al.*, 1974) ou síndrome adaptativa (Root, 1975).

Portanto, enfatizar a diapausa em detrimento de outras adaptações pode dificultar a compreensão da evolução da história de vida dos organismos (veja Stearns, 1992) considerando ainda que, geneticamente, a seleção atua não em uma característica somente, mas no fenótipo como um todo (e.g., Johnson, 1974).

A documentação de muitos casos de diapausa, em regiões temperadas, como uma resposta à marcante sazonalidade climática e relativa estabilidade climática de regiões tropicais levaram ao mito de que, nessas regiões, não ocorreria diapausa. Esta seria uma resposta evolutiva às condições adversas extremas que são características de regiões temperadas.

A crença de que nos trópicos não há diapausa persiste até os dias de hoje, inclusive em um livro texto recente sobre entomologia didática (Buzzi & Miyazaki, 1993). Isto apesar da documentação ampla de diapausa em várias espécies de insetos tropicais (veja a revisão de Denlinger, 1986) e a opinião de vários autores de que ela teria se originado em regiões tropicais (veja Danks, 1987).

É de interesse ecológico e evolutivo a compreensão das conseqüências da diapausa para a sobrevivência dos indivíduos, para a dinâmica das populações e para a manutenção da estrutura de comunidades de insetos tropicais.

Nestes temas, serão apresentados vários exemplos de diapausa de curta duração (veja também, Tauber *et al.*, 1986; Danks, 1987), e de diapausa extra-longa ou de longa duração, principalmente em dípteros, lepidópteros e himenópteros (veja Danks, 1987:184; Hanski, 1988).

Hanski (1988) reviu a teoria e observações sobre os 4 tipos básicos de diapausa extra-longa para espécies de regiões temperadas, discutindo as causas e consequências deste tipo de diapausa extra-longa do ponto de vista evolutivo, enfatizando o contexto da dinâmica das populações. Nesta revisão, ele compara a diapausa em insetos com a dormência de sementes, procurando encontrar semelhanças entre os dois grupos.

De modo semelhante a Hanski (1988), discutiremos o primeiro registro, para a região Neotropical, de diapausa extra-longa em espécies de abelhas e vespas solitárias, grupos para os quais, até o momento há poucas evidências de diapausa nessa região (veja a revisão de Denlinger, 1986; Martins, 1993; Martins & Antonini, 1994; Martins & Almeida, 1994; Martins *et al.*, 1996).

Além disso, discutiremos também a diapausa em ovos e adultos de cigarrinhas-das-pastagens, homópteros que vivem em ambiente de cerrado marcadamente sazonal, e as implicações desta adaptação para a dinâmica e controle das populações destes insetos-pragas de pastagens (Fontes *et al.*, 1995).

Origem e evolução da diapausa

As várias origens independentes da diapausa entre os insetos sugerem, que ela é uma adaptação relativamente simples para evoluir (Way, 1962). Mas, antes de considerarmos os diferentes cenários possíveis da evolução da diapausa, discutiremos as propostas sobre a sua origem.

Apesar dos exemplos mais expressivos sobre as causas da diapausa serem de regiões temperadas, acredita-se que a diapausa tenha se originado em regiões tropicais (veja Danks, 1987; Tauber *et al.*, 1986).

As principais evidências a este respeito vêm de estudos experimentais e de observação. Por exemplo, apesar da capacidade de entrar em diapausa aumentar em certas espécies que se distribuem de regiões tropicais e subtropicais a regiões temperadas, a capacidade para entrar em diapausa já existia em populações tropicais, tal qual acontece com ovos do bicho-pau *Didymuria violescens* (Readshaw & Bedford, 1971).

Outros estudos têm demonstrado que muitas espécies de insetos tropicais respondem intensamente a mudanças no fotoperíodo, temperatura, sazonalidade de chuvas e de plantas hospedeiras (e.g., Norris, 1959; Denlinger, 1980, 1986; Wolda, 1980). A diapausa no gafanhoto tropical *Nomadacris septemfasciata* é induzida por uma mudança de dias com 13 horas de luz para dias com 12

horas (Norris, 1959, 1962) e baixas temperaturas induzem diapausa em pupas de sarcófagídeos tropicais (Denlinger, 1974, 1978, 1979).

Muitas espécies de insetos entram em diapausa em regiões tropicais sazonais quanto há ocorrência de chuvas (Janzen, 1973). Mas ao contrário do que ocorre na Costa Rica onde os insetos, referidos por Janzen (1973), entram em diapausa na estação seca, na Estação Ecológica do Campus da Universidade Federal de Minas Gerais, em Belo Horizonte, várias espécies de abelhas e vespas solitárias escavadoras passam dormentes o período chuvoso, quando as condições para a nidificação não são favoráveis (Martins, 1996). Todavia, as situações da Costa Rica e de Belo Horizonte são ecologicamente equivalentes, pois os insetos utilizam um mesmo tipo de solução adaptativa às diferentes condições ambientais. A escassez de sementes, um recurso que varia sazonalmente, induz diapausa em espécies tropicais do hemíptero *Oncopeltus* (Dingle, 1979). Alterações qualitativas no conteúdo de água e proteína nos tecidos de plantas hospedeiras, tais como em colmos velhos de milho, são responsáveis pela ocorrência de diapausa na mariposa piralídeo *Diatraea lineolata* (Hynes, 1942; Kevan, 1944). Além disso, muitas espécies tropicais ou cepas tropicais de espécies amplamente distribuídas apresentam diapausa por curtos períodos de tempos e apenas em parte da população (Tauber & Tauber, 1981a) ou em anos desfavoráveis (Denlinger, 1974).

A diapausa de longa duração, que ocorre em parte da população de larvas de certas espécies de abelhas e vespas escavadoras tropicais, tal como discutido anteriormente neste trabalho, pode ser mais frequente em insetos que vivem em outras regiões tropicais semelhantes (Martins, 1996). Entretanto, ao contrário de ser uma diapausa do tipo facultativo, tal como encontrado por Denlinger (1974) para moscas sarcófagídeos, o caso destas abelhas e vespas sugere uma resposta geneticamente determinada porque, apesar de variações nas condições ambientais, em vários anos e diferentes gerações a diapausa se repete previsivelmente.

A diapausa em regiões tropicais teria se originado como uma resposta adaptativa à seca (Ushatinskaya, 1959). Esta proposição é reforçada com evidências em insetos tropicais por Denlinger (1979) para sarcófagídeos, besouros do gênero *Diabrotica* (Krysan *et al.*, 1977) e em outros exemplos da revisão de Tauber & Tauber (1981). As respostas nítidas de diapausa, em várias espécies de insetos de regiões temperadas, podem ter resultado de seleção posterior como uma reação aos *token stimuli*, acoplado com o controle endócrino do desenvolvimento já existente em populações tropicais (Danks, 1987).

Como a diapausa evoluiu?

Os fatores que promovem a evolução de características comportamentais variam em distintas combinações em uma mesma estação ou em diferentes estações do ano. A seleção por condições que variam, junto com o "gene pool" que é parcialmente imune à seleção, devido a vários mecanismos genéticos, explica parte da variação nas respostas em diapausa. Por exemplo, populações setentrionais da borboleta *Pieris occidentalis* retêm, embora sejam normamente suprimidas, as adaptações de difenismo e multivoltinismo, vantajosas em regiões austrais (Shapiro, 1975).

Supõe-se que diapausa obrigatória evoluiu através de estágios intermediários a partir da não existência de diapausa (Masaki, 1961). Este autor é seguido por outros tais como Muller (1970) (citado em Danks, 1987), na crença que a eudiapausa (caracterizada por uma nítida fase indutiva, por apenas um fator e finalizada por um fator diferente) deve ter-se seguido filogeneticamente da parapausa (diapausa obrigatória, fixada ontogeneticamente sem indução ambiental e finalizada por uma mudança ou mudanças em um fator ambiental simples (para uma classificação dos diferentes tipos de diapausa veja Danks, 1987:12). Uma restrição a este tipo de argumentação é que esta seria uma concepção muito simplificadora para um processo evolutivamente complexo (Tauber & Tauber, 1981a).

Muitas idéias genéticas gerais podem ser aplicadas à evolução da diapausa, mas sua aplicação não tem sido consistente e as análises pouco rigorosas (Danks, 1987). Dentre elas há, como exemplo, a proposta de que adaptações locais, incluindo diapausa, em algumas populações setentrionais de certas espécies de *Drosophila*, são impedidas devido ao fluxo gênico de populações austrais (Iwao *et al.*, 1980).

Idéias sobre as conseqüências evolutivas da diapausa também têm sido obtidas pelo modelamento matemático (Danks, 1987). Entretanto, esta abordagem sofre as mesmas restrições de outros modelos que simulam situações complexas e por isso suas predições são muito susceptíveis a pequenas mudanças nos parâmetros modelizados.

A diapausa tem sido considerada em algumas sugestões de especiação [para detalhes veja a revisão de Tauber & Tauber (1981a)]. Por exemplo, Alexander (1968), propõe que especiação simpátrica poderia ter ocorrido em grilos, sendo a divergência específica reforçada por alocria baseada em respostas sazonais, incluindo a diapausa.

Outras propostas tais como especiação simpátrica, em neurópteros, baseada em diferenças de características sazonais (Tauber & Tauber, 1982), foram muito debatidas principalmente porque os dados apresentados podem ser inter-

pretados de várias formas, dificultando a conclusão sobre a ocorrência ou não de especiação simpátrica (Danks, 1987).

Ecologia evolutiva da diapausa

A variabilidade de tempos de desenvolvimento ovo-adulto é adaptativa?

Muitas espécies de organismos dispersam seu esforço reprodutivo no tempo, ao invés de concentrá-lo em um único episódio pontual. Este comportamento reprodutivo tem sido interpretado como uma estratégia que evoluiu sob influência da imprevisibilidade ambiental (Danks, 1987; Tauber *et al.*, 1986). Em ambientes imprevisíveis, a seleção tende a favorecer comportamentos que minimizem o risco de mortalidade e a conseqüente redução da aptidão darwiniana individual. Cohen (1966, 1967) demonstrou a natureza adaptativa da variação em tempos de dormência da prole de uma única planta, gerada pela modificação das respostas a sinais ambientais. O aumento na variância de tempos de dormência reduz a variância de fitness entre gerações.

Considere duas fêmeas de insetos, de uma mesma população, vivendo e reproduzindo em um ambiente imprevisível, do ponto de vista climático ou da ocorrência de inimigos naturais. Considere também que uma delas coloca todos os seus ovos em uma mesma época e a outra distribui seu esforço reprodutivo, temporalmente, colocando ovos dormentes de diferentes tempos de desenvolvimento.

Não é difícil imaginar que, dado a imprevisibilidade ambiental, a segunda fêmea teria uma maior probabilidade de deixar descendentes do que a primeira. Este tipo de estratégia (conjunto de características fenotípicas) é conhecida como dispersão do risco ("*risk spreading*"), "*bet-hedging*" ou estratégias mistas ("*mixed strategies*") (Den Boer, 1968; Stearns, 1976; Seger & Brockmann, 1987).

O termo estratégias mistas também faz parte da conceituação de Maynard-Smith (1982) para definir "Estratégia Evolutivamente Estável" (EES). Ele admite que estratégias evolutivamente estáveis podem incluir estratégias puras (i.e., uma resposta), polimorfismos estáveis (frações fenotípicas, geneticamente programadas, exibindo diferentes respostas), estratégias mistas ou condicionais (as decisões geneticamente programadas seriam reversíveis ou irreversíveis variando de acordo com condições ambientais). Entretanto, parece haver uma diferença fundamental entre "*bet-hedging*" e a estratégia mista condicional de Maynard Smith. Enquanto nessa as respostas comportamentais, morfológicas ou fisiológicas são condicionais, i.e., variam de acordo com variações

ambientais; naquela as respostas seriam rígidas, i.e., a variabilidade se manifesta independentemente de variações das condições externas.

Um dos bons exemplos da dispersão de risco é a existência de diapausa de longa duração em insetos de regiões áridas, onde as chuvas, além de escassas, são extremamente irregulares quanto ao local, tempo e quantidade. Nestes locais, uma pequena parte das populações, de várias espécies de insetos, permanece inativa por um período de tempo superior a um ano. Em consequência disso, ocorre um polimorfismo de tempos de emergência de adultos, tal como Waldbauer (1978) encontrou para espécies de mariposas.

A diapausa prolongada pode ser adaptativa. Apesar dos indivíduos dormentes não se reproduzirem, na época favorável à maioria da população, tendo por isso, potencialmente, sua aptidão darwiniana diminuída, eles poderão ter sucesso futuro. Isto ocorre quando catástrofes eliminam os indivíduos que estão reproduzindo, mas não atingem os indivíduos dormentes. Adicionalmente, estes indivíduos dormentes também servirão com fontes de recuperação da população, caracterizando a diapausa como uma importante adaptação a tais tipos de ambientes.

Uma das consequências populacionais da diapausa extra-longa é a diminuição da variância no número de indivíduos resultando em populações mais estáveis (Hanski, 1988). Esta expectativa necessita ser testada em insetos tropicais em estudos populacionais de longa duração.

Um exemplo de diapausa prolongada, em insetos de região árida, é o das mariposas da família Ethimidae cujas larvas são especializadas em sementes de agaváceas do gênero *Yucca* (Powell, 1974). Outros exemplos da região neotropical incluem o polimorfismo de tempos de emergência de 60 a 390 dias em abelhas e vespas solitárias (Martins, 1996) e a variabilidade de tempos de eclosão, 61 a 360 dias, de ovos dormentes da cigarrinha-das-pastagens, *Deios flavopicta* (Homoptera: Cercopidae) (Fontes *et al.*, 1995).

Larvas do esfecídeo *Rubrica nasuta* e da abelha megaquilídeo *Megachile assumptionis* podem permanecer em diapausa no laboratório, à temperatura ambiente, por mais de 720 dias. No campo, também foi detectado diapausa prolongada para larvas da abelha Anthophoridae *Ptilothrix plumata* e do esfecídeo *Bicyrtes angulata*, além de evidências que o esfecídeo *Rubrica nasuta* e a abelha megaquilídeo *Megachile assumptionis* também podem, potencialmente, exibir diapausa de longa duração (Fig. 4).

Todas estas espécies produzem larvas que se desenvolvem sem diapausa e larvas dormentes. De modo semelhante a certas espécies de regiões temperadas áridas, os ovos que originam larvas de desenvolvimento rápido permitem que parte da população reproduza quando as condições são favoráveis. Os ovos que produzem larvas dormentes, fazem com que parte da população passe, incó-

lume, o período desfavorável, e também sincronizam a emergência dos adultos na época favorável à reprodução.

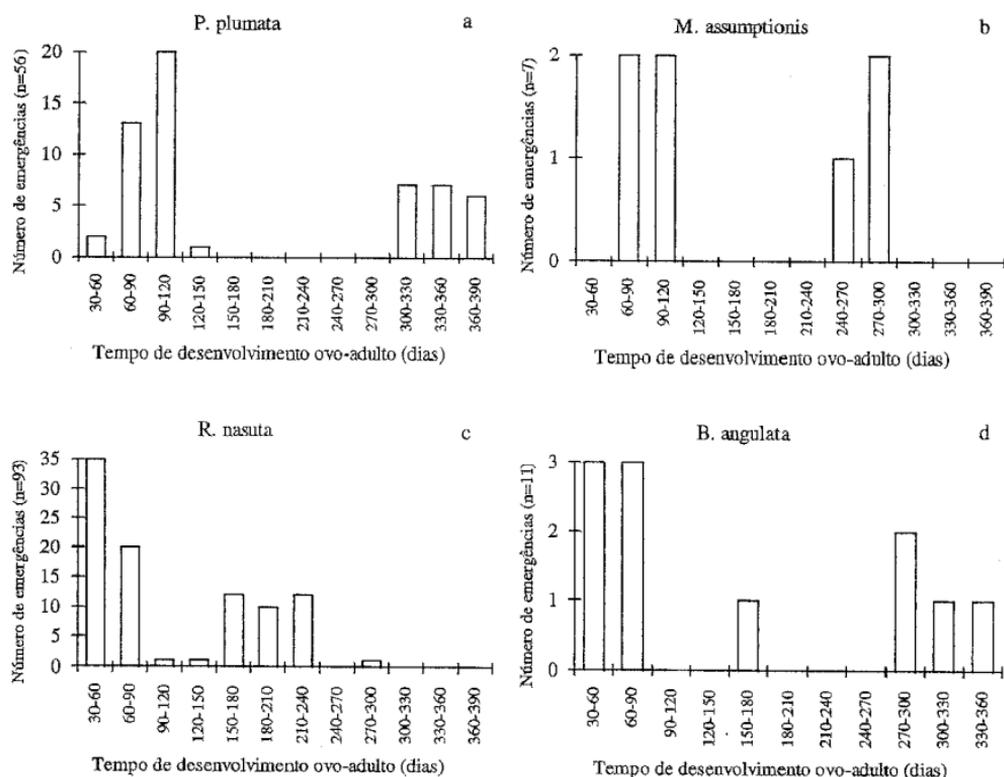


Fig. 4. Número de emergências e tempo de desenvolvimento ovo-adulto de vespas e abelhas solitárias. (a) Martins *et al.* (1996); (b) Almeida *et al.* (1997); (c) Pimenta & Martins (1999); (d) Martins & Soares (1998).

Polimorfismo de tempos de emergência devem ser adaptações comuns, em regiões tropicais sazonais (Martins, 1996) e em regiões temperadas (Waldbauer *et al.*, 1973) que reduzem a probabilidade de extinção em habitats imprevisíveis, permitindo que as populações explorem habitats sazonalmente variáveis (Tauber & Tauber, 1981) e a redução da competição interespecífica. Isso é o que parece ocorrer em uma comunidade de odonatas do norte da Europa, na qual fêmeas de espécies dominantes produzem uma proporção cada vez maior de ovos de diapausa a medida que se aproxima a estação seca. Essa estratégia permite a redução da competição interespecífica devido a especialização temporal em diferentes nichos ecológicos (Stenberg, 1994).

A variabilidade de tempos de emergência para as espécies de abelhas e vespas solitárias é ampla e bimodal (Fig 4). Entretanto, ainda não sabemos as causas desta ampla variabilidade e significado ecológico-evolutivo para este conjunto semelhante de distribuições bimodais.

Além dessa variabilidade, entre indivíduos, foi também observado que uma fêmea de *Ptilothrix plumata* e outra de *Bicyrtes angulata* colocaram dois ovos, cada uma, que geraram larvas com tempo de desenvolvimento respectivamente de 47 e 360 e 55 e 390 dias (Martins, 1996). Caso outras fêmeas apresentem esta mesma característica, esta variabilidade aditiva representará uma variabilidade ainda maior na população.

Diapausa de curta duração também ocorre na Estação Ecológica da UFMG (Martins *et al.*, 1996). A abelha *Diadasina distincta* é multivoltina, apresentado 5 gerações que se sucedem na época seca, quando há disponibilidade de flores de espécies de *Ludwigia* (Onagraceae), nas quais são especializadas na coleta de pólen. A população da abelha cresce e diminui seguindo o aumento e diminuição do número de flores (Martins *et al.*, 1996; Martins *et al.*, 1999). A cada ano, todos os adultos da primeira geração são originários das larvas que permanecem dormentes durante os 5 meses chuvosos. Na época das chuvas não há flores de *Ludwigia* e o solo, provavelmente devido ao excesso de umidade, não está adequado para a construção dos ninhos.

Os adultos de *Diadasina distincta* emergem quando as espécies de *Ludwigia* novamente iniciam o florescimento, repetindo-se anualmente o mesmo ciclo de vida. Este é um caso em que a diapausa larval em toda a população possibilita a sincronização da emergência dos adultos com a disponibilidade do recurso preferencial.

Além disso, é interessante ressaltar que as fêmeas de *D. distincta* coletam água, transportando-a no papo até o local de nidificação, onde a regurgitam, umidecendo o solo e assim facilitando a escavação. Esta adaptação, também existente em outro antoforídeo sintópico e sincrônico, *Ptilothrix plumata*, é extremamente importante para o sucesso da nidificação em épocas secas, em locais sazonais. Considerando em conjunto a capacidade de coleta de água e a diapausa, conseguimos perceber como o ciclo de vida de uma espécie é um resultado de um conjunto de adaptações ou síndrome adaptativa (Root, 1975).

A coleta de água não é, entretanto, uma solução universal para abelhas escavadoras. Esta adaptação, por exemplo, não está presente na espécie norte-americana, *Diadasia rinconis*, que é muito próxima, filogeneticamente, de *D. distincta*. Os adultos de *D. rinconis* emergem até um mês antes do início das chuvas, mas as fêmeas só iniciam a escavação dos ninhos após a ocorrência das primeiras chuvas que amolecem o solo (Ordway, 1977).

A dispersão do risco pode também resultar de outros tipos de comportamentos além da diapausa. Por exemplo, em certas espécies de hemípteros aquáticos do gênero *Gerris*, que vivem em habitats imprevisíveis, a dispersão do risco resulta de uma grande longevidade dos adultos e da oviposição distribuída temporalmente em pequenos lotes de ovos, além do retardamento da reprodução devido a diapausa (Vepsalainen, 1978). Fêmeas do ortóptero *Gryllus firmus* depositam lotes mistos de ovos dormentes e não dormentes de acordo com o ambiente (Walker, 1980). Ovos que produzem larvas dormentes e não dormentes em *Diadasina distincta*, *Rubrica nasuta* e *Bicyrtes angulata* também produzem uma mistura complexa de gerações e tamponam os efeitos ambientais desfavoráveis, climáticos e falta de alimento.

A diapausa, além de determinar a forma e duração do ciclo de vida destas abelhas e vespas, também pode manter a estrutura trófica de uma comunidade componente, neste caso constituída por uma espécie de abelha, suas plantas hospedeiras e os parasitóides de suas larvas. Larvas do Bombyliidae parasitóide de *D. distincta*, *Anthrax* sp., entram em diapausa no interior da cela do ninho, após consumir a larva da abelha. Quando as larvas, que escaparam do parasitismo, transformam-se em adultos reprodutivos e as fêmeas começam a nidificar, o mesmo ocorre com os adultos da mosca. O resultado é a sincronização dos ciclos de vida do parasitóide com o da abelha, sendo que esta também está sincronizada com a época de floração da planta hospedeira (Fig. 5).

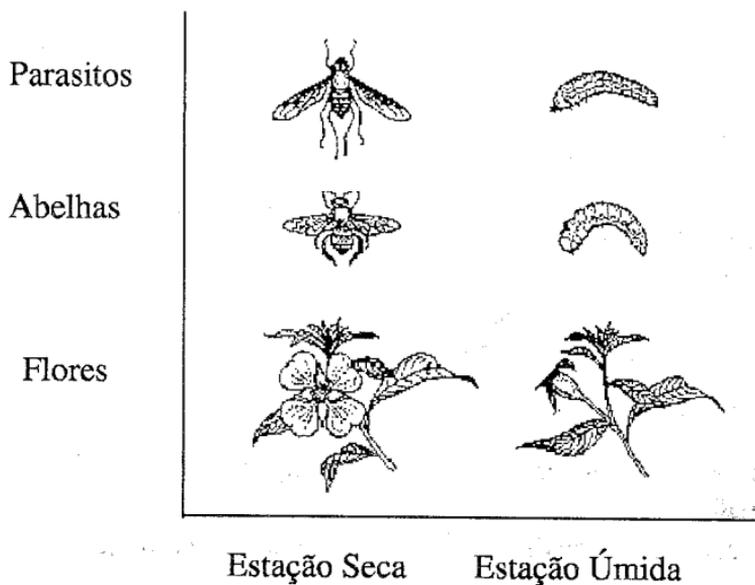


Fig. 5 - Representação esquemática da sincronização do ciclo de vida da abelha *Diadasina distincta*, (Antophoridae) do díptero parasitóide *Anthrax* sp. (Bombyliidae) e da floração da planta hospedeira *Ludwigia* sp. (Onagraceae).

Embora a teoria de dispersão de risco seja complexa, assim como a literatura que dela trata, Hopper (1999) em revisão muito recente, salienta que ainda não foram geradas hipóteses detalhadas testáveis acerca da evolução de "bet-hedging". Indo mais adiante, o autor ressalta também a ausência de testes cujos resultados demonstrem de maneira inequívoca que estratégias envolvendo dispersão de risco desempenham um papel importante na evolução do comportamento ou história de vida dos insetos. Estas evidências, ainda segundo o autor, só serão produzidas após o desenvolvimento de modelos que sejam capazes de prever a variação da intensidade da dispersão de risco em diferentes populações ocorrendo em diferentes ambientes, e testes para tais modelos que meçam as variações de fenótipos e aptidão através de várias gerações.

Diapausa e especialização

Ao rever quais são os fatores ecológicos que podem influenciar a evolução da diapausa em insetos tropicais, discutiremos as respostas à variabilidade qualitativa e quantitativa de recursos alimentares e os possíveis efeitos de inimigos naturais dentro do contexto da especialização. Fatores abióticos tais como fotoperíodo (a dica mais importante para a indução de diapausa em insetos de regiões temperadas), chuvas e temperatura, que disparam o início ou término do estado de diapausa, os chamados "*token stimuli*", são amplamente discutidos no início deste capítulo e em outros trabalhos (e.g., Danks, 1987; Tauber *et al.*, 1986).

Quando o ambiente torna-se inadequado para a sobrevivência e reprodução, por alterações das condições climáticas ou indisponibilidade sazonal de certos tipos de alimentos, as consequências destas variações são diferentes para insetos especialistas e generalistas.

Insetos especializados em plantas hospedeiras ou presas, têm como opções ecológica e evolutiva o escape no tempo e no espaço, através de diapausa ou migração que são duas respostas alternativas aos efeitos de condições desfavoráveis do ambiente (Southwood, 1977).

Insetos generalistas, além de também poder entrar em diapausa ou migrar, ainda têm a opção de mudar de hospedeiros ou de presas, respondendo às variações em suas abundâncias, sem interromper suas atividades reprodutivas (Price, 1984).

Variações na qualidade e quantidade de alimento, que também podem funcionar como "*token stimuli*", são de maior interesse no presente contexto. Sabe-se, por exemplo, que pelo menos em algumas espécies de insetos predadores, a presença das presas induz o término da diapausa, e a qualidade e/ou quantidade de alimento provido por plantas hospedeiras pode influenciar o iní-

cio ou fim da diapausa (veja exemplos na discussão geral sobre Adaptações Sazonais).

Além disto, pelo fato de as regiões tropicais serem, em geral, menos sujeitas a variações climáticas, as quais, em regiões temperadas, são muito importantes na expressão da diapausa, variações sazonais na disponibilidade de alimento podem ser ecológica e evolutivamente mais importantes naquelas regiões. Um exemplo é a diapausa no hemíptero *Oncopeltus fasciatus* especializado em sementes (Dingle *et al.*, 1980) e possivelmente na abelha especialista *Diadasina distincta* (Martins *et al.*, 1996).

A disponibilidade de alimento em regiões temperadas pode também influenciar a ocorrência de diapausa. Este fato é detectado mais facilmente em insetos especializados, como por exemplo a borboleta do deserto *Euphydryas chalcedonea*. A diapausa nesta espécie possibilita as larvas sobreviverem o período de seca, quando as folhas do arbusto de que se alimentam não estão disponíveis (Mooney, 1980). Outros insetos frugívoros de deserto também apresentam respostas similares (e.g., Pearson, 1962).

Por outro lado, em insetos generalistas tais como o hemíptero *Oncopeltus cingullifer antillensis*, que se alimenta de sementes e frutos, não ocorre diapausa. Em contraste o seu congêner tropical, *O. fasciatus*, especialista em sementes, entra em diapausa reprodutiva quando estas não estão disponíveis (Dingle *et al.*, 1980).

Parasitóides podem também responder com diapausa, à variação sazonal dos hospedeiros, como é o caso de *Nasonia vitripennis* que produz mais larvas dormentes em pupas de mosca *Sarcophaga* spp. do que em outros hospedeiros, também sarcófagídeos. Isto ocorre, principalmente, devido ao fato destas passarem o inverno como pupas, servindo de reservatório para os parasitóides (Saunders *et al.*, 1970).

A restrição temporal da disponibilidade de alimento para predadores é menos marcante do que para parasitóides, porque aqueles tendem a ser mais generalistas (Price, 1984), conseqüentemente sendo menos susceptíveis a tais restrições. Entretanto, Penney (1969) mostrou que a diapausa de verão no besouro carabídeo, *Nebria brevicollis*, é correlacionada com a redução drástica da abundância de suas presas, colêmbolos e ácaros.

A pressão de predadores pode ser responsável pelo retardo do tempo de emergência, em 13 ou 17 anos, dos adultos das cigarras *Magicicada* spp. Os inimigos naturais que se beneficiam da grande disponibilidade de alimento, em anos de emergência destas espécies, têm as suas populações limitadas em anos de escassez, quando as ninfas permanecem sob o solo (Lloyd & Dybas, 1966).

A pressão de predadores também tem sido proposta para explicar as emergências alternadas, entre anos, em algumas espécies de mariposas de re-

giões temperadas (Douwes, 1980; Mikkola, 1976) e alguns casos de diapausa prolongada (e.g., Trofimov, 1975; Maeta *et al.*, 1982).

Apesar da escassez de evidências sobre a influência da disponibilidade do alimento na expressão da diapausa, a consideração do papel ecológico desta adaptação provavelmente não deve ser desvinculada da discussão sobre que condições ecológicas que favorecem a evolução de hábitos especializados ou generalistas. Isto por causa da tendência aparente da diapausa ocorrer mais freqüentemente em especialistas (Danks, 1987).

Teoricamente, a evolução da especialização alimentar deve ser favorecida em ambientes onde o alimento é abundante e previsível (Emlen, 1966; Levins & McArthur, 1968). Por outro lado, devido a sazonalidade, o uso de tais recursos estabeleceria restrições à história de vida do especialista. Neste caso, a diapausa poderia ser adaptativa, tanto possibilitando o especialista escapar das condições adversas, quanto sincronizando a emergência de adultos em épocas quando o alimento for abundante. Tal situação foi exemplificada acima para várias espécies de regiões temperadas e tropicais (e.g., Tauber *et al.*, 1986; Danks, 1987). Além delas, as evidências obtidas para a abelha solitária *D. distincta* e para a vespa *Editha magnifica* parecer indicar tendência semelhante (Martins, 1993; Martins *et al.*, 1997). Embora nesta espécie a diapausa seja um mecanismo efetivo de escape e sincronização da emergência dos adultos, não é claro se ela é causa ou efeito da evolução da suposta especialização alimentar.

Para uma revisão sobre evolução da especialização veja Futuyama & Moreno (1986) que, entretanto, não tratam das possíveis relações entre diapausa e especialização, o que parece ser uma possibilidade evolutiva em ambientes sazonais.

Diapausa, filopatria e sucessão

A diapausa pode também favorecer a evolução de filopatria (reprodução de indivíduos no mesmo local onde nasceram) (Martins, 1996). Este pode ser o caso de insetos que apresentam tendência a serem filopátricos, como é o caso de himenópteros aculeados, especialmente abelhas e vespas solitárias (Eickwort, 1981; Evans, 1974; Martins, 1991, 1993; Martins & Antonini, 1994; Matthews, 1992).

Caso a diapausa seja realmente associada à filopatria, ambas podem influenciar a determinação do padrão de sucessão de espécies de vespas solitárias escavadoras. Isto pode estar acontecendo na Serra do Japi, em São Paulo, onde a ordem da seqüência de ocorrência de espécies, que nidificam em uma mesma mancha de solo exposto, no interior da mata, manteve-se inalterada durante 3 anos de observações, de acordo com a representação na Fig. 6. Convém, entre-

tanto, salientar que essas supostas relações necessitam ser explicitadas através de estudos de observação e/ou experimentais que evidenciem sua natureza, o que ainda não ocorreu até o presente.

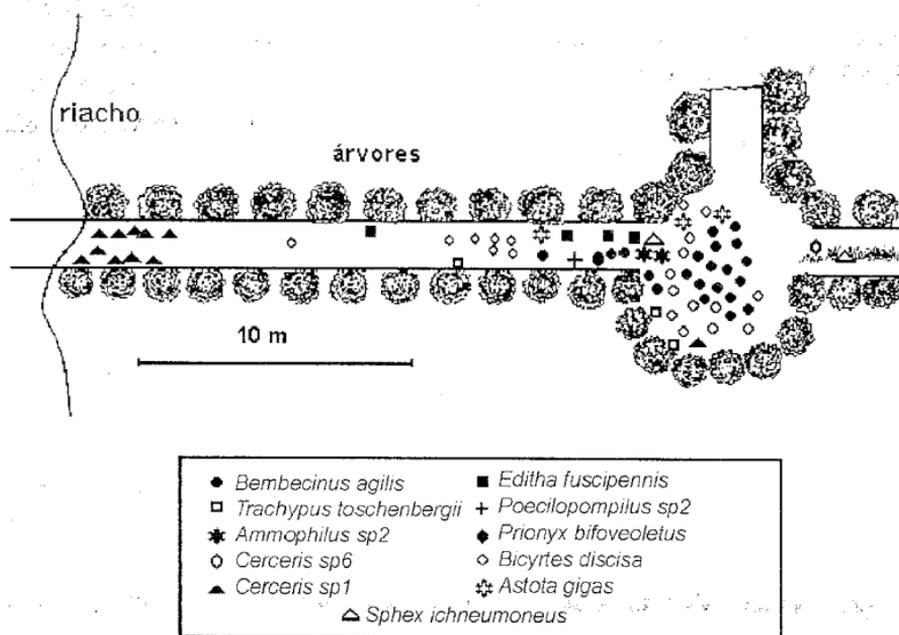


Fig. 6 - Representação esquemática da distribuição de ninhos de diferentes espécies de Sphecidae e Pompilidae solitários em uma trilha na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo.

Conclusão

Sabe-se muito sobre as causas proximais da diapausa, principalmente devido aos resultados de pesquisas experimentais, em insetos-pragas e vetores de doenças, que permitiram a identificação dos estímulos que a iniciam ou a finalizam. Entretanto, estudos sobre as causas evolutivas das características ecológicas da diapausa ainda são incipientes, em especial os que relacionem a diapausa com especialização ecológica ou com filopatria.

A mera demonstração de diapausa no campo, que é informação básica para identificação e interpretação de padrões, é ainda muito escassa para as regiões tropicais (veja entretranto, Martins, 1996).

Estudos comparativos de espécies em regiões tropicais asazonais onde, em teoria, não seria esperado a ocorrência de diapausa e regiões tropicais sazonais, tal qual a Estação Ecológica da UFMG, em Belo Horizonte, seriam importantes para esclarecer o papel de interações ecológicas na evolução da diapausa.

Agradecimentos

Agradecemos a Geraldo W. Fernandes, Evaldo Vilela e Antonio R. Pazzini pela leitura crítica do manuscrito. Os estudos de Rogério P. Martins e colaboradores receberam financiamento do CNPq, FAPEMIG e PrPq-UFMG. Rogério P. Martins e colaboradores receberam bolsas de produtividade científica, mestrado e iniciação científica do CNPq e da CAPES. Este capítulo é uma contribuição do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo de Vida Silvestre do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, MG.

Referências bibliográficas

- Alexander, R.D. 1968. Life cycle origins, speciation, and related phenomena in crickets. *The Quarterly Review of Biology* 43(1): 1- 41.
- Almeida, D. A. O; Martins, R. P. & Buschini, L. T. 1997. Behavior and nesting dynamics of the Neotropical cavity nesting specialist *Megachile assumptionis* Schiottky, with comparisons to the Nearctic *Megachile brevis* Say (Hymenoptera: Megachilidae). *Journal of Hymenoptera Research* (no prelo).
- Brockman, H. J. & Grafen, A. 1992. Sex ratio and life-history patterns of a solitary wasp, *Trypoxylon (Trypargilum) politum* (Hymenoptera: Sphecidae). *Behavioural Ecology and Sociobiology* 30:7-27.
- Brodeur, J. & McNeil, J. M. 1989. Biotic and abiotic factors involved in diapause induction of the parasitoid, *Aphidius nigripes* (Hymenoptera: Aphidiidae). *Journal of Insect Physiology* 35(12):969-974.
- Buzzi, J.Z. & Myazaki, R.D. 1993. *Entomologia Didática*. Ed. Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Byrne, D. N ; Rathman, R. J.; Orum, T. V. & Palumbo, J. C. 1996. Localized migration and dispersal by the sweet potato whitefly, *Bemisia tabaci* *Oecologia* 105: 320-328.
- Byrne, D. N. & Houck, M. A. 1990. Morphometric identification of wing polymorphism in *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae). *Annals of the Entomological Society of America* 83(3): 487-489.
- Chang, Y. F.; Tauber, M. J. & Tauber, C. A., 1996. Reproduction and quality of F1 offspring in *Chrysoperla carnea*: differential influence of quiescence,

artificially-induced diapause, and natural diapause. *Journal of Insect Physiology* 42(6): 521-528.

Charnov, E. L. 1982 *The Theory of Sex Allocation*. Monographs in Population Biology 18: Princenton University Press, New Jersey.

Cohen, D. 1966. Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *Journal of Theoretical Biology* 12: 119-124.

Cohen, D. 1967. Optimizing reproduction in a randomly varying environment when a correlation may exist between the conditions at the time a choice has to be made and the subsequent outcome. *Journal of Theoretical Biology* 16: 1-14.

Cronin, A. L. & Schwarz, M. P. 1997. Sex ratios, local fitness enhancement and eusociality in the allodapine bee *Exoneura richardsoni*. *Evolutionary Ecology*, 11, 567-577.

Danks, H. V. 1987. Insect dormancy: an ecological perspective. *Biological Survey of Canada Monographs Series N° 1*, Ottawa.

Den Boer, P.J. 1968. Spreading of risk and stabilization of animal numbers. *Acta Biotheorologica* 18(3-4) 165-194.

Denlinger, D. L. 1974. Diapause potential in tropical flesh flies. *Nature, London*, 252(5480): 223-224.

Denlinger, D.L. 1978. The developmental response of flesh flies (Diptera; Sarcophagidae) to tropical seasons. Variation in generation time and diapause in East Africa. *Oecologia* 35 (1): 105-107.

Denlinger, D.L. 1979. Pupal diapause in tropical flesh flies: environmental and endocrine regulation, metabolic rate and genetic selection. *Biological Bulletin of Marine Biology Laboratory, Woods Hole* 156(1): 31-46.

Denlinger, D.L. 1980. Seasonal and annual variation in insect abundance in the Nairobi Park, Kenya. *Biotropica* 12 (2): 100-106.

Denlinger, D.L. 1986. Dormancy in tropical insects. *Annual Review of Entomology* 31: 239-264.

Dingle, H. 1979. Adaptive variation in the evolution of insect migration. Pp. 64-87, In: H. Dingle ed. *Evolution of Insect Migration and Diapause*. Springer-Verlag, N. Y.

- Dingle, H.; Alden, B.M.; Blakey, N.R.; Kopec, D. & Miller, E.R. 1980. Variation in photoperiodic response within and among species of milkweed bugs (*Oncopeltus*). *Evolution* 34(2): 356-370.
- Douwes, P. 1980. Periodical appearance of species of the butterfly genera *Oeneis* and *Erebia* in Fennoscandia (Lepidoptera: Satyridae). *Entomologia Generalis* 6(2-4): 151-157.
- Eickworth, G.C. 1981. Presocial Insects. Pp. 199-380, In: Hermann, ed., *Social Insects*, vol.2. Academic Press, New York.
- Eizaguirre, M.; López, C.; Asín, L. & Albajes, R. 1994. Thermoperiodism, photoperiodism and sensitive stage in the diapause induction of *Sesamia nonagrioides* (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Insect Physiology* 40(2): 113-119.
- Ellingson, A.R. 1997. Insect emigration in patchy habitats: a review of the effects of patchy geometry and context. Students Review Articles, State University of Colorado.
- Evans, H.E. 1974. Digger wasps as colonizers of new habitats (Hymenoptera : Aculeata). *New York Entomological Society* 82: 259-267.
- Fontes, E. G.; Pires, C. S. & Sujii, E. B. 1995. Mixed risk-strategies and the population dynamics of a brazilian pasture pest, *Deois flavopicta* (Homoptera: Cicadellidae). *Journal of Economic Entomology* 88(5): 1256-1262.
- Frank, S. A. 1995. Sex allocation in solitary bees and wasps. *American Naturalist* 146, 316-323.
- Frohlich, D. R. & Tepedino, V. J. 1985. Sex ratio, parental investment, and interparent variability in nesting success in a solitary bee. *Evolution* 40(1):142-151.
- Futuyma, D. & Moreno, G. 1986. The evolution of specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 207-233.
- Gehrken, U. & Doumbia, Y.O. 1995. Diapause and quiescence in eggs of a tropical grasshopper *Oedalus senegalensis* (Krauss). *Journal of Insect Physiology* 42(5): 483-491.
- Glitho, I.A.; Lenga, A.; Pierre, D. & Huignard, J. 1996. Changes in the responsiveness during two phases of diapause termination in *Bruchidius atrolineatus* Pic (Coleoptera: Bruchidae). *Journal of Insect Physiology* 42(10): 953-960.

- Hamilton, W. D. 1967. Extraordinary sex ratios. *Science* 156, 477-488.
- Hanski, I. 1989. The four kinds of diapause in insects. *Annali Entomologici Fennici* 25: 37-53.
- Helms, K. R. 1994. Sexual size dimorphism and sex ratios in bees and wasps. *American Naturalist* 143, 418-434.
- Hopper, K. R. 1999 Risk spreading and bet-hedging in insect population biology. *Annual Review of Entomology* 44: 535-560.
- Hynes, H.B.N. 1942. Lepidopterous pests of maize in Trinidad. *Tropical Agriculture Trinidad* 19(10): 194-202.
- Istock, C. A. 1981. Natural selection and life history variation: theory plus lessons from a mosquito. pp. 113-127 In R.F. Denno and H. Dingle (eds.) *Insect life history patterns: habitat and geographic variation*. Springer Verlag, NY.
- Iwao, Y; Kimura, M.T.; Minami, N. & Watanabe, H. 1980. Bionomics of Drosophilidae (Diptera) in Hokkaido, III. *Drosophila auraria* and *D. biauria*. *Kontyu* 48(2): 160-168.
- Janzen, D.H. 1973. Sweep samples of tropical foliage insects: effect of season, vegetation types, elevation, time of day and insularity. *Ecology* 54(3): 687-708.
- Johnson, G. B. 1974. Enzyme polymorphism and metabolism. *Science* 184(4132): 28-37.
- Jones, T. H; Godfray, H. C. J. & Hassel, M. P. 1996. Relative movement patterns of a tephritid fly and its parasitoid wasps. *Oecologia* 106: 317-324.
- Kevan, D. K. McE. 1944. The bionomics of the neotropical cornstalk borer *Diatraea lineolata* Wlk. (Lep., Pyral) in Trinidad, B.W.I. *Bulletin of Entomological Research* 35 (1): 23-30.
- Krysan, J.L., Branson, T.F. & Castro, G.D. 1977. Diapausa em *Diabrotica virgifera* (Coleoptera: Chrysomelidae): a comparison of eggs from temperate and tropical climates. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 22(1): 81-89.
- Lee, K. Y. & Denlinger, D. L 1996. Diapause-regulated proteins in the gut of pharate first instar larvae of the gypsy moth, *Lymantria dispar*, and the

effect of KK-42 and neck ligation on expression. *Journal of Insect Physiology* 42(5): 423-431.

- Lefevre, K. S. 1989. Endocrine control of diapause termination in the adult female Colorado potato beetle *Leptinotarsa decemlineata* *Journal of Insect Physiology* 35(3): 197-203.
- Lloyd, M. & Dybas, H.S. 1966. The periodical cicada problem. I. Population ecology; II. Evolution. *Evolution* 20(2): 133-139.
- Maeda, M., S. Sato & J. Yukawa. 1982. Polymodal emergence pattern of the Machilus leaf gall midge, *Daphnephila machilicola* Yukawa (Diptera: Cecidomyiidae). *Kontyu* 50 (1): 44-50.
- Martins, R.P. (1991). Biologia e Comportamento de comunidades de vespas escavadoras (Hymenoptera; Aculeata). Tese de doutoramento, Unicamp, 116 pp.
- Martins, R.P. 1993. The Biology of *Editha magnifica* (Perty 1834) (Hymenoptera Sphecidae). *Tropical Zoology* 6: 109-123.
- Martins, R. P. & de Almeida, D.A.O. 1994. Is the megachilid bee, *Megachile assumptionis*, a cavity-nesting specialist?. *Journal of Insect Behavior* 7(5): 759-765.
- Martins, R. P. & Antonini, Y. 1994. The biology of *Diadasina distincta* (Holmberg 1903) (Hymenoptera: Anthophoridae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 96(3): 553-560.
- Martins, R. P. 2000. Dormancy, specialization, population dynamics and community structure of solitary bees and wasps in tropical seasonal habitats. Manuscrito não publicado, 27 pp.
- Martins, R.P. 2000. Bimodality in egg-adult developmental time in tropical solitary bee and wasps. Manuscrito não publicado, 30 pp.
- Martins, R.P., Guimarães, F.G. & Dias, C.M. 1996. The nesting biology of *Ptilothrix plumata* Sm. with a comparison of other species in the genus. *Journal of the Kansas Entomological Society* 69(1): 9-16.
- Martins, R. P., Soares, L. A. & Yanega, D. 1997. The nesting behavior and dynamics of *Bicyrtes angulata* (F. Smith) with comparisons to other species in the genus (Hymenoptera:Sphecidae). *Journal of Hymenoptera Research*. 7(2): 165-177.

- Martins, R.P.; Antonini, Y.; Silveira, F.A. & West, S. 1999. Is the seasonal variation in sex ratio of a solitary neotropical bee adaptive? *Behavioral Ecology* (no prelo).
- Masaki, S. 1961. Geographic variation of diapause in insects. *Bull. Fac. Agric. Hirosaki Univ.* 7: 66-98.
- Matthews, R.W. 1992. Evolution of social behavior in sphecid wasps. Pp. 570-602, In: K.G. Ross and R. W. Matthews eds., *The Social Biology of Wasps*. Comstock Publishing Associates, London.
- Maynard Smith, J. 1982. *Evolution and Theory of the Games*. Cambridge University Press, Cambridge.
- McWatters, H. G. & Saunders, D. S. 1996. The influence of each parent and geographic origin on larval diapause in the blow fly, *Calliphora vicina*. *Journal of Insect Physiology* 42(8): 721-726.
- Mikkola, K. 1976. Alternate-year flight of northern *Xestia* species (Lep. Noctuidae) and its adaptive significance. *Annales Entomologici Fennici* 42(4): 191-199.
- Mooney, H.A., Erlich, P.R., Lincoln D.E. & Williams, K.S. 1980. Environmental controls on the seasonality of drought deciduous shrub, *Diplacus aurantiacus* and its predator, the checkerspot butterfly, *Euphydryas chalcedonia*. *Oecologia* 45(2) 143-146.
- Norris, M.J. 1959. The influence of photoperiod on imaginal diapause in the red locust (Serv.). *Entomologia Experimentalis et Applicata* 2(2): 154-168.
- Norris, M.J. 1962. Diapause induced by photoperiod in a tropical locust, *Nomadacris septemfasciata* (Ser.). *Annals of Applied Biology* 50(3): 600-603.
- Ordway, E. 1977. The life history of *Diadasia rinconis* Cockerell (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 60 (1)15-24.
- Panella, N. 1997. *Insect migration*. Students Review Articles, State University of Colorado.
- Pearson, E.O. 1962. Diapause as a factor determining the status of *Diparopsis* as a pest of cotton. *Annales Applied Biology* 50(3): 604-606.
- Penney, M. 1969. Diapause and reproduction in *Nebria brevicollis* (F.) (Coleoptera: Carabidae). *Journal of Animal Ecology* 38(1): 219-233.

- Pimenta, H. R. & Martins, R. P. 1999. The natural history of *Rubrica nasuta* (Chrrist) (Hymenoptera:Sphecidae) in Brazil. *Tropical Zoology* 12: 273-288.
- Price, P. W. 1984. *Insect Ecology*. Wiley, N. York.
- Readshaw, J.L & Bedford, G.O. 1971. Development of the egg of the stick insect *Didymuria violescens*, with particular refernce to diapause. *Australian Journal of Zoology* 19(20): 141-158.
- Régnière, J. 1990. Diapause termination and changes in thermal responses during postdiapause development in larvae of the spruce budworm *Choristoneura fumiferana* *Journal of Insect Physiology* 36(10): 727-735.
- Riley, J. R. & Reynolds, D. R. 1983. A long-range migration of grasshoppers observed in the sahelian zone of Mali by two radars. *Journal of Animal Ecology* 52: 167-183.
- Riley, J. R. 1989. Remote sensing in entomology. *Annual Review of Entomology* 34: 247-71.
- Root, R.B. 1975. Some consequences of ecosystem texture, pp.83-97, In: S. A. Levin ed., *Ecosystem analysis and prediction*. Soc. Ind. Appl. Math. Philadelphia.
- Rosenheim, J. A., P. Nonacs & Mangel, M. 1996. Sex ratios and multifaceted parental investment. *American Naturalist* 148: 501-535.
- Saunders, D.S., Sutton D. & Jarvis, R.A. 1970. The effect of host species on diapause induction in *Nasonia vitripennis*. *Journal Insect Physiology* 16(3):405-416.
- Schwarz, M. P. 1988. Local resource enhancement and sex ratios in a primitively social bee. *Nature* 331: 346-348.
- Schwarz, M. P. 1994. Female biased sex ratios in a facultatively social bee and their implications for social evolution. *Evolution* 48: 1684-1697.
- Seger, J. 1983. Partial bivoltinism may cause alternating sex-ratio biases that favour eusociality. *Nature* 301: 59-62.
- Seger, J. & Brockmann, H. J. 1987. What is bet hedging? Pp. 182-211, In: P. H. Harvey and L. Partridge, eds. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, V. 4, Oxford University Press, Oxford.

- Shapiro, A. M. 1975. Photoperiodic control of development and phenotype in a subarctic population of *Pieris occidentalis* (Lepidoptera: Pieridae). *Canadian Entomology* 107(7): 775-779.
- Southwood, T.R.E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology* 46: 337-365.
- Stearns S.C. 1976. Life history tactics: a review of ideas. *The Quarterly Review of Biology* 51(1): 3-47.
- Stearns, S. C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press.
- Stenberg, K. 1994. Niche specialization in dragonflies. *Advances in Odonatology* 6:177-198
- Sujii, E. R.; Garcia, M. A.; Fontes, E. M. G. & Carvalho, V. 1995. Efeito da temperatura e umidade sobre o término da diapausa de ovos e densidade populacional da cigarrinha-das-pastagens, *Deois flavopicta* (Stål) (Homoptera: Cercopidae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 24(3): 465-478.
- Tanaka, S. & Wolda, H. 1987. Seasonal wing length dimorphism in a tropical seed bug: ecological significance of the short-winged form. *Oecologia* 73: 565-599.
- Tanaka, S.; Wolda, H. & Denlinger, D. L. 1987. Abstinance of mating by sexually mature males of the fungus beetle *Stenotarsus rotundus*, during a tropical dry season. *Biotropica* 19(3): 252-254.
- Tanaka, S.; Wolda, H. & Denlinger, D. L. 1988. Group size affects the metabolic rate of a tropical beetle. *Physiological Entomology* 13: 239-241.
- Tauber, M.J. & Tauber, C.M. 1982. Simpatric speciation in *Chrysopa*: further discussion. *Annals of the Entomological Society of America* 75(1): 1-2.
- Tauber, M.J. & Tauber, C.M. 1981. Insect seasonal cycles: genetics and evolution. *Annual Review of Entomology* 12: 281-308.
- Tauber, M.J., Tauber, C.A. & Masaki, S. 1986. *Seasonal Adaptations of Insects*. Oxford University Press, Oxford.
- Tran, B. & Huignard, J. 1992. Interactions between photoperiod and food affect termination of reproductive diapause in *Bruchus rufimanus* (Boh.), (Coleoptera: Bruchidae). *Journal of Insect Physiology* 38(8): 633-642.

- Trofimov, S.B. 1975. [Some unusual physiological characteristics of diapause in *Neodiprion sertifer*.] *Ecologiya* 6(5): 85-88. (em Russo) Tradução no *Soviet Journal of Ecology* 6(5): 461-463.
- Ushatinskaya, R.S. 1959. Origin of insect diapause in the zone of temperate climates and its role in the formation of biological cycles. *Proceedings of the 15th International Congress of Zoology* (London 1958): 1051-1053.
- Vepsäläinen, K. 1978. Wing dimorphism and diapause in *Gerris*: determination and adaptive significance. Pp. 218-253. In: H. Dingle ed., *Evolution of insect migration and diapause*. Springer Verlag, New York.
- Waldbauer, G.P. 1978. Phenological adaptations and the polymodal emergence patterns of insects. Pp. 127-144. In: H. Dingle, ed., *Evolution of insect migration and diapause*. Springer Verlag, New York.
- Waldbauer, G.P. & Sternburg, J. G. 1973. Polymorphic termination of diapause by *Cecropia*: genetic and geographical aspects. *Biological Bulletin* 145: 627-641.
- Walker, T.J. 1980. Mixed oviposition in individual females of *Grillus firmus*: graded proportions of fast developing and diapause eggs. *Oecologia* 47(3): 291-298.
- Way, M.J. 1962. Definition of diapause. *Annals of Applied Biology* 50(3): 595-596.
- Werren, J. H. 1987. Labile sex ratios in wasps and bees. *Bioscience* 37: 498-506.
- Werren, J. H. & Charnov, E. L. 1978. Facultative sex ratios and population dynamics. *Nature* 272: 349-350.
- Werren, J. H. & Taylor, P. D. 1984. The effects of population recruitment on sex ratio selection. *American Naturalist* 124: 143-148.
- West, S. A., Herre, E. A., Compton, S. G., Godfray, H. C. J. & Cook, J. M. 1997. A comparative study of virginity in fig wasps. *Animal Behavior* 54: 437-450.
- Wilbur, H. M., Tinkle, D.W. & Collins, J.P. 1974. Environmental certainty, trophic level, and resource availability in life history evolution. *American Naturalist* 108(964): 805-817.

- Wipking, W., Viebahn, M. & Neumann, D. 1995. Oxygen consumption, water, lipid and glycogen content of early and late diapause and non-diapause larvae of the burnet moth *Zygaena trifolii*. *Journal of Insect Physiology* 41(1): 47-56.
- Wolda, H. & Denlinger, D. L. 1984. Diapause in a large aggregation of a tropical beetle. *Ecological Entomology* 9: 217-230.
- Wolda, H. & Tanaka, S. 1987. Dormancy and aggregation in a tropical insect *Jadera obscura* (Hemiptera: Rhopalidae) *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen C* 90(3): 351-366.
- Wolda, H. 1978. Fluctuations in abundance of tropical insects. *American Naturalist* 112(998):1017-1045.
- Wolda, H. 1987. Seasonality and the community. Pp. 69-95 In: Gee, J. H. R. & P. S. Giller (eds.) *Organization of communities - past and present*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Endereço

ROGERIO PARENTONI MARTINS

Laboratório de Ecologia e Comportamento de Insetos

Cx. Postal 486 Dep. de Biologia Geral ICB/UFMG

CEP 30.161-970 - Belo Horizonte - MG

e-mail: wasp@mono.icb.ufmg.br